УДК 595.371:553.981.4(282.256.341)

# РОLYACANTHISCA CALCEOLATA (CRUSTACEA, AMPHIPODA) – РЕДКИЙ АБИССАЛЬНЫЙ ВИД БАЙКАЛЬСКИХ АМФИПОД ИЗ РАЙОНА ХОЛОДНОГО МЕТАНОВОГО СИПА САНКТ-ПЕТЕРБУРГ (СРЕДНИЙ БАЙКАЛ)

## © 2019 г. И.В. Механикова\*

Лимнологический институт СО РАН, Иркутск 664033, Россия \*e-mail: irinam@lin.irk.ru Поступила в редакцию 25.10.2018 г. После доработки 03.12.2018 г. Принята к публикации 14.02.2019 г.

В 2009-2010 гг. во время погружений на ГОА "МИР-1" и "МИР-2" в районе глубоководного холодного метанового сипа Санкт-Петербург (Средний Байкал) на глубине 1000-1402 м были обнаружены скопления редчайшего эндемичного абиссального вида амфипод Polyacanthisca calceolata Bazikalova 1937. С момента описания вида и до этого времени было поймано лишь 29 особей P. calceolata. Пробы, отобранные во время погружений в районе сипа, принесли обильный материал – несколько сотен особей. Во всех уловах преобладали самки, в основном яйценосные, они составляли от 87 до 100% от общего числа особей в пробе. Доля самцов по отношению к самкам была выше в придонной зоне (1:7), чем на дне (1:20). Размеры самок от 17.0 до 24.5 мм, самцов от 18.0 до 22.5 мм. Среднее число яиц у самок длиной более 20 мм составляет 83, у самок длиной менее 20 мм – 42 яйца. Приспособлением к обитанию на мягких грунтах служат мощные пучки очень длинных щетинок в основании когтей переоподов. Кальцеолы, специализированные механорецепторные структуры. у *P. calceolata* очень крупные и имеются на всех члениках жгута, кроме последнего, обеих пар антенн и самцов и самок. Эстетаски, хемосенсорные структуры, на члениках жгута антенны 1 одиночные. Микротрихи II, выполняющие механо- и хемосенсорные функции, есть в дорсальной части всех сегментов тела, латеральные группы не найдены. Мандибулы *P. calceolata* не специализированные, устроены по гаммаридному типу. За межлиночный период зубцы мандибулы не изнашиваются, что характерно для видов, питающихся мягкой пищей. Судя по полученным данным, P. calceolata питается амфиподами (мягкими тканями и, возможно, яйцами) и низшими ракообразными, а не мертвой рыбой, как считалось ранее. Несомненно, это плотоядная форма, хищник, но не падальщик. По-видимому, она может охотиться не только на дне, но и в придонной зоне. Основная зона обитания *P. calceolata* — большие глубины (более 1000 м) центральной и южной котловин Байкала. Возможно, вид тяготеет к местам выхода метана и залежей газогидратов. Обнаружение скоплений редкого байкальского вида в районе метанового сипа Санкт-Петербург может быть следствием как относительно слабой изученности больших глубин озера, так и наличием особых биотопов с обильными источниками пищи и сложной структурой дна с множеством убежищ от хищников.

*Ключевые слова:* Байкал, абиссальная зона, метановый сип, амфиподы, *Polyacanthisca calceolata*, экология, структура популяции, сенсорная система, питание **DOI:** 10.1134/S0044513419070079

Глубоководные метановые сипы известны в морях и океанах с конца 20 века (Биология гидротермальных систем, 2002). Позднее они были обнаружены в Байкале – самом глубоком озере планеты, где к настоящему времени открыто более двадцати глубоководных (более 380 м) холодных метановых сипов и высачиваний газа. Байкал – единственный пресноводный водоем, в котором газовые гидраты найдены в донных отложениях (Hutchinson et al., 1991; Golmshtok et al., 1997; Кузьмин и др., 1998; Granin et al., 2010; Khlystov et al., 2013; Макаров, 2016). В 2009 г. во время погружений на глубоководном обитаемом аппарате (ГОА) "МИР-2" слои газовых гидратов были обнаружены под поверхностным слоем осадка вблизи от активного грязевого вулкана Санкт-Петербург. Позднее здесь также были найдены метановые сипы (Egorov et al., 2011; Granin et al., 2012).

Метановый сип Санкт-Петербург (СПб) находится на глубине около 1400 м на подводной равнине у западного борта средней котловины Бай-



**Рис. 1.** Подводные ландшафты и биотопы метанового сипа Санкт-Петербург: *а* – холмы, образованные поднятием газогидратов; *b* – склон тектонического уступа; *с* – уступ, сложенный глинами с множеством каверн; *d* – обломок уступа с кавернами (стрелки – амфиподы); *e*, *f* – обнажения газогидратов. Фото с видеозаписей ГОА "МИР-2" (наблюдатели Н.Г. Гранин и М.М. Макаров).

кала ( $52^{\circ}53'$  с.ш.,  $107^{\circ}10'$  в.д.) и связан с тектоническим уступом высотой 60 м. Рельеф местности обусловлен мощными залежами газогидратов в виде пластов и массивных холмов (рис. 1*a*, 1*b*). В уступах, сложенных глинами, имеются каверны разного размера (рис. 1*c*, 1*d*). Высота газогидратных холмов достигает 4–6 м, в некоторых местах газогидраты выходят на поверхность грунта (рис. 1*e*, 1*f*). Холмы покрыты донными отложениями разной мощности. В некоторых местах в осадке хорошо видны отверстия, из которых выходит газ (Granin et al., 2010; Egorov et al., 2011; Zemskaya et al., 2012; Khlystov et al., 2013).

Грунты в районе сипа представлены илами и песчаными илами, содержащими различные компоненты в виде растительного детрита, слюды, осевших из толщи воды планктонных диатомовых водорослей. Верхний слой донных отложений состоит в основном из диатомовых илов. На склонах холмов и рядом с ними отмечены различные формы микробных матов. На поверхности некоторых холмов обнаружены желеобразные микробные маты, маты другой формы в виде нитей свисают с осадка (рис. 1*e*) в местах обнажения газогидрата (Egorov et al., 2011; Zemskaya et al., 2015). Как и подводный низкотемпературный гидротермальный источник в бухте Фролиха, расположенный в северной котловине озера, метановый сип СПб характеризуется метаном смешанного генезиса — термогенным и биогенным (Zemskaya et al., 2012).

Для глубоководной фауны определяющим фактором среды является характер грунта, служащего как субстратом для поселения, так и источником пищи. Важную роль в обилии жизни на больших глубинах играет гетерогенность местообитания (Биология океана, 1977; Thrush, Dayton, 2002; Webb et al., 2009). На больших глубинах оз. Байкал с ограниченными пищевыми ресурсами количественные характеристики организмов низкие по сравнению с литоральной зоной (Lake Baikal, 1998). Сравнительно недавно (2009-2010 гг.) во время погружений на ГОА "МИР-1" и "МИР-2" в глубоководной зоне Байкала в местах разгрузки метана и нефти были обнаружены биотопы, обильно заселенные животными (Zemskaya et al., 2012; Mekhanikova, Sitnikova, 2014; Ситникова и др., 2017, 2017а). В районе сипа СПб по богатству видов и высокой плотности поселения амфиподы доминировали среди других макробеспозвоночных. В пробах обнаружено более 15 таксонов амфипод, но судя по видеозаписям их здесь намного больше. Большинство отмеченных видов амфипод встречаются по всему Байкалу в широком диапазоне глубин. Кроме широкораспространенных видов, в районе сипа впервые в массовом количестве обнаружен редчайший глубоководный вид Polvacanthisca calceolata Bazikalova 1937 (полиакантиска). Несколько особей в те же годы пойманы во время погружений на ГОА "МИР" в других районах озера.

Polvacanthisca calceolata была описана в 1935 г. по двум экземплярам, отловленным в средней котловине Байкала у о-ва Ольхон и у входа в Баргузинский залив (Базикалова, 1937). От всех известных байкальских амфипод новый вид отличался присутствием крупных кольцевых органов на жгутах как верхних, так и нижних антенн и необычным вооружением тела – по 4 группы боковых возвышений в виде бугорков с шипиками на всех сегментах мезо- и метасомы, что позволило выделить его в новый монотипический род (Базикалова, 1937). Другие характерные признаки вида – плотное сжатое с боков тело, маленькие черные глаза, мандибулы с длинным пальпусом, короткие переоподы с цепкими мощными когтями, длинные уроподы 3 с узкими ветвями, опушенными густыми перистыми щетинками (Базикалова, 1937, 1945). По устройству ротовых частей, уроподов 3 и тельсона вид имеет сходство с Corophiomorphus calceolatus (Sowinsky 1915), а по вооружению тела — с представителями рода *Para*pallasea (Базикалова, 1945).

Следующие находки полиакантиски приходятся на период с 1966 по 1976 г., когда для исследования запасов пелагической амфиподы *Macrohectopus branickii* (Dybowsky 1874) по всему озеру проводили тотальные вертикальные обловы толщи воды планктонной сетью (Бекман, Афанасьева, 1977). В Южном и Среднем Байкале в пробах с глубин от 1140–1600 м до поверхности было обнаружено 14 экз. полиакантиски, из них 13 попали в скоростную (скорость подъема 1.5–2.0 м/с) сеть Яшнова (Бекман, Афанасьева, 1977; Бекман, 1984).

В 1991 г. при исследованиях Байкала использовали ГОА "Pisces". При погружениях в районе ова Ольхон в ловушки с приманкой попали 13 особей полиакантиски (Тахтеев, 1995). Таким образом, за предшествующий период исследований (1935—1991 гг.) было отловлено всего 29 экз. этого вида. Как редкий и малочисленный вид, полиакантиска была занесена в Красную книгу республики Бурятия и Красную книгу Иркутской обл. в категорию III (Окунева и др., 2010; Механикова, Тахтеев, 2013).

В 2007 г. ихтиолог Мамонтов передал мне 2 экз. полиакантиски из голомянковой ловушки, установленной недалеко от пос. Листвянка (Южный Байкал). Эта находка особенно интересна, т.к. амфиподы зацепились за волокна ловушки на расстоянии 30 м от дна.

Цель работы — исследование глубоководного эндемичного вида амфипод *P. calceolata* в районе залегания газогидратов у восточного борта средней котловины оз. Байкал (метановый сип СПб). В работе впервые приводятся данные о структуре популяции, сенсорной системе, питании и образе жизни одного из самых редких байкальских видов.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужили пробы с полиакантиской, собранные в июне 2009 г. и июне – августе 2010 г. во время погружений на ГОА "МИР-1" и "МИР-2" в районе холодного метанового сипа СПб на глубине от 1000 до 1402 м. Амфиподы были пойманы слэпганом, а также собраны из бункера аппарата (наружного отсека для хранения орудий отбора проб) после его подъема на поверхность. Всего в районе сипа СПб отловлено 440 экз. полиакантиски. Кроме того, были просмотрены видеоматериалы (около полутора часов), отснятые во время проведения гидрофизических работ 01.07.2009 г. стационарной бортовой камерой, установленной на ГОА "МИР-2". Все видеоматериалы проанализированы в режиме "стоп-кадр" с помощью программы Visual Review Software for Windows XP.

Амфиподы были зафиксированы 4% формалином или 75% этанолом, часть материала заморожена. Измерения длины тела, придатков и раз-

#### МЕХАНИКОВА

Показатель	Самки с яйцами	Самцы				
Длина тела, мм	$\frac{20.5 \pm 0.3}{17.0 - 24.5} (n = 42)$	$\frac{20.5 \pm 0.5}{18.0 - 22.5} (n = 13)$				
Число яиц у самок < 20 мм	$\frac{42 \pm 4}{24 - 60} \ (n = 10)$	_				
Число яиц у самок > 20 мм	$\frac{83 \pm 6}{50 - 107} \ (n = 10)$	-				

Таблица 1. Размеры половозрелых особей и плодовитость Polyacanthisca calceolata

Примечание. Над чертой  $X \pm SD$ , где X – среднее значение, SD – стандартное отклонение, под чертой  $X_{\min} - X_{\max}$ , где  $X_{\min}$  – наименьшее значение в выборке,  $X_{\max}$  – наибольшее значение в выборке, n – число особей.

меров яиц сделаны под бинокулярным микроскопом МБС-10 при помоши окулярной линейки. Биологический анализ включал измерение длины тела, определение пола и стадии развития оостегитов у самок, числа (абсолютная плодовитость) и размеров яиц. За длину тела принимали расстояние от рострума до конца тельсона. Для подсчета яиц отбирали самок с ненарушенными марсупиумами. Препарирование и вскрытие проводили с помощью микрохирургических ножниц на предметном стекле под бинокуляром. Для исследования питания было вскрыто 19 формалиновых (14 самок с яйцами, 3 самца и 2 самки с оостегитами с волосками) и 7 замороженных (6 самок с яйцами и 1 самец) особей. Постоянные препараты готовили в жидкости Фора-Берлезе и исследовали под световым микроскопом Ergaval. Фотографии сделаны на световом микроскопе Olympus CX21 с помощью фотонасадки TOUP-САМ 5.1. Для сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) амфипод проводили через серию спиртов от 75 до 96%, высушивали на воздухе, приклеивали к алюминиевым столикам. Кальцеолы изучали в сканирующем электронном микроскопе Tesla BS-300 после напыления серебром. Микротрихи II исследовали в сканирующем электронном микроскопе Quanta 200 (FEI Company, United States) после напыления золотом в вакуумной установке BALZERS SCD 004.

Статистическая обработка выполнена в программе STATISTICA-6 для Windows 7.0. Таксономия дана по: Takhteev, Berezina, Sidorov, 2015.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В районе сипа СПб полиакантиска (рис. 2) обнаружена на глубине 1000—1402 м в местах выхода на поверхность газогидратов, на илистом грунте и на бактериальных матах. Слэпганом на дне отловлены 238 экз., из бункера аппарата после погружения в районе выхода газогидратов собраны 202 экз. Просмотр видеоматериалов показал, что полиакантиски особенно много в районе разгрузки метана, где рачки роятся вокруг пузырьков газа. Амфиподы не боятся света прожекторов, вплотную приближаются к аппарату, часто садятся на орудия лова. В свете прожекторов ГОА тело полиакантиски выглядит розоватым или желтовато-розовым. Окраска тела зависит от обилия оранжевых и желтых липидных включений, которые, как правило, локализованы в голове и уросоме. У "оранжевых" особей голова и сегменты уросомы оранжевого цвета, сегменты мезо- и метасомы более светлого оттенка, пищеварительный тракт в оранжевых капельках жира. У "белых" особей капли жира на желудке и кишечнике отсутствуют либо они светлые.

Во всех уловах существенно преобладали яйценосные самки. Из 440 особей, отловленных на сипе, лишь 29 самцов. В двух самых обильных уловах, где встречены и самки и самцы, последние составили соответственно 12.8 (бункер аппарата) и 4.8% (слэпган) от общего числа особей. Изредка в кадр попадали спаривающиеся в толще воды амфиподы с компактным телом и короткими антеннами, возможно, это была полиакантиска (к сожалению, амфиподы были далеко от аппарата).

Средние размеры самцов и яйценосных самок одинаковы (20.5 мм), их минимальные и максимальные размеры также близки (табл. 1). Самок с молодью в марсупиуме и ювенильных особей не обнаружено. Самок с оостегитами без щетинок встречено всего три, а самок с оостегитами со щетинками — тридцать.

Число яиц в марсупиуме зависит от размеров самок и колеблется в широких пределах – от 24 до 107 (табл. 1). Большой диаметр яиц  $1.2 \pm 0.02$ , малый диаметр –  $1.0 \pm 0.02$  (n = 20). У половины яйценосных самок, использованных для подсчета яиц, в гонадах была готовая к откладке следующая порция яиц.

Антенны 1 и 2 почти одной длины и составляют около 2/3 длины тела. При плавании антенны 1 расставлены в стороны и направлены вперед и вверх, а антенны 2 — вперед, часть жгута у них (иногда весь жгут) загнута вниз. В обеих парах ан-



**Рис.** 2. *Polyacanthisca calceolata: а* – яйценосная самка; *b* – кусок газогидрата на фоне скопления амфипод; *c*, *d* – яйценосные самки рядом с приборами ГОА. *a* – фото В.А. Короткоручко, масштаб 5 мм; *b*–*d* – фото с видеозаписей ГОА "МИР-2" (наблюдатели Н.Г. Гранин и М.М. Макаров).

тенн самцов и самок на всех члениках жгута, кроме последнего, расположены крупные кольцевые органы — кальцеолы, их диаметр около 40 мкм (рис. 3a-3c). На члениках жгута антенны 1 кальцеолы расположены вентрально, антенны 2 дорсально. В дистальной части члеников жгута антенны 1 самцов и самок есть одиночные очень тонкие эстетаски, на постоянных препаратах они едва заметны (рис. 3a). У нескольких особей эстетаски обнаружены и на последнем членике жгута.

Мандибулы не специализированные, устроены по базовому гаммаридному типу. Режущий край левой мандибулы с 5 зубцами, подвижная режущая пластинка с 4 зубцами (рис. 3*d*). Режущий край правой мандибулы с 5 зубцами, подвижная режущая пластинка в виде вилочки, на одном из зубцов которой у некоторых особей есть добавочный зубчик. Изнашивания зубцов мандибулы за межлиночный период не отмечено; у особей, готовящихся к линьке, когда внутри "старой" мандибулы уже сформировалась "новая", хорошо видно, что зубцы на них одинаково острые (рис. 3e, 3f).

Переоподы 5-7 с длинными тонкими и настолько цепкими когтями, что в пробе трудно отделить одну особь от другой. В основании когтей расположены пучки очень длинных густых щетинок, их длина в 2 раза превышает длину когтя (рис. 3g).

Дорсальные ряды микротрих II имеются на всех сегментах тела (не удалось увидеть только на третьем сегменте уросомы). На втором сегменте уросомы несколько рядов, они короткие и расположены асимметрично по отношению к центральной линии спины. Число микротрих II в одном ряду на сегментах мезосомы – от 24 до 30–36, метасомы – 17–27. Их длина составляет 8.8-11.4 мкм (рис. 3*h*). Латеральные группы микротрих II не обнаружены.

При препарировании пищеварительного тракта амфипод в полости тела, на кишечнике и желудке отмечено множество мелких оранжевых или светлых капелек жира. Пищеварительный



**Рис.** 3. *Polyacanthisca calceolata:* a – кальцеолы и эстетаски (стрелки) на антенне 1; b – кальцеолы на антенне 2; c – строение кальцеола (СЭМ); d – левая мандибула; e – левая мандибула перед линькой; f – правая мандибула перед линькой; g – проподит и коготь переопода 7; h – микротрихи II в дорсальном ряду на сегменте мезосомы 2 (СЭМ); IN (incisor) – режущий край мандибулы; IN' – режущий край "новой мандибулы"; LM (lacinia mobilis) – подвижная режущая пластинка; LM' – подвижная режущая пластинка "новой" мандибулы. Масштаб: a, b, d–f – 100 мкм; c, h – 10 мкм; g – 1 мм.

тракт большинства особей был пустой, лишь в пяти желудках найдены мельчайшие фрагменты ракообразных, запутавшиеся в щетинках желудочных фильтров. Их было настолько мало, что можно перечислить все. Так, у двух особей найдено по одной перистой щетинке, у одной — несколько мелких фрагментов антенн амфипод, у одной — два фрагмента низшего ракообразного и у одной — фрагмент хитина, принадлежность которого было определить невозможно. В кишечниках нескольких замороженных рачков была мягкая однородная буровато-оливковая масса, но так как вскрывать замороженных амфипод сложно, то вместе с содержимым кишечника на препарате могли оказаться яйца из гонад.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

#### Распространение и образ жизни

За весь период исследований Байкала наибольшее число станций, где была поймана полиакантиска, приходится на среднюю, самую глубокую котловину озера, здесь же впервые собран массовый материал. В южной котловине полиакантиска встречена на пяти станциях и в северной котловине на одной – в створе Чивыркуйского залива на глубине 300 м. Последняя находка вызывает сомнение, возможно, одна особь осталась незамеченной в бункере ГОА при более ранних работах на большой глубине. За исключением этого случая вид обнаружен только в нижней зоне абиссали на глубинах от 1000 до 1610 м (Базикалова, 1937, 1945; Бекман, 1984; Тахтеев, 1995; оригинальные данные). Ввиду исключительной редкости вида в табл. 2 приведены подробные сведения обо всех находках, начиная с 1935 г. и до 2009-2010 гг.

Бекман (1984) считала полиакантиску бентопелагической формой, так как все отловленные ею особи были пойманы планктонной сетью при тотальных обловах толщи воды. Тахтеев (1995, 2000) на основании морфологических особенностей (компактное тело, цепкие когти переоподов, уроподы 3 с густыми перистыми щетинками и др.) и того, что 13 экз. (все самки) пришли в ловушки с приманкой из протухшей рыбы, относит полиакантиску, как и облигатных некрофагов рода *Ommatogammarus*, к жизненной форме бентопелагических стервятников, питающихся падалью.

Судя по полученным материалам, полиакантиска часть времени проводит на дне, а часть времени – в толще воды, т.е. попеременно ведет эпибентический и бентопелагический образ жизни. Над дном она может подниматься намного выше, чем амфиподы-некрофаги. В 1995 и 1996 гг. на Байкале для отлова амфипод использовали автономную акустическую систему ловушек (autonomus trap system), разработанную в Королевском Бельгийском институте естественной истории (Guennegan, Martin, 1985). В ловушки из газа, прикрепленные в нижней части (дно) этой конструкции, некрофаги рода Ommatogammarus пришли в массе, в ловушках в верхней части (1 м над дном) их было меньше и в ловушках в 2 м от дна были обнаружены единичные особи.

В голомянковой ловушке две особи полиакантиски были сняты с веревки, а не с рыбы на расстоянии 30 м от дна. Рачки зацепились за веревку шипами и/или когтями и не смогли высвободиться. Голомянковая ловушка представляет собой размеченную веревку, распушенную по всей длине, или с распушенными участками — "метлами". Нижняя часть веревки крепится на дне якорем, а верхняя удерживается на поверхности воды буем или закрепляется на льду. Волокна ловушки напоминают основную пищу голомянки — пелагических амфипод *M. branickii* и молодь рыб (Мамонтов, 1999). Попадание полиакантиски в голомянковую ловушку не могло быть случайным, т.к. вид обладает большой маневренностью и редко попадает в любые орудия лова. Вероятно, волокна ловушки были приняты за добычу.

Более ранние материалы также свидетельствуют, что полиакантиска поднимается над дном выше, чем некрофаги и нектобентические виды амфипод. При тотальных обловах толщи воды в 1966—1976 гг. использовали малую модель планктонной сети с площадью входного отверстия  $0.25 \text{ м}^2$  и длиной 2.5 м (Яшнов, 1961). На каком расстоянии от дна начинался подъем сети, точно неизвестно, но, чтобы сеть не зацепилась за дно и не забилась илом, — по-видимому, не менее чем в 5—7 м от дна. Вероятно, это расстояние еще больше, так как при проведении работ принимаются во внимание дрейф судна, из-за чего невозможно точно определить глубину, и то, что при спуске и подъеме сети трос провисает.

Самая обильная проба в районе сипа отобрана с илистого грунта слэпганом. Несколько особей, поймано также слэпганом на бактериальных матах. Множество особей на сипе попали в бункер ГОА при его маневрах над дном (табл. 2). Рачки роятся вблизи ГОА и орудий лова, натыкаясь на них, свет прожекторов их не отпугивает. Возможно, амфипод привлекали всплывающие пузырьки газа, принятые за добычу. То, что глубоководные животные не реагируют на свет и не боятся присутствия аппаратов, но при этом уходят от орудий лова, было отмечено наблюдателями на ГОА "Ріsces" (Кожова и др., 1979). Судя по видеоматериалам, популяция полиакантиски на сипе СПб огромна. Многочисленные каверны в глинистых уступах и их обломках и "пещеры" в местах обнажения газогидратов в районе сипа СПб населены амфиподами (рис. 1d). Не исключено, что эти убежища может использовать полиакантиска.

Одним из приспособлений к обитанию на илах амфиподам служат длинные щетинки в основании когтей переоподов 5–7, они образуют мощный пучок, который препятствует "увязанию" в мягком осадке. Длинные щетинки в основании когтей переоподов характерны для пелофилов из родов *Echiuropus, Micruropus, Pseudomicruropus*. У литофилов и псаммофилов такие пучки щетинок отсутствуют или щетинки короткие (Базикалова, 1962, 1975). Сходное устройство есть у креветок рода *Nematocarcinus*. Венчик щетинок в основании когтей и некоторые другие особенности

## МЕХАНИКОВА

Дата отбора проб	Место отбора проб	Орудие лова	Число и пол особей	Источник информации
29.07.1935	Средний Байкал, против пади Хурай- Халзын (о-в Ольхон); 1371 м, ил	Трал Сигсби	1 самка	Базикалова, 1937
29.08.1935	Средний Байкал, у входа в Баргузинский залив; 1195 м, ил	Драга Дорого- стайского	1 экз. (пол не указан)	»
16.07.1966	Средний Байкал, разрез пролив Ольхонские Ворота— мыс Гремячий, середина; 0—1400 м	Скоростная сеть Яшнова	1 самка с яйцами, 1 самец	Бекман, 1984; Механикова и др., 2010—2011
22.06.1968	Южный Байкал, разрез Мурино – Танхой, середина; 0–1186 м	»	1 самец	»
22.06.1968	Южный Байкал, район пос. Мурино; 0—1200 м	»	1 самка с оостеги- тами без щетинок	»
28.06.1968	Средний Байкал, разрез о-ва Ольхон – Горячинск (ближе к о-ву Ольхон); 0–1610 м	»	1 самка с оостеги- тами со щетин- ками	>
02.07.1968	Средний Байкал, разрез от северной оконечности о-ва Ольхон до южной оконечности п-ова Святой Нос; 0–1360 м	»	1 самец (?)	>
03.07.1970	Южный Байкал, разрез Голоустное – Посольск, середина; 0–1200 м	Усеченная сетка	1 самец	»
11.06.1972	Средний Байкал, 7 км от мыса Ухан; 0–1600 м	Скоростная сеть Яшнова	1 самка с яйцами	»
11.06.1972	Средний Байкал, 3 км от мыса Ухан; 0–1600 м	»	2 самца	»
21.10.1972	Средний Байкал, мыс Ухан (проба не была занесена в журнал, а на этикетке глубина не указана)	»	1 самец	>
27.06.1974	Средний Байкал, разрез мыс Ухан — Турка, середина; 0—1140 м	»	2 самца	»
08.07.1976	Южный Байкал, разрез Листвянка — Танхой, середина; 0—1350 м	»	1 самец	»
08.08.1991	Средний Байкал, у о-ва Ольхон; 1570 м, ил	ГОА "Pisces" Ловушка с приманкой	12 самок*	Тахтеев, 1995
10.08.1991	Средний Байкал, у о-ва Ольхон; 1641 м, ил	»	1 самка*	»
17-27.03.2007	Южный Байкал, напротив мыса Березовый; ~ 1300 м, на расстоянии 30 м от дна	Голомянковая ловушка	1 самец, 1 самка (без головы) с оостегитами без щетинок	Оригинальные данные
29.06.2009	Средний Байкал, против залива Бегул; 1100 м, каменистый грунт 52°43′42″ с.ш., 106°35′ в.д.	ГОА "МИР-1" Сачок (?)	3 экз.**	Ситникова и др., 2017

**Таблица 2.** Список находок *Polyacanthisca calceolata* по всем имеющимся литературным данным и оригинальным материалам

Дата отбора проб	Место отбора проб	Орудие лова	Число и пол особей	Источник информации
05.07.2009	Средний Байкал, мыс Ижимей; 1600 м 53°11'3" с.ш., 107°45'3" в.д.	ГОА "МИР-1" Ловушка без приманки	1 экз.**	>
20.07.2009	Северный Байкал, Чивыркуйский залив, у входа; глубина ~300 м 53°52' с.ш., 109°07'20″ в.д.	ГОА "МИР-2" Бункер аппарата	1 экз.**	>
01.07.2009	Средний Байкал, метановый сип СПб.; 1400 м, илистый грунт 52°52'57" с.ш., 107°10'9" в.д.	ГОА "МИР-1" Слэпган	3 экз.**	>
01.07.2009	Средний Байкал, метановый сип СПб.; ~1000 м, газогидраты 52°52′55″ с.ш., 107°09′30″ в.д.	ГОА "МИР-2" Бункер аппарата	116 самок с яйцами, 4 самки с оостегитами со щетинками, 3 самки с оостеги- тами без щетинок, 18 самцов	Оригинальные данные
16.07.2009	Средний Байкал, метановый сип СПб.; 1402–1396 м 52°52'59" с.ш., 107°09'57" в.д.	»	~50 экз. (почти все самки с яйцами)	>
16.07.2009	»	»	б экз.**	Ситникова и др., 2017
16.07.2009	Средний Байкал, метановый сип СПб.; ~1385 м, илистый грунт 52°53'7" с.ш., 107°09'22" в.д.	ГОА "МИР-1" Слэпган	192 самки с яйцами, 25 самок с оостегитами со щетинками, 11 самцов	Оригинальные данные
13.07.2010	Средний Байкал, метановый сип СПб.; ~1400 м	ГОА "МИР-1" Бункер аппарата	5 самок с яйцами	»
15.07.2010	Средний Байкал, метановый сип СПб.; 1398 м, бактериальные маты	ГОА "МИР-1" Слэпган	4 самки с яйцами, 1 самка с оостегитами со щетинками	»
09.08.2010	Средний Байкал, метановый сип СПб.; 1337 м	»	2 самки с яйцами	»

## Таблица 2. Окончание

Примечания. Координаты станций за 2009–2010 гг. указаны при спуске ГОА, глубина – по показаниям глубиномера ГОА. В таблице приведены более полные данные о пробах за 1966-1976 гг., чем в статье Бекман (1984) и Каталоге коллекции амфипод (Механикова и др. 2010–2011). В рукописном журнале, на основе которого составлен Каталог, не были отмечены число и пол особей и в некоторых случаях вместо станции указан номер квадрата на карте Байкала. \* В двух пробах с ГОА "Pisces" из 13 самок было 9 самок с яйцами и 4 самки с оостегитами со щетинками (Taxteeb, 1995).

\*\* Материал на стабильные изотопы был заморожен, поэтому пол не определяли (в основном это яйценосные самки).

строения переоподов, вероятно, являются адаптацией к передвижению по илистым грунтам и свидетельствуют об эпибентосном образе жизни (Буруковский, 2012).

В ловушках с приманкой, установленных в Среднем Байкале с ГОА "Pisces", полиакантиска была обнаружена дважды, на глубине 1570 м (12 экз.) и на глубине 1641м (1 экз.) (Тахтеев, 1995). Но в акустические ловушки, установленные в разных частях Байкала на продолжительное время (иногда до двух суток), в том числе на максимальной глубине у берега о-ва Ольхон в Среднем Байкале, полиакантиска не попала (Mekhanikova et al., 2001). Обычно в ловушки с приманкой

1011

из тухлой рыбы или мяса в массе приходят облигатные некрофаги из рода *Ommatogammarus*. Иногда в ловушки приходят и другие виды, и состав их очень пестрый — это и нектобентические формы, и типично бентосные, в том числе очень мелкие детритоядные (Dybowsky, 1874; Базикалова, 1945; Тахтеев 1995; Mekhanikova et al., 2001; Тахтеев, Дидоренко, 2015 и др.). Возможно, полиакантиску, как и других амфипод с различными пищевыми предпочтениями, может привлекать запах падали.

#### Структура популяции

В популяции полиакантиски на сипе СПб в момент отбора проб значительно преобладали самки, почти все яйценосные. Самцов было мало, их доля меньше на дне (1:20), чем в придонной зоне (1:7). Интересно, что в планктонную сеть при тотальных обловах толщи воды попали в основном самцы и лишь несколько самок, а в ловушки, установленные на дне при погружениях на ГОА "Pisces", исключительно самки (Бекман, 1984; Тахтеев, 1995). Вряд ли это случайное совпадение. Подъем полиакантиски в придонную зону очевидно в первую очередь связан с размножением, но нельзя исключать возможности активной охоты. Хотя в пробах не обнаружено молодых особей и самок с молодью в марсупиуме, по наличию в гонадах яйценосных самок следующей порции яиц, готовых к откладке, можно предположить, что вскоре после выхода молоди происходит следующее спаривание. Преобладание самок над самцами может быть связано как с вертикальной стратификацией по полу и возрасту, так и с массовым отмиранием самцов после размножения.

Как правило, у амфипод перед началом размножения соотношение полов около 1, затем оно часто меняется. Причинами динамики полов могут быть температура воды, массовая гибель самцов после размножения, раздельное обитание самцов и самок в некоторые периоды жизни, обитание молоди отдельно от взрослых, миграции самцов на большие глубины после периода размножения (Bellan-Santini, 1999). Это отмечено v ряда мелководных видов байкальских амфипод (Базикалова, 1951, 1962) и, по мнению Базикаловой (1962), относится только к видам с коротким жизненным циклом. Различия в вертикальном распределении разноразмерных особей известны у пелагической амфиподы *M. branickii* – нахождение молоди и мелких особей обоего пола в дневное время в верхних слоях воды и более крупных особей в нижних слоях (Rudstam et al., 1992). Данные о популяционной структуре глубоководных байкальских бентосных амфипод, к сожалению, отсутствуют, но из литературы известно, что онтогенетические вертикальные миграции свойственны и глубоководным амфиподам, несмотря

на постоянную температуру воды. Так, вертикальная стратификация молоди и половозрелых особей отмечена у хадального морского вида амфипод *Hirondellea gigas* (Birstein et Vinogradov 1955). Причина заключается в том, что обитание на меньшей глубине, где меньше и давление, увеличивает скорость метаболизма. Поэтому ювенильные рачки на меньших глубинах быстрее усваивают пищу, быстрее растут и раньше становятся половозрелыми (Eustace et al., 2013). По-видимому, вне периода размножения самцы и самки полиакантиски обитают раздельно, а молодь держится на меньшей глубине, чем взрослые.

#### Сенсорная система

Хемо- и механосенсорная системы полиакантиски и облигатных некрофагов рода Ommatogammarus имеют различия. Наиболее важные сенсорные структуры, отвечающие за поиск пищи, выявление хищника и внутривидовую коммуникацию, находятся на антеннах амфипод, к ним относятся эстетаски, кальцеолы, различные сенсорные щетинки (Thiel, 2011; Halberg, Scog, 2011). Эстетаски – хемосенсорные структуры на жгутах антенны 1 просто устроены и найдены у всех ракообразных. Они в большом количестве имеются у амфипод, питающихся падалью. У некоторых морских амфипод множество эстетасков образуют специализированный орган каллинофор. Кроме улавливания запахов пищи, эстетаски и каллинофор выполняют другие функции, например функцию улавливания самцами феромонов рецептивной самки в период размножения (Lowry, 1986). У большинства исследованных байкальских амфипод на члениках жгута антенны 1 находится по одному эстетаску, а у облигатных некрофагов Ommatogammarus albinus (Dybowsky 1874) и O. flavus (Dybowsky 1874) - по несколько эстетасков, собранных в пучок (Механикова, 2002). Эстетаски у полиакантиски одиночные, очень тонкие и короткие (рис. 3a).

В то время как роль эстетасков в хеморецепции несомненна, хемосенсорная роль кальцеол остается спорной (Thiel, 2011). Кальцеолы встречаются только у 10% морских гаммаридных амфипод и полностью отсутствуют у других ракообразных. Они имеют более сложную структуру, чем эстетаски, расположены на обеих парах антенн или только нижних, могут встречаться у обоих полов, но чаще только у самцов (Lincoln, 1985). Роль кальцеол самца связывают с улавливанием феромонов самки (Dahl et al., 1970) или с определением готовности самки к предкопулятивному спариванию во время прямого контакта (Dunn, 1998). Но во многих работах высказана иная точка зрения: кальцеолы – это механорецепторы, обладающие вибрационной чувствительностью к движению воды, где образуются звуковые волны, и к вибрациям, производимым животными того же или другого вида в водной среде (Lincoln, Hurley, 1981; Lincoln, 1985; Godfrey et al., 1988; Steele, Steele, 1993). Важно также отметить, что кальцеолы у самцов появляются на более поздней стадии развития, чем половые папиллы (Eustace et al., 2013). В интервью реферативному журналу Атphipod Newsletter Боусфилд говорит, "... the antennal calceolus which, grossly similar in structure to a TV antenna, is presumably a microdetector of very high frequency vibrations that are apparently present in waters containing live organisms. The precise origin and nature of such vibrations are as yet unknown, but some are apparently sex-related. These minute organelles are found only in amphipod crustaceans and only in about 10, mostly primitive, superfamilies of gammarideans whose members tend to mate freely in the water column." (Bousfield, 2013).

Среди байкальских амфипод кальцеолы найдены у представителей 6 родов из 41, наибольшее число видов относится к семейству Gammaridae (Совинский, 1915; Базикалова, 1945, 1962 и др.). В список "кальцеоленосцев" попали как глубоководные виды, например C. calceolatus, так и мелководные представители родов *Micruropus*, Eulimnogammarus; у подавляющего большинства видов кальцеолы есть только на антеннах 2 и чаше только у самцов. У небольшого числа байкальских амфипод кальцеолы имеются на антеннах и самцов и самок; это обитатели литорали Eulimnogammarus verrucosus (Gerstfeldt 1858), Micruropus possolskii Sowinsky 1915, M. wohlii wohlii (Dybowsky 1874), M. wohlii platicercus (Dybowsky 1874), причем у двух последних они присутствуют на обеих парах антенн (Совинский, 1915; Базикалова, 1945, 1962). Что общего между такими разными во всех отношениях видами, как полиакантиска и мелководные зарывающиеся микруропусы? Очевидно, образование скоплений для спаривания в толще воды. M. wohlii wohlii и M. wohlii platicercus являются активными мигрантами, совершают суточные ночные вертикальные миграции, и даже были зарегистрированы далеко от берега над глубинами до 800 м (Механикова, Тахтеев, 2001). Локализация кальцеол на антеннах 1 с нижней стороны, а на антеннах 2 с верхней и разное положение антенн относительно оси тела во время плавания обеспечивают полиакантиске оптимальное восприятие вибраций водной среды.

Микротрихи II (или, как их иногда называют, органы боковой линии) расположены на сегментах тела амфипод дорсальными рядами и латеральными группами. По поводу их роли нет единого мнения. В пользу хемосенсорной функции приводятся данные исследования ультраструктуры, наличие терминальной поры и морфология, типичная для хемосенсорных структур (Steele, 1990, 1991; Steele, Steele, 1997). Однако единственная функция, продемонстрированная экспериментально, — это механорецепция, а именно определение гидромеханических стимулов для ориентации тела во время плавания (Olyslager, Williams, 1993). Доводы в пользу механорецепторной функции микротрих II приведены и в других работах (Platvoet, 1985; Oshel et al., 1988; Kaufmann, 1994). Также была высказана гипотеза об их полифункциональности (Platvoet et al., 2007).

Дорсальные ряды микротрих II у полиакантиски есть на всех сегментах тела (под вопросом сегмент уросомы 3). Их можно увидеть не только в СЭМ, но даже на небольшом (в 50 раз) увеличении светового микроскопа после несложной подготовки. Она заключается в вымачивании образца в воде и удалении всех мышечных тканей с внутренней поверхности кутикулы так, чтобы осталась прозрачная шкурка. Латеральные группы микротрих II не найдены ни в СЭМ, ни в световом микроскопе. Либо они отсутствуют, либо их мало и они очень короткие. Несмотря на большое число байкальских видов амфипод, для которых имеются сведения о микротрихах II (Механикова и др., 1995), сравнения между отдельными видами проводить сложно, т.к. только у пелагобионта *M. branickii* эти структуры исследованы на всех сегментах тела (Тимошкин и др., 1995). Можно лишь отметить, что система органов боковой линии очень развита у падальщика O. albinus (есть и дорсальные ряды и латеральные группы с большим числом микротрих II), а у полиакантиски найдены только дорсальные ряды с ме́ньшим числом микротрих II.

### Строение мандибулы и трофические характеристики

Строение мандибулы, данные по питанию, состав жирных кислот и значения стабильных изотопов углерода и азота подтверждают, что полиакантиска не относится к группе облигатных некрофагов. Среди амфипод Байкала модификации мандибулы наиболее ярко выражены у некрофага O. albinus и оофага Pachyschesis bazikalovae G. Karaman 1976, питающегося яйцами амфиподы-хозяина. Режущие части обеих мандибул O. albinus широкие, их зубцы расположены в одной плоскости и действуют как система ножей, а вытянутые в длину режущие части мандибулы P. bazikalovae приспособлены для прокалывания яйцевой оболочки (Mekhanikova, 2010). Строение мандибулы полиакантиски типично для всеядных видов, питающихся разными пищевыми объектами от детрита и водорослей до беспозвоночных животных. Но хотя мандибула полиакантиски грызущего типа, за межлиночный период ее зубцы не изнашиваются, следовательно, пища мягкая.

Исследование пищеварительного тракта показало, что изученные особи полиакантиски мерт-

вой рыбой не питались. У большинства вскрытых особей пищеварительный тракт был пустой, но у нескольких рачков в желудках обнаружены очень мелкие фрагменты ракообразных. При вскрытии рачков обращает на себя внимание обилие мелких оранжевых или светлых маслянистых капелек, покрывающих желудочно-кишечный тракт, как и у оофагов рода Pachyschesis, питающихся яйцами крупных амфипод-хозяев. К этому следует добавить, что при вскрытии падальщиков рода Ommatogammarus на предметном стекле и инструментах остается белое "сало" с сильным запахом рыбы, и даже от рук, прикасавшихся не только к живым, но и к зафиксированным рачкам, долго пахнет рыбой. При вскрытии полиакантиски нет ни запаха рыбы, ни "сала" на инструментах и предметном стекле.

Добыча полиакантиски должна быть не очень крупной и с тонкими кутикулярными покровами. Можно предположить, что она выедает мягкие ткани амфипод, выбирая участки наиболее тонкой кутикулы в вентральной части тела или на границах сегментов. Вероятно, она нападает на малоподвижные виды, каких много на сипе СПб, судя по видеозаписям, а также на ослабленных или недавно перелинявших особей. В одной из ловушек, установленных с ГОА "Pisces", встречались амфиподы с выеденными внутренними тканями – Paragarjajewia petersii (Dybowsky 1874) и Plesiogammarus zienkowiczhii (Dybowsky 1874) (Taxтеев, 1995). В пробах, отобранных с ГОА "МИР". были найдены две особи полиакантиски (обе перелинявшие самки с оостегитами без волосков), у которых мягкие ткани были выедены, и пять очень сильно поврежденных особей *P. petersii*. Хищником в этих случаях могла быть как полиакантиска, так и другие виды амфипод (не обязательно некрофаги).

Для определения трофических связей в пищевых сетях применяют такие биомаркеры, как соотношение стабильных изотопов углерода и азота. Значения  $\delta^{13}$ С используют для оценки потока органического вещества вдоль пищевой цепи от первичных продуцентов до животных более высокого трофического уровня. По величине  $\delta^{15}$ N можно судить о диете организмов (Yoshii, 1999; Nyssen et al., 2005).

На метановом сипе СПб полиакантиска и пелагобионт *M. branickii* входят в группу животных с утяжеленными значениями изотопов углерода, причем значения  $\delta^{13}$ С у них очень близкие. Эти данные свидетельствуют, что в их пище преобладает фотосинтезированное органическое вещество (Ситникова и др., 2017, 2017а). По величине  $\delta^{13}$ С полиакантиска имеет сходство с некрофа-

гом *O. albinus*, а также с рядом нектобентических видов амфипод из других районов Байкала (Yoshii, 1999; Ситникова и др., 2017а).

Соотношение стабильных изотопов азота имеет тенденцию к увеличению с повышением трофического уровня. По значению δ<sup>15</sup>N полиакантиска ближе всего к оофагу *P. bazikalovae*. Кроме того, значение δ<sup>15</sup>N полиакантиски близко к таковым исследованных ранее крупных нектобентических видов амфипод-полифагов из родов Асanthogammarus, Ceratogammarus, Garjajewia, Parapallasea с очень широким спектром питания (Yoshii, 1999). Различие по значениям  $\delta^{15}$ N между полиакантиской и O. albinus составляет 1.8‰, межлу полиакантиской и *P. bazikalovae* оно меньше – 0.4‰. Полиакантиска и *P. bazikalovae* относятся к третьему трофическому уровню, а некрофаг O. albinus – к четвертому (Yoshii, 1999; Ситникова и др., 2017а). Трофический уровень антарктических некрофагов также близок к 4, у хищников он ниже (Nyssen et al., 2005).

О принадлежности организмов к той или иной трофической группе можно судить по соотношению жирных кислот. Олеиновая кислота рассматривается как индикатор плотоядного питания, животные с ее высоким содержанием относятся к некрофагам (Graeve et al., 2001; Nelson et al., 2001). Полиакантиска и O. albinus имеют довольно близкие соотношения между насыщенными, мононенасыщенными и полиненасыщенными жирными кислотами с преобладанием ненасыщенных. Однако содержание олеиновой кислоты у *O. albinus* выше (30.3%), чем у полиакантиски (22.2%) (Базарсадуева, Раднаева, 2013; Bazarsadueva et al., 2015). Эти данные свидетельствуют, что полиакантиска и O. albinus имеют разные пищевые стратегии (хотя авторы и относят полиакантиску к некрофагам). Содержание олеиновой кислоты у антарктических амфипод-некрофагов колеблется в пределах 30.5-44%, у хищников - 19.7-22.7% (Nyssen et al., 2005).

Проведенные исследования показали, что в экосистеме Байкала полиакантиска занимает особую экологическую нишу. Несомненно, это плотоядная форма, хищник, но, как и многие другие амфиподы с различными пищевыми предпочтениями, может приходить на запах падали. В толщу воды полиакантиска поднимается на гораздо бо́льшую высоту, чем нектобентические виды амфипод и облигатные некрофаги. Возможно, в придонной зоне происходят не только спаривание, но и охота. Преобладание самок над самцами и отсутствие молоди в пробах вероятно связано с раздельным обитанием взрослых и молоди и отмиранием самцов после размножения. Полиакантиска — один из немногих байкальских видов амфипод, обнаруженных только в нижней зоне абиссали (Бекман, 1984). По-видимому, центром ее ареала, как и пелагической амфиподы *M. branickii*, является средняя, наиболее глубокая часть озера. Обнаружение скоплений редкого байкальского вида в районе метанового сипа Санкт-Петербург может быть следствием как относительно слабой изученности больших глубин озера, так и наличием особых биотопов с обильными источниками пищи и сложной структурой дна с множеством убежищ от хищников.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю благодарность командам НИС "Г.Ю. Верещагин" (капитан А.Г. Палевич) и "В.А. Коптюг" (капитан А.Н. Битюцкий) и пилотам ГОА "МИР-1" и "МИР-2" за всестороннюю помощь при проведении экспедиционных работ. В отборе проб при погружениях на ГОА принимали участие Н.Г. Гранин, О.М. Хлыстов, А.В. Егоров, Т.И. Земская, В.А. Нищета. Видеофильмы, отснятые во время погружений ГОА, предоставили Н.Г. Гранин и М.М. Макаров. Амфипод из голомянковой ловушки собрал А.М. Мамонтов. Фото внешнего вида полиакантиски сделал В.А. Короткоручко. Работу на сканирующем электронном микроскопе обеспечивали А.В. Курылев и В.И. Егоров. Оформление рисунков выполнено Н.А. Букшук. Всем им автор выражает искреннюю признательность.

Материал собран при организационной и финансовой поддержке Фонда содействия сохранению оз. Байкал и группе компаний "Метрополь". Работа выполнена в рамках бюджетной темы Лимнологического института СО РАН № 0345– 2014–0009 (0345–2016–0007).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Базарсадуева С.В., Раднаева Л.Д., 2013. Жирнокислотный состав глубоководных байкальских амфипод *Ommatogammarus albinus* // Химия в интересах устойчивого развития. Т. 21. С. 533–537.
- Базикалова А.Я., 1937. Новые данные о глубинной фауне Amphipoda Байкала // Известия АН СССР. Отделение математических и естественных наук. Серия биологическая. Т. 2. С. 494–507.
- *Базикалова А.Я.*, 1945. Амфиподы озера Байкала // Труды Байкальской лимнологической станции. Т. 11. 440 с.
- Базикалова А.Я., 1951. О росте некоторых амфипод из Байкала и Ангары // Труды Байкальской лимнологической станции. Т. 13. С. 206–216.
- *Базикалова А.Я.*, 1962. Систематика, экология и распространение родов *Micruropus* Stebbing и *Pseudomicruropus* nov. gen. (Amphipoda, Gammaridea) //

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ том 98 № 9 2019

Систематика и экология ракообразных Байкала. Труды Лимнологического ин-та. Т. 2 (22), ч. 1. С. 3– 140.

- Базикалова А.Я., 1975. К систематике байкальских амфипод (роды Carinogammarus Stebbing, Eucarinogammarus (Sow.) и Asprogammarus gen. n.) // Новое о фауне Байкала. Ч. 1. Новосибирск: Наука. С. 31–81.
- Бекман М.Ю., 1984. Глубоководная фауна амфипод // Систематика и эволюция беспозвоночных Байкала. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение. С. 114–123.
- Бекман М.Ю., Афанасьева Э.Л., 1977. Распределение и продукция макрогектопуса // Биологическая продуктивность пелагиали Байкала и ее изменчивость. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение. С. 76–98.
- Биология гидротермальных систем, 2002. Отв. ред. Гебрук А.В. М.: Товарищество научных изданий КМК. 543 с.
- Биология океана, Т. 1, Биологическая структура океана, 1977. Отв. ред. Виноградов М.Е. М.: Наука. 398 с.
- Буруковский Р.Н., 2012. Глубоководные креветки семейства Nematocarcinidae: история изучения, систематика, географическое распространение, биологическая характеристика. СПб.: Проспект Науки. 288 с.
- Кожова О.М., Сиделев Г.Н., Резинков Н.С., 1979. Наблюдения планктонных и нектобентических сообществ // Геолого-геофизические и подводные исследования озера Байкал. М.: Ин-т океанологии АН СССР им. П.П. Ширшова. С. 87–91.
- Кузьмин М.И., Калмычков Г.В., Гелетий В.Ф., Гнилуша В.А., Горегляд А.В. и др., 1998. Первая находка газогидрата в осадочной толще озера Байкал // Доклады Академии Наук. Т. 362. № 4 С. 541–543.
- Макаров М.М., 2016. Пузырьковые выходы метана из донных отложений озера Байкал. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск. 24 с.
- Мамонтов А.М., 1999. Способ лова голомянок. Заявка: 99117317/13, 10.08.1999. Опубликовано 27.06.2001, Бюллетень № 18.
- Механикова И.В., 2002. О расположении эстетасков антеннальных сенсорных органов у некоторых видов байкальских амфипод // Экологические, физиологические и паразитологические исследования пресноводных амфипод. Иркутск: Иркутский гос. университет. С. 83–89.
- Механикова И.В., Ситникова Т.Я., Петряшев В.В., Пензина М.М., Тимошкин О.А., 2010–2011. Каталог коллекции амфипод (включая типовые экземпляры), хранящейся в Лимнологическом институте СО РАН (г. Иркутск) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т. 2. Книга 2. С. 1270–1325.
- Механикова И.В., Тахтеев В.В., 2001. Суточные вертикальные миграции амфипод озера Байкал: возможные причины и экологическое значение // Исследования фауны водоемов Восточной Сибири. Иркутск: Иркутский гос. университет. С. 88–108.

- Механикова И.В., Тахтеев В.В., 2013. Высшие ракообразные // Красная книга Республики Бурятия: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов. Издание третье, переработанное и дополненное. Улан-Удэ: Изд-во Бурятского научного центра СО РАН. С. 51–68.
- Механикова И.В., Тахтеев В.В., Тимошкин О.А., 1995. Исследование органов боковой линии у амфипод (Crustacea, Amphipoda). 2. Сравнительный анализ органов боковой линии у различных представителей бокоплавов // Зоологический журнал. Т. 74. № 3. С. 43–53.
- Окунева Г.Л., Пронин Н.М., Тахтеев В.В., 2010. Водные беспозвоночные: амебоидные, пиявки, ракообразные // Красная книга Иркутской области. Иркутск: ООО Издательство "Время странствий". С. 305– 321.
- Ситникова Т.Я., Механикова И.В., Сиделева В.Г., Кияшко С.И., Наумова Т.В. и др., 2017. Трофические взаимоотношения в сообществе макробеспозвоночных и рыб холодного метанового сипа Санкт-Петербург в абиссали оз. Байкал // Сибирский экологический журнал. № 2. С. 171–183.
- Ситникова Т.Я., Сиделева В.Г., Кияшко С.И., Земская Т.И., Механикова И.В. и др., 2017а. Сравнительный анализ сообществ макробеспозвоночных и рыб, ассоциированных с метановым и нефте-метановым сипами в абиссали оз. Байкал // Успехи современной биологии. Т. 137. № 4. С. 375–388.
- Совинский В.К., 1915. Amphipoda оз. Байкал // Зоологические исследования Байкала. Т. 9. Вып. 1. Киев: Императорский университет Св. Владимира. 381 с.
- Тахтеев В.В., 1995. К экологии редкого вида бокоплавов Polyacanthisca calceolata (Crustacea, Amphipoda) из озера Байкал в связи с вопросом о параллелизме в развитии байкальской и океанической глубоководных фаун // Зоологический журнал. Т. 74. № 3. С. 141–143.
- *Тахтеев В.В.*, 2000. Очерки о бокоплавах озера Байкал: систематика, сравнительная экология, эволюция. Иркутск: Иркутский гос. университет. 355 с.
- Тахтеев В.В., Дидоренко С.И., 2015. Фауна и экология бокоплавов озера Байкал: Учебное пособие. Иркутск: Изд-во Института географии им. В.Б. Сочавы СО РАН. 115 с.
- Тимошкин О.А., Механикова И.В., Тахтеев В.В., 1995. Исследование органов боковой линии у амфипод (Crustacea, Amphipoda). 1. Локализация, возрастная и индивидуальная изменчивость органов боковой линии у байкальской пелагической амфиподы Macrohectopus branickii // Зоологический журнал. Т. 74. № 3. С. 35–42.
- Яшнов В.А., 1961. Скоростная планктическая сеть // Зоологический журнал. Т. 40. № 1. С. 122–128.
- Bazarsadueva S.V., Radnaeva L.D., Sitnikova T.Ya., Taraskin V.V., 2015. Fatty-acid composition of the deepwater Baikal amphipod Polyacanthisca calceolata // Chemistry of Natural Compounds. V. 51. № 6. P. 1042–1045.

- Bellan-Santini D., 1999. Ordre des Amphipodes (Amphipoda Latreille, 1816). Traité de Zoologie. Anatomie, Systématique, Biologie. V. 7 (3A). P. 93–186.
- Bousfield E.L., 2013. Interview // Amphipod Newsletter. № 37. P. 2–5.
- Dahl E., Emanuelsson H., von Mecklenburg C., 1970. Pheromone reception in the males of the amphipod Gammarus duebeni Lilljeborg // Oikos. V. 21. P. 42–47.
- Dunn A.M., 1998. The role of calceoli in mate assessment and precopula guarding in *Gammarus* // Animal Behaviour. V. 56. № 6. P. 1471–1475.
- Dybowsky B.N., 1874. Beiträge zur näheren Kenntnis der in dem Baikal-See vorkommenden niederen Krebse aus der Gruppe der Gammariden / Herausgegeben von der Russ. Entomol. Gesellsch. zu St. Petersburg. – St. Petersburg: Buchdr. Von W. Besobrasoff und Comp. 190 s.
- Egorov A.V., Nigmatulin R.I., Sagalevich A.M., Rozhkov A.N., Tsypkin G.G., 2011. Investigation of deep water gas hydrates with "Mir" submersibles during 2008–2010 expedition in Lake Baikal // Proceeding of the 7th International Conference on Gas Hydrates, 17–21 July 2011, Edinburgh. 12 p.
- *Eustace R.M., Kilgallen N.M., Lacey N.C., Jamieson A.J.,* 2013. Population structure of the hadal amphipod *Hirondellea gigas* (Amphipoda: Lysianassoidea) from the Izu-Bonin trench // Journal of Crustacean Biology. V. 33. № 6. P. 793–801.
- Godfrey R.B., Holsinger J.R., Carson K.A., 1988. A comparison of the morphology of calceoli in the freshwater amphipods Crangonyx richmondensis s. lat. (Crangonyctidae) and Gammarus minus (Gammaridae) // Crustaceana. Suppl. 13. P. 115–121.
- Golmshtok A.Y., Duchkov A.D., Hutchinson S., Khanukaev S.B., Elnikov A.I., 1997. Estimations of heat flow on Baikal from seismic data on the lower boundary of the gas hydrate layer // Russian Geology and Geophisics. V. 38. P. 1677–1691.
- *Graeve M., Dauby P., Scailteur Y.*, 2001. Combined lipid, fatty acid and digestive tract content analyses: a penetrating approach to estimate feeding modes of Antarctic amphipods // Polar Biology. V. 24. P. 853–862.
- Granin N.G., Makarov M.M., Kucher K.M., Gnatovsky R.Y., 2010. Gas seeps in Lake Baikal – detection, distribution, and implications for water column mixing // Geo-Marine Letters. V. 30. № 3/4. P. 399–409.
- Granin N.G., Muyakshin S.I., Makarov M.M., Kucher K.M., Aslamov I.A. et al., 2012. Estimation of methane fluxes from bottom sediments of Lake Baikal // Geo-Marine Letters. V. 32. № 5. P. 427–436.
- Guennegan Y., Martin V., 1985. Techniques de prélèvement // Peuplement profonds du Golf de Gascogne. IFRE-MER. Brest. Laubier L. et Monniot C. (eds). P. 571– 602.
- Hallberg E., Skog M., 2011. Chemosensory sensilla in Crustaceans // Chemical Communication in Crustaceans. Breithaupt T. and Thiel M. (eds). P. 103–121.
- Hutchinson R.D., Golmshtok A.J., Scholz C.A., Moore T.C., Lee M.W., Kuzmin M.I., 1991. Bottom simulating reflec-

1016

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ том 98 № 9 2019

tor in Lake Baikal // EOS, Transaction of the American Geophysical Union. V. 72. № 17. P. 307.

- Kaufmann R.S., 1994. Structure and function of chemoreceptors in scavenging lysianassoid amphipods // Journal of Crustacean Biology. V. 14. № 1. P. 54–71.
- Khlystov O., De Batist M., Shoji H., Hachikubo A., Nishio S. et al., 2013. Gas hydrate of Lake Baikal: discovery and varieties // Journal of Asian Earth Sciences. V. 62. P. 162–166.
- Lake Baikal: evolution and biodiversity, 1998. Kozhova O.M. and Izmest'eva L.R. (eds). Backhuys Publishers: Leiden, the Netherlands. 447 p.
- *Lincoln R.J.*, 1985. Morphology of a calceolus, an antennal receptor of gammaridean Amphipoda (Crustacea) // Journal of Natural History. V. 19. P. 921–927.
- *Lincoln R.J., Hurley D.E.*, 1981. The calceolus, a sensory structure of gammaridean amphipods (Amphipoda: Gammaridea) // Bulletin of the British Museum Natural History, Zoology. V. 40. P. 103–116.
- *Lowry J.K.*, 1986. The callynophore, a eucaridan/peracaridan sensory organ prevalent among the Amphipoda (Crustacea) // Zoologica Scripta. V. 15. № 4. P. 333–349.
- Mekhanikova I.V., 2010. Morphology of mandible and lateralia in six endemic amphipods (Amphipoda, Gammaridea) from Lake Baikal, in relation to feeding // Crustaceana. V. 83. № 7. P. 865–887.
- Mekhanikova I.V., Chapelle G., De Broyer C., 2001. Echiuropus bekmanae n. sp. (Crustacea, Amphipoda, Carinogammaridae) from Lake Baikal, retrieved by a new deepwater sampling device // Hydrobiologia. V. 462. P. 241– 251.
- *Mekhanikova I.V., Sitnikova T.Ya.*, 2014. Amphipods (Amphipoda, Gammaridea) at the Gorevoy Utes oil and methane seep, Lake Baikal // Crustaceana. V. 87. № 13. P. 1500–1520.
- Nelson M.M., Mooney B.D., Nichols P.D., Phleger C.F., 2001. Lipids of Antarctic Ocean amphipods: food chain interactions and the occurrence of novel biomarkers // Marine Chemistry. V. 73. P. 53–64.
- Nyssen F, Brey Th., Dauby P., Graeve M., 2005. Trophic position of Antarctic amphipods – enhanced analysis by a 2-dimensional biomarker assay // Marine Ecology Progress Series. V. 300. P. 135–145.
- Olyslager N.J., Williams D.D., 1993. Function of the type II microtrichs sensilla on the lotic amphipod, Gammarus pseudolimnaeus Bousfield // Hydrobiologia. V. 259. P. 17–31.
- *Oshel P.E., Steele V.J., Steele D.H.*, 1988. Comparative morphology of amphipod microtrich sensilla // Crustaceana. V. 13. P. 100–106.
- Platvoet D., 1985. Side line organ in Gammarids (Crustacea, Amhipoda) // Beaufortia. V. 35. P. 129–133.
- Platvoet D., Song Y., Li S., Van Der Velde G., 2007. Description of the lateral line organ of *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894), with discussion on its function (Peracarida, Amphipoda). Amphipod pilot species project (Ampis). Peport 4 // Crustaceana. V. 80. № 11. P. 1373–1392.

- Rudstam L.G., Melnik N.G., Timoshkin O.A., Hansson S., Pushkin S.V., Nemov V., 1992. Diel dynamics of an aggregation of Macrohectopus branickii (Dyb.) (Amphipoda, Gammaridae) in the Barguzin Bay, Lake Baikal, Russia // Journal of Great Lakes Research. V. 18. № 2. P. 286–297.
- *Steele V.J.*, 1990. The ultrastructure of the dorso-lateral type II microtrichs sensilla of marin amphipods // American Zoologist. V. 30. P. 111A.
- *Steele V.J.*, 1991. The distribution and frequency of the type II microtrichs in some gammaridean amphipods // Hy-drobiologia. V. 223. P. 35–42.
- Steele V.J., Steele D.H., 1993. Presence of two types of calceoli on Gammarellus angulosus (Amphipoda: Gammaridea) // Journal of Crustacean Biology. V. 13. № 3. P. 538–543.
- Steele V.J., Steele D.H., 1997. Type II microtrich sensilla of amphipods: variations in external morphology and distributional patterns // Canadian Journal Zoology. V. 75. P. 1155–1165.
- Takhteev V.V., Berezina N.A., Sidorov D.A., 2015. Checklist of the Amphipoda (Crustacea) from continental waters of Russia, with data on alien species // Arthropoda Selecta. V. 24. № 3. P. 335–370.
- Takhteev V.V., Berezina N.A., Sidorov D.A., 2015. Checklist of the Amphipoda (Crustacea) from continental waters of Russia, with data on alien species // Arthropoda Selecta. V. 24. № 3. P. 335–370.
- *Thiel M.*, 2011. Chemical communication in Peracarid Crustaceans // Chemical Communication in Crustaceans. Breithaupt T. and Thiel M. (eds). P. 199–218.
- *Thrush S.F., Dayton P.K.*, 2002. Disturbance to marine benthic habitats by trawling and dredging: Implications for marine biodiversity // Annual Review of Ecology and Systematics. V. 33. P. 449–473.
- Webb K.E., Barnes D.K.A., Planke S., 2009. Pockmarks: Refuges for marine benthic biodiversity // Limnology and Oceanography. V. 54. № 5. P. 1776–1788.
- Yoshii K., 1999. Stable isotope analyses of benthic organisms in Lake Baikal // Hydrobiologia. V. 411. P. 145– 159.
- Zemskaya T.I., Sitnikova T.Ya., Kiyashko S.I., Kalmychkov G.V., Pogodaeva T.V. et al., 2012. Faunal communities at sites of gas- and oil-bearing fluids in Lake Baikal // Geo-Marine Letters. V. 32. № 5. P. 437–452.
- Zemskaya T.I., Lomakina A.V., Shubenkova O.V., Pogodaeva T.V., Morozov I.V. et al., 2015. Jelly-like microbial mats over subsurface fields of gas hydrates at the St. Petersburg methane seep (Central Baikal) // Geomicrobiology Journal. V. 32. № 1. P. 89–100.

# A RARE ABYSSAL BAIKAL AMPHIPOD, *POLYACANTHISCA CALCEOLATA* (CRUSTACEA, AMPHIPODA) AT THE ST. PETERSBURG COLD METHANE SEEP, CENTRAL BAIKAL

## I. V. Mekhanikova\*

Limnological Institute of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Irkutsk 664033, Russia \*e-mail: irinam@lin.irk.ru

In 2009–2010 during the diving of the deep-water manned submersibles "Mir-1" and "Mir-2" at the St. Petersburg cold methane seep, central part of Lake Baikal, aggregations of the rarest endemic abyssal amphipod, Polyacanthisca calceolata Bazikalova 1937 were found at the depth of 1000-1402 m. Only 29 specimens of *P. calceolata* had been collected earlier since their description. Samples collected during the diving from the seep were rich in *P. calceolata* specimens, amounting to several hundred. Females prevailed in all catches, mainly ovigerous females, from 87 to 100% of the total number of specimens in the samples. The ratio of males to females was higher in the near-bottom zone (1:7) than at the bottom (1:20). The sizes of females and males were 17.0-24.5 mm and 18.0-22.5 mm, respectively. The number of eggs in females with a size of over 20 mm and less than 20 mm averaged 83 and 42, respectively. Powerful bundles of very long setae located at the base of percopod dactyls served as a device for living on soft substrates. Large calceoli in *P. calceolata*. specialized mechanoreceptor structures, were located both in males and females on both pairs of antennae and on all flagellum's articles except the last one. Aesthetascs, chemoreceptor structures, were single on the flagellum's articles of antenna 1. Microtrichs II, functioning as mechano- and chemoreceptors, were located in the dorsal part of all body segments. No lateral units have been found. Polyacanthisca calceolata mandibles of the basic gammaridean type were non-specialized. During the inter-moult period, the mandibular teeth did not wear out, this being characteristic of species feeding on soft food. According to the data obtained, P. calceolata feeds on amphipods (soft tissues and probably eggs) and entomostracans instead of dead fish as it was suggested earlier. Undoubtedly, this is a carnivorous species, a predator, but not a scavenger. It is likely that this species can hunt not only at the bottom, but also in the near-bottom zone. The main habitat zones for P. calceolata are large depths (over 1000 m) in the central and southern basins of Lake Baikal. This species is likely to prefer the areas close to methane discharge and gas hydrates deposits. The findings of aggregations of the rare Baikal species at the St. Petersburg methane seep can be attributed to the relatively poor prospection at large depths of the lake, the presence of special habitats with rich food sources, and a complicated structure of the bottom with plenty refuges from predators.

*Keywords:* Lake Baikal, abyssal zone, methane seep, amphipods, *Polyacanthisca calceolata*, ecology, population structure, sensory system, feeding