ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 2, с. 134–146

УДК 591.185:595.371(282.256.341)

КАЛЬЦЕОЛЫ – АНТЕННАЛЬНЫЕ СЕНСОРНЫЕ ОРГАНЫ АМФИПОД (CRUSTACEA, AMPHIPODA, GAMMARIDEA) ОЗЕРА БАЙКАЛ

© 2021 г. И. В. Механикова*

Лимнологический институт СО РАН, Иркутск, 664033 Россия

**e-mail: irinam@lin.irk.ru*

Поступила в редакцию 18.12.2019 г.
После доработки 25.04.2020 г.
Принята к публикации 07.05.2020 г.

Приведен список байкальских эндемичных амфипод с кальцеолами – антеннальными сенсорными органами. Список включает 47 видов и подвидов (13% от общего числа таксонов), относящихся к 6 родам из трех семейств. Наибольшее число таксонов амфипод с кальцеолами зарегистрировано в семействе Gammaridae. Кальцеолы отмечены у всех амфипод из родов *Corophiomorphus* и *Odontogammarus* и у трети видов рода *Eulimnogammarus*. В семействе Micruropodidae только один род *Micruropus* имеет представителей с кальцеолами. Кальцеолы имеются у двух видов рода *Ceratogammarus* (семейство Pallaseidae) и у *Polyacanthisca calceolata* из монотипического рода, отнесенного к этому семейству условно. Среди кальцеольных амфипод Байкала есть мелководные и глубоководные виды, гиганты и карлики, формы, обитающие на разнообразных биотопах и ведущие разный образ жизни. Их объединяет то, что все они подвижные гладкие формы, в основном хорошие пловцы. Большинство кальцеольных видов ведут бентический или нектобентический образ жизни, один вид бентопелагический. Зарывающимся формам рода *Micruropus* свойственны горизонтальные и вертикальные миграции. У большинства байкальских амфипод кальцеолы имеются только на жгуте антенны 2, иногда у самцов, иногда у особей обоих полов. Лишь у трех видов кальцеолы присутствуют на обеих парах антенн у самцов и самок: *Micruropus wohlii wohlii* и *M. wohlii platycercus* – обитателей мелководья, а также *Polyacanthisca calceolata* – ультраглубоководного бентопелагобионта. Это активные мигранты, у которых в толщу воды поднимаются половозрелые самцы и самки. На примере нескольких массовых видов показана связь между наличием кальцеолов на антеннах и образом жизни вида. Полученные данные подтверждают мнение о том, что кальцеолы играют важную роль при поиске амфиподами полового партнера и/или спаривании в толще воды.

Ключевые слова: Байкал, амфиподы, экология, сенсорные органы, кальцеолы

DOI: 10.31857/S0044513421020240

Кальцеолы относятся к одним из наиболее важных антеннальных сенсорных структур амфипод и самых сложноорганизованных поверхностных рецепторов водных членистоногих (Lincoln, 1985; Halberg, Scog, 2011; Thiel, 2011). Эти микроскопические рецепторы присутствуют на антеннах не всех, а только некоторых видов амфипод (приблизительно у 10% всех известных видов) и только из подотряда Gammaridea. Они могут присутствовать или отсутствовать у близкородственных видов, по-видимому, из сходных местообитаний и со сходным образом жизни. Некоторые роды содержат полностью безкальцеольные виды, другие роды – и виды с кальцеолами, и виды без этих структур (Lincoln, 1979, 1985; Hurley, 1980; Lincoln, Hurley, 1981). Кальцеольные виды встречаются в морских, солоноватых и пресных водоемах, включая подземные, от мелководий до абиссали, в полярных, умеренных и тропических регионах. Среди них есть активные пловцы, зарывающиеся виды и виды, живущие на водорослях (Lincoln, Hurley, 1981; Lincoln, 1985). Из-за большого разнообразия в расположении кальцеолов на антеннах, сложного внешнего и внутреннего строения их иногда принимали не за сенсорные органы (механорецепторы или хеморецепторы), а за несенсорные структуры. Кроме того, кальцеолы не всегда надежно отличаются от эстетасков (Lincoln, Hurley, 1981).

Кальцеолы могут встречаться на члениках жгута обеих пар антенн, но обычно только на антенне 2, иногда у обоих полов, но, как правило, только у самцов. У некоторых видов амфипод они есть и на стержне одной или обеих антенн (Hurley, 1980; Lincoln, 1985). В расположении кальцеолов на антеннах представителей различных семейств выявлены некоторые тренды. Так, у видов из семейства Gammaridae кальцеолы могут быть у

обоих полов, хотя в большинстве случаев только у самцов на антенне 2, в семействе Lysianassidae – в основном у самцов на обеих парах антенн, а у Eusiridae обычно у обоих полов на обеих антеннах (Hurley, 1980; Lincoln, Hurley, 1981). По имеющимся материалам были выделены девять структурных типов кальцеолов. Гаммаридные кальцеолы имеют одну из самых простых структур. Обычно они имеются у самцов, немногочисленны, на одном членике жгута имеется по одному кальцеолу. Как правило, кальцеолы расположены на нижней стороне жгута антенны 1 и верхней стороне жгута антенны 2, размеры кальцеолов варьируют от 20 до 300 мкм (Lincoln, 1979, 1985).

Классификация кальцеолов и выделение девяти их структурных типов с некоторыми исключениями совпадает с классификацией гаммаридных амфипод (Bousfield, 1983; Godfrey et al., 1988). Считается, что семейства, в которых есть представители с кальцеолами, имеют эволюционную близость (Barnard, 1969; Bousfield, 1978; Lincoln, 1979, 1985). Однако присутствие двух типов кальцеолов – мелких гаммареллидных и крупных понтогенеидных у *Gammarellus angulosus* (Rathke 1843) – показывает, что морфология кальцеолов должна использоваться с осторожностью в классификации высоких таксонов гаммаридных амфипод (Steele, Steele, 1993).

По поводу функций кальцеолов существуют различные мнения. Иногда их роль у самца связывают с улавливанием феромонов рецептивной самки (Dahl et al., 1970) или с определением репродуктивного статуса самки и ее готовности к предкопулятивному спариванию во время прямого химического контакта (Dunn, 1998). По мнению Lincoln (1979), для такого важного аспекта как репродуктивное поведение кальцеолы должны были бы присутствовать у всех амфипод, и для улавливания химических стимулов в водной среде их структура излишне сложна. Амфиподы для этого хорошо оснащены морфологически более простыми органами (эстетаски, микротрихи, органы боковой линии), которые типичны для артропод и в изобилии встречаются на поверхности тела, антеннах и других придатках тела (Steele, Steele, 1993; Platvoet et al., 2007).

В большинстве работ высказывается точка зрения о механорецепторной функции кальцеолов. Форма кальцеолов, напоминающая параболический рефлектор, и их внешняя и внутренняя структуры, изученные с помощью СЭМ и ТЭМ, говорят в пользу того, что это сверхчувствительные микродетекторы вибраций, происходящих в среде обитания. С помощью кальцеолов амфиподы могут улавливать вибрации, производимые животными своего или другого вида, движение хищника или добычи и любые иные волнения в водной среде (Lincoln, Hurley, 1981; Lincoln, 1985; Godfrey et al., 1988; Steele, Steele, 1993; Bousfield, 2013). Встречаемость кальцеолов преимущественно у самцов, а не самок, подтверждает их важную роль в половом поведении самцов, возможно, они играют роль в близких взаимоотношениях между самцами или между самками и самцами (Lincoln, Hurley, 1981; Steele, Steele, 1993). Очевидно, кальцеолы играют важную роль в половом поведении амфипод, спаривающихся в толще воды (Bousfield, 2013).

Исследование сенсорных структур позволяет лучше понять особенности экологии амфипод, и, наоборот, для понимания функционального значения сенсорных органов необходимы знания биологии, экологии и поведения, которые часто немногочисленны или вообще отсутствуют. Если связь между образом жизни и развитием бимодальных органов боковой линии (микротрихи II) и унимодальных хемосенсорных эстетасков достаточно хорошо прослеживается, то между присутствием и расположением кальцеолов и образом жизни видов она не установлена (Lowry, 1986; Kaufmann, 1994; Platvoet et al., 2007; Halberg, Scog, 2011).

Цель работы – на основании всех накопленных к настоящему времени данных составить список байкальских амфипод с кальцеолами и попытаться установить связь между наличием кальцеолов и образом жизни вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

При составлении списка амфипод с кальцеолами были использованы сведения из монографий и статей с таксономическими описаниями байкальских амфипод, где в описаниях видов (но не в родовых или видовых ключах) есть информация о наличии кальцеолов (Dybowsky, 1874; Совинский, 1915; Дорогостайский, 1930; Базикалова, 1937, 1945, 1962; Тахтеев, 1999). Кроме того, изучена работа Hurley (1980) со списком кальцеольных видов амфипод земного шара, включающим 570 видов, из них, с учетом более поздних номенклатурных изменений, 41 вид– байкальский. В списке Hurley (1980) для каждого вида приведена информация о наличии кальцеолов у каждого пола на стержнях и жгутах антенн 1 и 2. Однако в определителях Дыбовского (Dybowsky, 1874), Совинского (1915) и Базикаловой (1945) в описаниях видов с кальцеолами в большинстве случаев не уточняется, присутствуют они у обоих полов или имеются только у самцов. Так как Hurley (1980) не знакомился с коллекциями байкальских амфипод (во введении перечислены лишь использованные публикации), в списке приведены сведения только из указанных выше первоисточников.

Для уточнения некоторых вопросов изучены несколько видов из коллекции амфипод, храня-

Таблица 1. Список семейств и родов байкальских амфипод (по: Takhteev et al., 2015)

Семейство	Род
Acanthogammaridae	*Acanthogammarus* (16), *Brandtia* (16), *Burchania* (1), *Carinurus* (11), *Cheirogammarus* (1), *Coniurus* (3), *Garjajewia* (6), *Hyalellopsis* (26), *Koshovia* (1), *Paragarjajewia* (2), *Plesiogammarus* (9), *Propachygammarus* (4)
Carinogammaridae	*Carinogammarus* (3), *Echiuropus* (19), *Gmelinoides* (1), *Pseudomicruropus* (5)
Gammaridae	*Abyssogammarus* (5), *Bazikalovia* (4), ***Corophiomorphus*** (10/10), ***Eulimnogammarus*** (56/16), *Heterogammarus* (3), *Lobogammarus* (1), *Macropereiopus* (8), ***Odontogammarus*** (9/9), *Ommatogammarus* (6)
Macrohectopodidae	*Macrohectopus* (1)
Micruropodidae	*Baikalogammarus* (1), *Crypturopus* (5), *Homocerisca* (4), ***Micruropus*** (40/9)
Pachyschesidae	*Pachyschesis* (16)
Pallaseidae	***Ceratogammarus*** (3/2), *Gymnogammarus* (1), *Hakonboeckia* (1), *Leptostenus* (1), *Metapallasea* (1), *Pallasea* (15), *Parapallasea* (6), *Poekilogammarus* (26)
Incertae sedis	
Pallaseidae (?)	***Polyacanthisca*** (1/1)
Micruropodidae (?)	*Profundalia* (1)
Gammaridae	*Eulimnogammarus* (?) (2), *Heterogammarus* (?) (3)

Примечания. В число видов не включены таксоны байкальского происхождения, не живущие в Байкале. Жирным шрифтом выделены роды, в которых отмечены виды с кальцеолами. В скобках – число видов и подвидов данного рода, после косой черты – число таксонов с кальцеолами.

щейся в ЛИН СО РАН (Иркутск) и из собственных материалов автора. Исследованы *Odontogammarus korotnewi* (Sowinsky 1915) (Южный Байкал, бух. Песчаная, глубина 100 м, 19.07.1916, сб. В. Дорогостайский); *Eulimnogammarus aheneus aheneus* (Dybowsky 1874) (Южный Байкал, пос. Листвянка, глубина 150 м, 22.12.1995, сб. А. Воронов) и *Eulimnogammarus murinus* (Dybowsky 1874) (Северный Байкал, бух. Фролиха, глубина 115 м, 21.08.1995, сб. И. Механикова). Вре́менные препараты антенн были приготовлены в воде под бинокулярным микроскопом МБС-10 и изучены с помощью светового микроскопа Ergaval.

Таксономия дана по: Takhteev et al., 2015.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В Байкале зарегистрированы 354 таксона амфипод (276 видов и 78 подвидов) из 41 рода и 7 семейств (Takhteev et al., 2015). Это одна из самых богатых видами и количественно обильных групп беспозвоночных Байкала. Амфиподы с кальцеолами отмечены в 6 родах, относящихся к 3 семействам (табл. 1). На данный момент список кальцеольных амфипод Байкала включает 47 видов и подвидов, что составляет 13% от общего числа таксонов.

Наибольшее число таксонов с кальцеолами отмечено в семействе Gammaridae (табл. 1). Кальцеолы имеются у всех представителей родов *Corophiomorphus* и *Odontogammarus*, причем, у последнего только у самцов (табл. 2). Только треть видов самого обширного рода *Eulimnogammarus* имеет кальцеолы, из них 10 относятся к подроду *Eurybiogammarus* и по 3 к подродам *Eulimnogammarus* и *Philolimnogammarus*. У пяти видов рода *Eulimnogammarus* кальцеолы есть у обоих полов, у одного вида – только у самцов, для остальных видов уточнения на этот счет не сделаны (табл. 2).

Один род *Micruropus* из семейства Micruropodidae имеет представителей с кальцеолами (табл. 1). В расположении кальцеолов на антеннах отмечены разные варианты. У четырех видов кальцеолы есть только у самцов на антенне 2, у двух видов – у обоих полов на антенне 2 и у двух – у обоих полов на обеих парах антенн (табл. 2). Кальцеолы *Micruropus fixsenii* (Dybowsky 1874) видел только Совинский (1915) и только один раз у исследованного им экземпляра.

В семействе Pallaseidae кальцеолы отмечены у двух видов рода *Ceratogammarus*. К этому же семейству условно отнесен монотипический род *Polyacanthisca* (табл. 1). Кальцеолы у *Polyacanthisca calceolata* Bazikalova 1937 есть на жгутах обеих пар антенн самцов и самок.

Кальцеолы байкальских амфипод гаммаридного типа и у разных видов отличаются числом поперечных пластинок дистальной части (Lincoln, Hurley, 1981). У большинства видов кальцеолы имеются только на антенне 2, иногда у самцов, иногда у обоих полов. Только у двух мелководных и одного глубоководного вида кальцеолы присутствуют на обеих парах антенн у обоих полов (табл. 2). У всех байкальских амфипод кальцеолы расположены по одному на члениках жгута и отсутствуют на стержнях антенн (рис. 1). Размеры кальцеолов

Таблица 2. Список амфипод с кальцеолами из оз. Байкал, краткая характеристика антенн и сведения об экологии и распространении видов

Таксон	Расположение кальцеолов на антеннах	Распространение, глубина обитания и экологическая характеристика
Corophiomorphus calceolatus (Sowinsky 1915)	Жгут A2 из 122 коротких и высоких члеников, кроме 7 последних с тесно расположенными кальцеолами (Совинский, 1915; Базикалова, 1945)	Средний Байкал; 1240 м; ил
Corophiomorphus crassicornis (Sowinsky 1915)	Жгут A2 оборван, членики короткие и широкие, с крупными кальцеолами (Базикалова, 1945). По Совинскому (1915) кальцеолов, по-видимому, нет	Южный Байкал; 90–294 м; ил
Corophiomorphus gracilicornis (Bazikalova 1945)	Жгут A2 из 52 члеников с мелкими кальцеолами (Базикалова, 1945)	Южный и Северный Байкал; 53–263 м; илистый песок, галька
Corophiomorphus kietlinskii (Dybowsky 1874)	Жгут A2 из 64–84 коротких и высоких члеников, кроме 4 последних с крупными кальцеолами, заметными даже в слабую лупу (Dybowsky, 1874; Совинский, 1915; Базикалова, 1945). Кальцеолы у самцов и самок (Dybowsky, 1874; Совинский, 1915)	Южный и Северный Байкал; 1–1200 м; песок, камни, ил
Corophiomorphus laevis (Sowinsky 1915)	Жгут A2 из 26 члеников, кроме 6 последних с кальцеолами (Совинский, 1915; Базикалова, 1945)	Северный Байкал; 120 м
Corophiomorphus macrophthalmus (Bazikalova 1945)	Жгут A2 из 40–66 коротких члеников с крупными кальцеолами (Базикалова, 1945)	Весь Байкал; 9–800 м; ил, илистый песок, песок
Corophiomorphus pachycerus (Bazikalova 1945)	Жгут A2 из 37–59 коротких и толстых члеников с крупными кальцеолами (Базикалова, 1945)	Весь Байкал; 53–838 м, обычно до 200 м; камни, песок
Corophiomorphus sophiae (Dybowsky 1874)	Жгут A2 из 14–19 члеников с кальцеолами (Dybowsky, 1874; Совинский, 1915; Базикалова, 1945)	Южный и Северный Байкал; 28–625 м, обычно 50–140 м; камни, песок, реже ил
Corophiomorphus stanislavii (Dybowsky 1874)	Жгут A2 из 44–53 члеников с кальцеолами (Dybowsky, 1874; Базикалова, 1945)	Южный Байкал; 100 м
Corophiomorphus tenuipes (Sowinsky 1915)	Жгут A2 из 27–36 более–менее коротких члеников с мелкими кальцеолами (Совинский, 1915; Базикалова, 1945)	Южный и Северный Байкал; 9–891 м; ил, илистый песок
Eulimnogammarus (*Eulimnogammarus*) *cruentus* (Dorogostaisky 1930)	Жгут A2 из 12–23 широких и плоских члеников с мелкими кальцеолами (Дорогостайский, 1930; Базикалова, 1945). Кальцеолы только у самцов (Базикалова, 1945)	Весь Байкал, кроме Селенгинского мелководья; 0.5–35 м, редко до 100 м; камни, реже песок, затопленная древесина, обычен на губках и камнях с губками и водорослями

Таблица 2. Продолжение

Таксон	Расположение кальцеолов на антеннах	Распространение, глубина обитания и экологическая характеристика
Eulimnogammarus (*Eulimnogammarus*) *lividus lividus* (Dybowsky 1874)	Жгут А2 из 24–35 широких и плоских члеников; кальцеолы на всех члениках жгута кроме первого и двух последних (Dybowsky, 1874; Совинский, 1915; Базикалова, 1945). Кальцеолы у самцов и самок (Dybowsky, 1874)	Весь Байкал, кроме Селенгинского мелководья; 0–10 м, изредка до 100 м; камни
Eulimnogammarus (*Eulimnogammarus*) *verrucosus verrucosus* (Gerstfeldt 1858)	Жгут А2 из 16–26 члеников, кроме 4–5 последних с очень мелкими, невидимыми в лупу кальцеолами у самцов и самок (Dybowsky, 1874; Совинский, 1915; Базикалова, 1945)	Весь Байкал, кроме Селенгинского мелководья; 0–12 м, наиболее часто под камнями у берега; камни, галька с песком и детритом
Eulimnogammarus (*Eurybiogammarus*) *aheneus aheneus* (Dybowsky 1874)	Жгут А2 из 20–36 члеников с очень мелкими кальцеолами (Dybowsky, 1874; Совинский, 1915; Базикалова, 1945). Кальцеолы у самцов и самок (Механикова, оригинальные данные)	Весь Байкал; 12–500 м; камни, ил, реже песок
Eulimnogammarus (*Eurybiogammarus*) *aheneus asetus* Bazikalova 1945	Жгут А2 из 24 члеников с кальцеолами (Базикалова, 1945)	Весь Байкал; 62–594 м; камни, ил
Eulimnogammarus (*Eurybiogammarus*) *aheneus setosus* (Dybowsky 1874)	Жгут А2 из 27–41 членика с мелкими кальцеолами (Базикалова, 1945)	Южный Байкал; 50–500 м
Eulimnogammarus (*Eurybiogammarus*) *fuscus fuscus* (Dybowsky 1874)	Жгут А2 из 15–18 коротких и толстых члеников с крупными кальцеолами (Dybowsky, 1874; Совинский, 1915; Базикалова, 1945)	Весь Байкал; 2–273 м, чаще до 20 м; песок, реже илистый песок, ил и камни
Eulimnogammarus (*Eurybiogammarus*) *fuscus longicornis* Bazikalova 1945	Жгут А2 из 27–28 коротких и толстых члеников с кальцеолами (Базикалова, 1945)	Весь Байкал, наиболее многочислен в северной части; 2.5–97 м, чаще до 30 м; песок, реже ил и камни
Eulimnogammarus (*Eurybiogammarus*) *muriniformis* Bazikalova 1945	Жгут А2 из 21 членика с крупными кальцеолами (Базикалова, 1945)	Нет данных
Eulimnogammarus (*Eurybiogammarus*) *murinus* (Dybowsky 1874)	Жгут А2 из 25–30 члеников с крупными кальцеолами (Dybowsky, 1874; Совинский, 1915; Базикалова, 1945). Кальцеолы у самцов и самок (Механикова, оригинальные данные)	Весь Байкал; 3.5–297 м, чаще ниже 20 м; ил, илистый песок, валуны
Eulimnogammarus (*Eurybiogammarus*) *proximus* (Sowinsky 1915)	Жгут А2 из 15–19 коротких члеников, кроме 3–4 последних с хорошо заметными кальцеолами (Совинский, 1915; Базикалова, 1945)	Северный Байкал (Ушканьи о-ва); 25–40 м; камни
Eulimnogammarus (*Eurybiogammarus*) *rachmanowi* (Sowinsky 1915)	Жгут А2 из 10 члеников, кроме первого и одного-двух последних с мелкими кальцеолами (Совинский, 1915; Базикалова, 1945)	Северный Байкал; 900 м

Таблица 2. Продолжение

Таксон	Расположение кальцеолов на антеннах	Распространение, глубина обитания и экологическая характеристика
Eulimnogammarus (*Eurybiogammarus*) *similis* (Sowinsky 1915)	Жгут A2 из 9–15 члеников с кальцеолами (Совинский, 1915; Базикалова, 1945)	Весь Байкал; 4–26 м, редко 53–107 м; песок, камни
Eulimnogammarus (*Philolimnogammarus*) *immundus* Bazikalova 1945	Жгут A2 из 20 коротких и толстых члеников с кальцеолами (Базикалова, 1945)	Нет данных
Eulimnogammarus (*Philolimnogammarus*) *inconspicuus* Bazikalova 1945	Жгут A2 из 18–21 членика с кальцеолами (Базикалова, 1945)	Южный Байкал (у мыса Толстого); 0.2 м; у берега под камнями
Eulimnogammarus (*Philolimnogammarus*) *testaceus* (Dybowsky 1874)	Жгут A2 из 11 члеников у самки и 14–23 у самца, членики жгута с кальцеолами (Dybowsky, 1874; Базикалова, 1945). Кальцеолы у самцов и самок (Базикалова, 1945)	Южный Байкал (мыс Шаманский и к востоку от него); 0.25 м и более; камни; особенно близко к берегу подходит весной
Odontogammarus bekmanae Tachteew 1999	В жгуте A2 до 26 члеников, у самцов с кальцеолами (Тахтеев, 1999)	Весь Байкал; 475–1300 м; ил, предпочитает хорошо окисленные, ожелезненные поверхности илов. Иногда отлавливается ловушками с приманкой
Odontogammarus brevipes Dorogostaisky 1930	Жгут A2 из 14–20 члеников, у самцов с кальцеолами (Дорогостайский, 1930; Базикалова, 1945)	Северный Байкал, р-н Ушканьих о-вов, зал. Чивыркуйский; 3.5–70 м; песок, реже камни
Odontogammarus calcaratus calcaratus (Dybowsky 1874)	Жгут A2 из 21–24 члеников, у самцов с кальцеолами (Dybowsky, 1874; Дорогостайский, 1930; Базикалова, 1945). По Совинскому (1915) кальцеолов нет	Весь Байкал; 5–554 м; ил, песок, редко камни
Odontogammarus calcaratus caeculus Tachteew 1999	В жгуте A2 до 25 члеников, у самцов с крупными кальцеолами (Тахтеев, 1999)	Северный Байкал напротив бух. Фролиха (р-н низкотемпературного гидротермального источника с выходом метана); 420–490 м; сильно заиленный песок, ил с детритом и конкрециями. Попадает в ловушки с приманкой
Odontogammarus calcaratus improvisus Dorogostaisky 1930	Жгут A2 из 20–22 члеников, у самцов с кальцеолами (Дорогостайский, 1930)	Северный Байкал; 6–170 м; ил, песок, камни
Odontogammarus calcaratus pulcherrimus Dorogostaisky 1930	Жгут A2 из 17–21 членика, у самцов с кальцеолами (Дорогостайский, 1930; Базикалова, 1945)	Южный Байкал; 27–565 м, обычно 100–200; песок, ил, реже камни
Odontogammarus demianowiczi Dorogostaisky 1930	Жгут A2 из 16–18 члеников, у самцов с кальцеолами (Дорогостайский, 1930)	Южный Байкал; 200–400 м; ил
Odontogammarus korotnewi (Sowinsky 1915)	Жгут A2 из 16–18 члеников, кальцеолы отсутствуют (Совинский, 1915; Базикалова, 1945). Мелкие кальцеолы обнаружены у самцов (Механикова, оригинальные данные)	Весь Байкал; 28–246 м; ил, песок, глина

Таблица 2. Продолжение

Таксон	Расположение кальцеолов на антеннах	Распространение, глубина обитания и экологическая характеристика
Odontogammarus margaritaceus (Dybowsky 1874)	Жгут A2 из 19–29 члеников, кроме 6 последних у самца с кальцеолами (Совинский, 1915; Базикалова, 1945). У мелкого самца кальцеолы отсутствовали (Тахтеев, 1999)	Южный Байкал; 150–1000 м
Micruropus fixsenii (Dybowsky 1874)	Жгут A2 из 4–5 члеников, на 1 и 2 очень маленькие кальцеолы были найдены один раз у описываемого экземпляра (Совинский, 1915). По Дыбовскому кальцеолов нет (Dybowsky, 1874)	Открытый Байкал; 2–110 м; различные грунты, наиболее обычен на 20–50 м на заиленном песке, максимальная плотность на мелком и заиленном песке и иле
Micruropus laeviusculus laeviusculus (Sowinsky 1915)	Жгут A2 у самки из 4, у самца из 7 члеников, несущих кальцеолы (Базикалова, 1945, 1962). По Совинскому (1915) кальцеолов нет	Зап. берег Байкала, часть вост. берега; 1–77 м (открытый Байкал), до 124 м (прол. Малое Море); чистый песок, песок между камнями, галька, гравий. Встречается выше уреза воды в инстерстициальных водах каменистых пляжей
Micruropus macroconus calceolaris Bazikalova 1945	Жгут A2 у самца из 3 члеников, два первых сильно расширены, с очень крупными кальцеолами (Базикалова, 1962)	Весь Байкал; 3.5–37 м, одна находка с глубины 255 м (прол. Малое Море); крупный песок, камни, песок среди камней
Micruropus macroconus gurjanowae Bazikalova 1945	Жгут A2 из 2–3 члеников, у самца первые два с кальцеолами (Базикалова, 1945)	Зап. берег Байкала – пос. Б. Коты, от с. Голоустного до мыса Бол. Коса, прол. Малое Море; 2.7–44 м; камни, гравий, крупный песок
Micruropus possolskii Sowinsky 1915	Жгут A2 из 5–6 члеников, кроме двух последних с кальцеолами у самцов и самок (Совинский, 1915; Базикалова, 1945, 1962)	Заливы, бухты, соры Байкала, прол. Малое Море, открытый Байкал (Селенгинский р-н), протоки и озера дельты р. Селенги; 0–9 м, встречается выше уреза воды; ил, заиленный песок. Образ жизни скрытый, зарывается в верхний слой грунта, изредка плавает над самой поверхностью
Micruropus talitroides talitroides (Dybowsky 1874)	Жгут A2 из 6–8 члеников, у самца с кальцеолами (Dybowsky, 1874; Совинский, 1915; Базикалова, 1945, 1962). Присутствие кальцеолов не постоянно (Базикалова, 1945)	Байкал, его соры, бухты, заливы, прол. Малое Море, зал. Чивыркуйский; 0.5–63 м; чистый и заиленный песок, ил, реже валуны, галька. Ночью в пелагиаль мигрируют самцы, самки и молодь

Таблица 2. Окончание

Таксон	Расположение кальцеолов на антеннах	Распространение, глубина обитания и экологическая характеристика
Micruropus vortex vortex (Dybowsky 1874)	Жгут A2 у самца из 6–7 члеников, первые 3–4 с кальцеолами (Dybowsky, 1874; Совинский, 1915; Базикалова, 1945, 1962)	Открытый Байкал, прол. Малое Море, зал. Чивыркуйский; 0–88 м; камни с водорослями, обрастания, песчаный грунт с растительностью, инстерстициальные воды каменистых пляжей. Ночью в толщу воды мигрируют в основном половозрелые особи. В массе обнаружен подо льдом (половозрелые и спаривающиеся особи)
Micruropus wohlii platycercus (Dybowsky 1874)	В жгутах A1 и A2 самцов и самок до 30–33 члеников с кальцеолами (Базикалова, 1962)	Преимущественно открытый Байкал, Истокский и Посольский соры, зал. Провал, реже открытые бухты; 0–77 м; предпочитает чистый песок. Преобладает в составе ночного миграционного комплекса амфипод (в основном половозрелые особи)
Micruropus wohlii wohlii (Dybowsky 1874)	В жгутах A1 до 21–26 члеников, A2 – до 18 члеников, у самцов и самок с кальцеолами. Кальцеолы на жгуте A2 более крупные, чем на A1 (Dybowsky, 1874; Совинский, 1915; Базикалова, 1945)	Весь Байкал, его бухты, заливы, соры; 0–40 м; все типы грунтов, наиболее обилен на песке и заиленном песке. Встречается выше уреза воды. Преобладает в составе ночного миграционного комплекса амфипод, мигрируют половозрелые особи
Ceratogammarus cornutus (Sowinsky 1915)	Жгут A2 из 13–18 коротких члеников с кальцеолами (Совинский, 1915; Базикалова, 1945)	Весь Байкал, особенно часто в сев. части; 82–1240 м, обычно 200–700 м; ил, железомарганцевые корки. На дне лежит на боку, передвигается тоже на боку
Ceratogammarus dybowskii Sowinsky 1915	Жгут A2 из 17–21 членика, кроме первого и пяти последних с кальцеолами (Совинский, 1915; Базикалова, 1945)	Весь Байкал; 82–1371 м, обычно ниже 300 м; ил, глина, железомарганцевые корки, скала, щебень, дресва. На дне лежит на боку, передвигается тоже на боку
Polyacanthisca calceolata Bazikalova 1937	В жгуте A1 до 82 коротких члеников, A2 – до 80 члеников; у самцов и самок членики жгутов обеих антенн с очень крупными кальцеолами (Базикалова, 1937, 1945)	Южный и Средний Байкал; 1000–1610 м; ил, газогидраты, бактериальные маты, иногда каменистый грунт. Попеременно ведет эпибентический и бентопелагический образ жизни. В придонную зону поднимаются половозрелые особи

Примечания. A1 – антенна 1, A2 – антенна 2. Распространение, глубина и экологическая характеристика по: Dybowsky (1874), Совинский (1915), Базикалова (1937, 1945, 1962), Бекман (1962, 1984), Kamaltynov et al. (1993), Тахтеев (1995, 1999), Тахтеев, Механикова (1996), Вейнберг, Камалтынов (1998), Bessolitsyna et al. (2000), Камалтынов (2001), Механикова, Тахтеев (2001), Бондаренко и др. (2009), Тахтеев и др., (2019), Механикова (2019). Таксономия по: Takhteev et al. (2015).

в использованных работах не приводятся, в некоторых случаях отмечено, что кальцеолы крупные или мелкие. Это субъективное мнение, видимо, основано на том, что видны кальцеолы в лупу со слабым увеличением или только под микроскопом. Между степенью опушения щетинками жгутов антенн и присутствием или отсутствием кальцеолов имеется связь. При просмотре рисунков и описаний видов из *Gammarus pulex*-group (Karaman, Pinkster, 1977), в которой много видов с кальцеолами, оказалось, что у многих видов без кальцеолов по верхнему краю жгута антенны 2 расположены густые щетинки, а у видов с кальцеолами верхний край несет короткие и редкие щетинки. Более того, у *Gammarus minus* Say 1818 особи из одной популяции с большим числом щетинок на жгуте антенны 2 кальцеолов не имели, а этот же вид из другой популяции со слабо опушенными антеннами был с кальцеолами (Godfrey et al., 1988). То, что густые щетинки "мешают" восприятию кальцеолами сигналов из внешней среды, также может свидетельствовать в пользу их механорецепторной функции. К сожалению, на рисунках байкальских амфипод не часто изображены антенны целиком (обычно только стержни), а в описаниях видов об опушении жгутов антенн щетинками ничего не сказано.

Различия в описаниях антенн и сведения о присутствии или отсутствии кальцеолов у одного и того же вида у разных авторов объясняются тем, что в их распоряжении были особи разного пола или разных стадий половой зрелости. Например, ранее считалось, что кальцеолов нет у *O. korotnewi*. Как отмечает Дорогостайский (1930), первоописание *O. korotnewi* очевидно было составлено по самке, т.к. имеются различия в описании этого вида в его материалах и материалах Совинского (1915). Присутствие кальцеолов не постоянно у *Micruropus talitroides talitroides* (Dybowsky 1874), вероятно, речь идет о размерно-возрастных различиях (Базикалова, 1945). По этой же причине кальцеолы не найдены у мелкого самца *Odontogammarus margaritaceus* (Dybowsky 1874) (Тахтеев, 1999).

В 35 родах таксоны с кальцеолами не отмечены (табл. 1). Кальцеолы отсутствуют у единственного в Байкале пелагического вида амфипод – *Macrohectopus branickii* (Dybowsky 1874), облигатных некрофагов рода *Ommatogammarus*, паразитов рода *Pachyschesis*, питающихся яйцами крупных амфипод-хозяев, у амфипод с разнообразным кутикулярным вооружением тела в виде зубцов, килей, вздутий, бугорков (большинство родов обширного семейства Acanthogammaridae, некоторые роды семейства Pallaseidae). Вооруженные формы с толстым и прочным экзоскелетом в основном ведут бентосный образ жизни, некоторые из них поднимаются в толщу воды, но редко и, видимо, не для поиска полового партнера или спаривания. Среди гладких форм у подавляющего большинства видов кальцеолы также не отмечены (семейство Gammaridae) (табл. 1).

Экология и поведение большинства байкальских видов амфипод слабо изучены или совсем не изучены. Краткие сведения об экологии и распространении кальцеольных таксонов приведены в табл. 2.

Представители трех кальцеольных родов семейства Gammaridae – типичные бокоплавы с гладким стройным латерально суженным телом, удлиненными антеннами и развитыми уроподами 3. В основном это амфиподы средних (10–15 мм) и крупных (20–30 мм и более) размеров, все они хорошие пловцы. У видов-гигантов (длина до 50–80 мм) – *Corophiomorphus calceolatus* (Sowinsky 1915) и *C. kietlinskii* (Dybowsky 1874), кальцеолы на члениках жгутах длинных антенн 2 расположены очень близко друг к другу (рис. 1*a*, 1*b*). Среди амфипод рода *Corophiomorphus* есть эврибатные и глубоководные виды (табл. 2). Глубоководные *Corophiomorphus*, как и ряд видов подрода *Eurybiogammarus* рода *Eulimnogammarus* обитают на скальных выходах, моренных и пролювиальных отложениях подводных склонов озера. Об их образе жизни почти ничего не известно (Тахтеев, 2000).

Большинство видов рода *Odontogammarus* встречаются в основном на глубинах 30–200 м, два таксона – *Odontogammarus bekmanae* Tachteew 1999 и *O. calcaratus caeculus* (Tachteew 1999) – на глубинах более 400 м (табл. 2). Их образ жизни практически не изучен, известно, что некоторые виды рода иногда приходят в ловушки с приманкой (Тахтеев, 1999). Однако следует отметить, что в ловушки попадают многие виды амфипод-полифагов (Механикова, 2019). Род *Odontogammarus* стоит ближе всего к подроду *Eurybiogammarus* рода *Eulimnogammarus* (Тахтеев, 1999).

Представители подродов *Eulimnogammarus* и *Philolimnogammarus* рода *Eulimnogammarus* преимущественно мелководные, подрода *Eurybiogammarus* – и мелководные и глубоководные (табл. 2). Мелководные *Eulimnogammarus* и *Philolimnogammarus* днем, как правило, прячутся под камнями, а ночью поднимаются в толщу воды. Это подвижные рачки, которым свойственны миграции вглубь от берега и обратно в зависимости от изменения условий среды в разные сезоны года (Вейнберг, Камалтынов, 1998; Тахтеев, 2000).

Виды рода *Micruropus* (семейство Micruropodidae) – типичные обитатели мелководья (глубина до 20–30 м), хотя некоторые встречаются на бóльших глубинах (табл. 2). В основном это мелкие (до 10 мм) и карликовые (3–4 мм) виды с короткими антеннами, несущими немногочисленные кальцеолы (рис. 1*c*, 1*d*). Почти все микруропусы могут зарываться в грунт, многие являются активными мигрантами. Плотность поселения не-

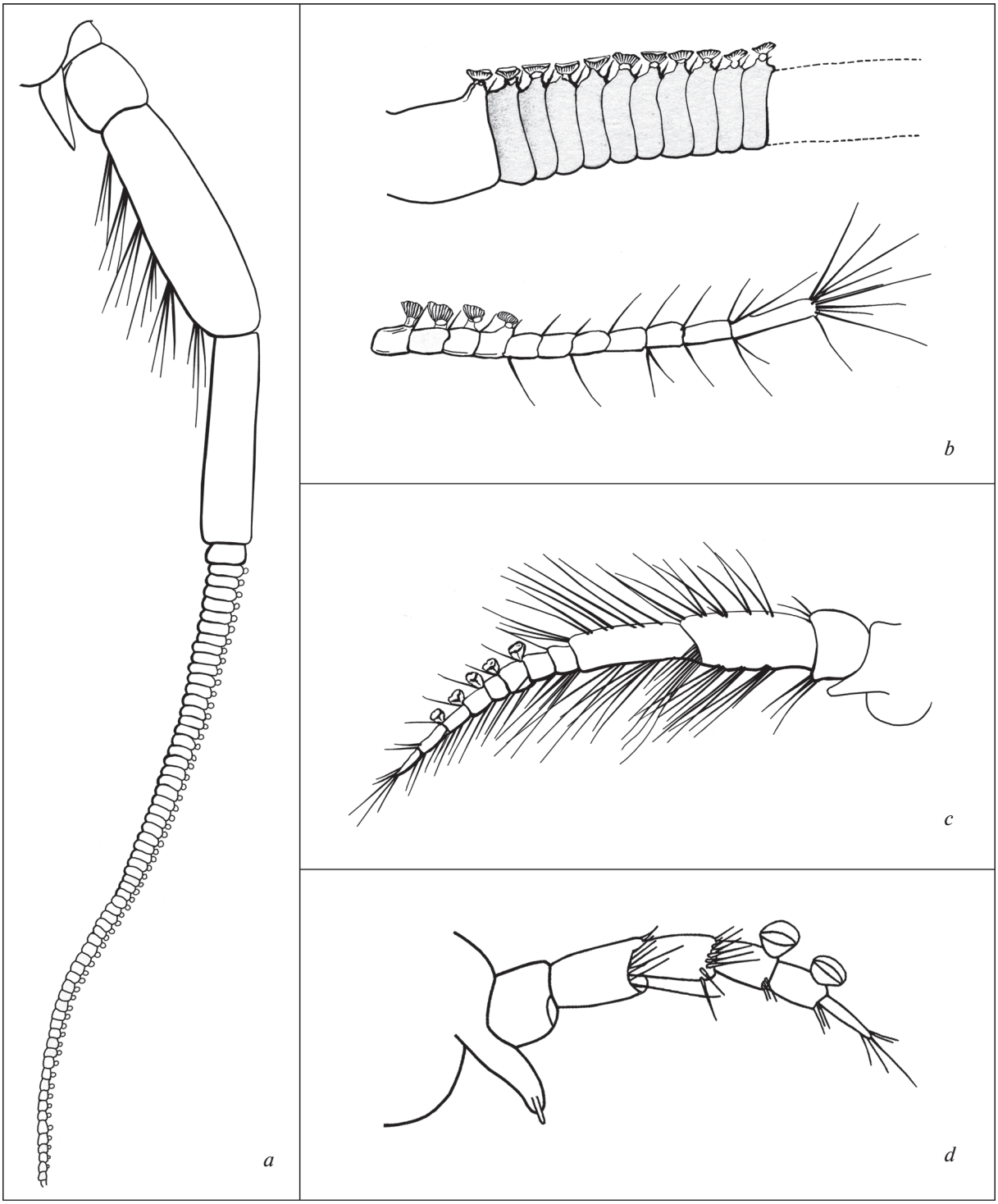

Рис. 1. Расположение кальцеолов на жгуте антенны 2: *a* – *Corophiomorphus kietlinskii* (кальцеолы на всех члениках жгута кроме первого и последних), *b* – *Corophiomorphus calceolatus* (проксимальный и дистальный фрагменты жгута с тесно расположенными кальцеолами, 7 дистальных члеников без кальцеолов), *c* – *Micruropus vortex vortex* (кальцеолы на члениках средней части жгута), *d* – *Micruropus macroconus calceolaris* (крупные кальцеолы на двух проксимальных члениках жгута). *a*–*c* – по: Совинский, 1915, *d* – по: Базикалова, 1962.

которых видов рода очень высокая. В Малом Море – "царстве" микруропусов, среди видов с кальцеолами густые скопления (свыше 10 тыс. экз./м^2) образуют *Micruropus wohlii wohlii* (Dybowsky 1874) и *M. possolskii* (Dybowsky 1874), менее плотные (более 1 тыс. экз./м^2) *M. talitroides talitroides*, *M. vortex*

vortex (Dybowsky 1874), *Micruropus laeviusculus laeviusculus* (Sowinsky 1915), *Micruropus macroconus calceolaris* Bazikalova 1945 (Бекман, 1959).

Представители рода *Ceratogammarus* (семейство Pallaseidae) – крупные (30–50 мм) малоподвижные рачки, легко узнаваемые в видеоматериалах по толстому сплюснутому телу и мощным гнатоподам. В покое они на боку лежат на грунте, также на боку медленно передвигаются – как одиночные, так и спаривающиеся особи (Базикалова, 1945; Тахтеев, Механикова, 1996; Mekhanikova, Sitnikova, 2014). Видимо в толщу воды виды рода *Ceratogammarus* поднимаются неохотно, по крайней мере, в придонной зоне отмечены не были. Ультраглубоководный вид *P. calceolata* ведет попеременно эпибентический и бентопелагический образ жизни (Механикова, 2019).

Многим видам амфипод, как с кальцеолами, так и без них, свойственны горизонтальные и вертикальные миграции, обусловленные различными причинами. В литоральной зоне суточные вертикальные миграции совершают несколько десятков видов бентосных амфипод разных жизненных форм, у подавляющего большинства видов они не связаны с репродуктивным поведением, так как в толщу воды поднимаются молодь и неполовозрелые особи. Проведенные ранее исследования также показали, что вертикальные миграции бентосных видов не связаны с поиском пищи и питанием в толще воды. Было установлено, что основным фактором суточных вертикальных миграций литоральных амфипод является температурный – набор необходимой для развития суммы тепла в приповерхностных более прогретых слоях воды (Механикова, Тахтеев, 2001; Тахтеев и др., 2019). Однако имеющиеся данные по нескольким массовым видам амфипод с кальцеолами позволяют считать, что миграции в толщу воды у них имеют репродуктивную природу.

К поверхности воды часто поднимаются виды рода *Micruropus* – ночью на свет, но иногда и днем. Наиболее часто в ночных ловах встречались *M. wohlii wohlii*, *M. wohlii platycercus* (Dybowsky 1874), *M. vortex vortex*, ряд других. В толщу воды у них мигрировали в основном половозрелые самцы и самки, а не молодь, как у большинства амфипод ночного миграционного комплекса. Оба подвида *M. wohlii* нередко образуют очень плотные ночные скопления и даже отмечались в пелагиали далеко от берега. У *M. talitroides talitroides* мигрируют самцы, самки и молодь (Базикалова, 1962; Bessolitsyna et al., 2000; Механикова, Тахтеев, 2001; Тахтеев и др., 2019). Обитатель каменистых грунтов литорали – *M. vortex vortex* встречался в составе ночного миграционного комплекса и летом, и зимой до наступления ледостава, причем зимой он дольше других амфипод оставался в толще воды (Механикова, Тахтеев, 2001). Скопления *M. vortex vortex* были также обнаружены в подледный период на нижней поверхности льда; в пробах преобладали яйценосные самки и взрослые самцы, встречено много спаривающихся особей (Бондаренко и др., 2009).

Не только мелководные, но и глубоководные виды могут подниматься высоко над дном и образовывать скопления. Образ жизни и структуру популяции одного из глубоководных видов – *P. calceolata* удалось изучить благодаря погружениям на ГОА “Мир-2” в р-не холодного метанового сипа Санкт-Петербург (Средний Байкал). И в придонной зоне, и на дне, были обнаружены огромные скопления половозрелых особей полиакантиски, в основном яйценосные самки, причем доля самцов по отношению к самкам оказалась выше в придонной зоне, чем на дне, а на видеозаписях иногда были видны спаривающиеся амфиподы с компактным телом и короткими антеннами (Механикова, 2019). Приведенные выше данные свидетельствуют в пользу того, что кальцеолы являются важными механосенсорными органами у амфипод, поднимающихся в толщу воды для поиска полового партнера и/или спаривания.

Сведения о кальцеолах можно использовать в определении времени наступления половозрелости и готовности амфипод к размножению. Кальцеолы могут присутствовать или отсутствовать у одного и того же вида в различных популяциях из разных районов или в одной и той же популяции в определенные периоды года (Karaman, Pinkster, 1977; Croker, Gable, 1977; Lincoln, 1985; Godfrey et al., 1988). Это связано с разным временем наступления половозрелости и, соответственно, временем появления кальцеолов. В отличие от органов боковой линии и эстетасков, которые в зачаточном состоянии уже имеются у рачков еще не вышедших из марсупиума самки (Базикалова, 1951; Механикова и др., 1995), кальцеолы появляются у амфипод, прошедших через несколько линек к моменту наступления половой зрелости (Eustace et al., 2013). В некоторых группах амфипод (род *Anonyx*, надсемейство Lysianassoidea) у половозрелых самцов, поднимающихся в толщу воды для поиска самки (pelagic searchers), кроме появления кальцеолов происходят другие изменения в морфологии – удлинение антенн, увеличение размера глаз, появление большого количества щетинок на уроподах 3 (Steele, 1995).

Приведенный список амфипод с кальцеолами из оз. Байкал нельзя считать исчерпывающим. Описания, особенно редких и малочисленных видов, могли быть составлены по самке или неполовозрелым особям. Кроме того, после долгого хранения амфипод в спирте кальцеолы, как и эстетаски, можно не заметить, особенно, если они очень мелкие. Подробные исследования кальцеольных видов амфипод из разных популяций в разные периоды жизненного цикла, изучение полового диморфизма и поведения в естественной среде обитания позволили бы определить типы репродуктивных стратегий и могли быть полезны в экологических исследованиях.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю искреннюю признательность А.А. Широкой за оформление рисунка, Helen E. Stoddart (Australian Museum, Sydney) – за присланную копию работы D.E. Hurley "A provisional checklist of Crustacea Amphipoda known to have calceoli".

Работа выполнена в рамках бюджетной темы Лимнологического института СО РАН № 0345-2016-0009.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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. Морфологические особенности молодых стадий байкальских амфипод // Труды Байкальской лимнологической станции. Т. 13. С. 120–205.

Базикалова А.Я., 1962. Систематика, экология и распространение родов *Micruropus* Stebbing и *Pseudomicruropus* nov. gen. (Amphipoda, Gammaridea) // Систематика и экология ракообразных Байкала. Труды Лимнологического ин-та. Т. 2 (22). Ч. 1. С. 3–140.

Бекман М.Ю., 1959. Некоторые закономерности распределения и продуцирования массовых видов зообентоса в Малом Море // Труды Байкальской лимнологической станции. Т. 17. С. 342–381.

Бекман М.Ю., 1962. Экология и продукция *Micruropus possolskii* Sow. и *Gmelinoides fasciatus* Stebb // Систематика и экология ракообразных Байкала. Труды Лимнологического ин-та СО АН СССР. Т. 2 (22). Ч. 1. С. 141–155.

Бекман М.Ю., 1984. Глубоководная фауна амфипод // Систематика и эволюция беспозвоночных Байкала. Новосибирск: Наука. Сиб. отделение. С. 114–123.

Бондаренко Н.А., Оболкина Л.А., Мельник Н.Г., Механикова И.В., Глызина О.Ю. и др., 2009. Криобиология озера Байкал: современное состояние изученности вопроса и основные направления исследований // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т. 2. Ч. 1. Новосибирск: Наука. С. 912–927.

Вейнберг И.В., Камалтынов Р.М., 1998. Сообщества макрозообентоса каменистого пляжа озера Байкал. 1. Фауна // Зоологический журнал. Т. 77. № 2. С. 158–165.

Дорогостайский В.Ч., 1930. Новые материалы для карцинологической фауны озера Байкал // Труды Комиссии по изучению озера Байкала. Т. 3. С. 49–76.

Камалтынов Р.М., 2001. Амфиподы (Amphipoda: Gammaroidea) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т. 1. Книга 1. С. 573–831.

Механикова И.В., 2019. *Polyacanthisca calceolata* (Crustacea, Amphipoda) – редкий абиссальный вид байкальских амфипод из района холодного метанового сипа Санкт-Петербург (Средний Байкал) // Зоологический журнал. Т. 98. № 9. С. 1003–1018.

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., 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.

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., 1999. Ревизия рода *Odontogammarus* (Crustacea, Amphipoda, Gammaridae) из озера Байкал // Зоологический журнал. Т. 78. № 7. С. 796–810.

Тахтеев В.В., 2000. Очерки о бокоплавах озера Байкал: систематика, сравнительная экология, эволюция. Иркутск: Иркутский гос. университет. 355 с.

Тахтеев В.В., Карнаухов Д.Ю., Говорухина Е.Б., Мишарин А.С., 2019. Суточные вертикальные миграции гидробионтов в прибрежной зоне оз. Байкал // Биология внутренних вод. № 2. С. 50–61.

Тахтеев В.В., Механикова И.В., 1996. Распределение эндемичных нектобентических бокоплавов в озере Байкал // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. Т. 101. № 4. С. 39–48.

Barnard J.L., 1969. The families and genera of marine gammaridean Amphipoda // Bulletin of the United States National Museum. V. 271. P. 1–535.

Bessolitsyna I.A., Mekhanikova I.V., Takhteev V.V., 2000. Daily dynamics of benthic gammarids communities of Lake Baikal // Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia. V. 5. Novosibirsk: IC&G. P. 61–63.

Bousfield E.L., 1978. A revised classification and phylogeny of amphipod crustaceans // Transaction of the Royal Society of Canada. Series 4. V. 16. P. 343–390.

Bousfield E.L., 1983. Un updated phyletic classification and palaeohistory of the Amphipoda // Crustacean phylogeny. F.R. Schram (ed.). P. 257–277.

Bousfield E.L., 2013. Interview // Amphipod Newsletter. № 37. P. 2–5.

Croker R.A., Gable M.F., 1977. Geographic variation in Western Atlantic populations of *Gammarus oceanicus* Segerstråle (Amphipoda) // Crustaceana. V. 32. № 1. P. 55–76.

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.

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.

Hallberg E., Skog M., 2011. Chemosensory sensilla in Crustaceans // Chemical Communication in Crustaceans. T. Breithaupt and M. Thiel (eds). P. 103–121.

Hurley D.E., 1980. A provisional checklist of Crustacea Amphipoda known to have calceoli // New Zealand Oceanographic Institute Records. V. 4. № 8. P. 71–120.

Kamaltynov R.M., Chernykh V.I., Slugina Z.V., Karabanov E.B., 1993. The consortium of the sponge *Lubomirskia baicalensis* in Lake Baikal, East Siberia // Hydrobiology. V. 271. P. 179–189.

Karaman G.S., Pinkster S., 1977. Freshwater *Gammarus* species from Europe, North Africa and adjacent regions of Asia (Crustacea–Amphipoda). Part I. *Gammarus pulex*-group and related species // Bijdragen tot de dierkunde. V. 47. № 1. 97 s.

Kaufmann R.S., 1994. Structure and function of chemoreceptors in scavenging lysianassoid amphipods // Journal of Crustacean Biology. V. 14. № 1. P. 54–71.

Lincoln R.J., 1979. British Marine Amphipoda: Gammaridea. London: British Museum (Natural History). 658 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., Sitnikova T.Ya., 2014. Amphipods (Amphipoda, Gammaridea) at the Gorevoy Utes oil and methane seep, Lake Baikal // Crustaceana. V. 87. № 13. P. 1500–1520.

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.

Steele D.H., 1995. Sexual dimorphism in mature gammaridean amphipods // Polskie Archiwum Hydrobiologii. V. 42. № 4. P. 303–317.

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.

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. T. Breithaupt and M. Thiel (eds). P. 199–218.

CALCEOLI, THE ANTENNAL SENSORY ORGANS OF AMPHIPODS (CRUSTACEA, AMPHIPODA, GAMMARIDEA) FROM LAKE BAIKAL

I. V. Mekhanikova*

Limnological Institute, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Irkutsk, 664033 Russia

**e-mail: irinam@lin.irk.ru*

The amphipods endemic to Lake Baikal and known to have calceoli, the antennal sensory organs, are listed. The list includes 47 species or subspecies (13% of the total) belonging to six genera in three families. Most of the calceoliferous amphipods are members of the family Gammaridae. All species of the genera *Corophiomorphus* and *Odontogammarus*, as well as one-third of the species of the genus *Eulimnogammarus*, show calceoli. Only the genus *Micruropus*, family Micruropodidae, contains the calceoliferous members. Two species of the genus *Ceratogammarus*, family Pallaseidae, and *Polyacanthisca calceolata* that represents a monotypic genus that formally belongs to this family, are calceoliferous. Among the Baikal calceoliferous amphipods, there are shallow-water and deep-water species, giants and dwarfs, those that live in various inhabits and differ in lifestyle. A smooth body and high mobility are their common features. Most of the calceoliferous species are benthic or nectobenthic organisms; one species is benthopelagic. Burrowing forms of the genus *Micruropus* are characterized by horizontal and vertical migrations. Most of the Baikal amphipods have the calceoli only on the flagellum of the second antenna, sometimes in males only, sometimes in both sexes. Only three species have calceoli on both pairs of antennae in both sexes: the shallow-water *Micruropus wohlii wohlii* and *M. wohlii platycercus*, and the ultra-deepwater benthopelagic species *Polyacanthisca calceolata*. They are active migrants whose mature males and females move up the water column. Some abundant species taken as examples, the presence of calceoli on antennae and the life style of the organism can be seen to correlate. The data obtained confirm that calceoli play important roles in mate search and/or mating in the water column.

Keywords: Lake Baikal, amphipods, ecology, sensory structure, calceoli