

УДК 574.523

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СООБЩЕСТВ МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫХ И РЫБ, АССОЦИИРОВАННЫХ С МЕТАНОВЫМ И НЕФТЕ-МЕТАНОВЫМ СИПАМИ В АБИССАЛИ оз. БАЙКАЛ

© 2017 г. Т. Я. Ситникова¹, В. Г. Сиделева², С. И. Кияшко³, Т. И. Земская¹, И. В. Механикова¹, О. М. Хлыстов¹, И. А. Хальзов¹

¹Лимнологический институт СО РАН, Иркутск, Россия

²Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

³Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского, Национальный научный центр морской биологии ДВО РАН, Владивосток, Россия
E-mail: sit@lin.irk.ru

Поступила в редакцию 19.09.2016 г.

Приведено сравнение состава, распределения и трофических взаимоотношений эндемичных животных, ассоциированных с метановым (Санкт-Петербург) и нефте-метановым (Горевой Утес) сипами абиссали оз. Байкал. Показаны сходства и различия в условиях обитания животных и их приуроченность к основным биотопам, отличия от фоновых глубоководных районов озера. Выяснено, что сиповые сообщества характеризуются смешанными трофическими сетями, в которых первый трофический уровень включает органическое вещество как фотосинтетического происхождения, так и образованное в процессе метанотрофии. Сообщества включают животных с разнообразными пищевыми стратегиями и занимающих различные трофические позиции. Углерод метана прослежен в пищевых сетях сообществ вплоть до 4 трофического уровня.

Ключевые слова: высачивания газа и нефти, биотопы, биологические сообщества, состав, распределение, трофика.

DOI: 10.7868/S0042132417040056

ВВЕДЕНИЕ

Озеро Байкал – пресноводный континентальный водоем с максимальной глубиной 1640 м, в котором, как и в океане, существуют глубоководные гидротермальные венты, грязевые вулканы, метановые и нефте-метановые сипы. В настоящее время в Байкале зарегистрировано более 20 глубоководных метановых сипов и разгрузок метана (Granin et al., 2010; Khlystov et al., 2013). Байкальские сипы различаются по составу углеводородов и минерализованных флюидов, поступающих из донных отложений в водную толщу (Клеркс и др., 2003; Калмычков и др., 2006; Хлыстов и др., 2007; Zemskaya et al., 2012). Изучение сообществ животных, ассоциированных с сипами в абиссали Байкала, находится в начальной стадии. В настоящее время с помощью глубоководных обитаемых аппаратов “Мир” (2009–2010 гг.) наиболее исследованы метановый сип Санкт-Петербург (СПб) и нефте-метановый сип Горевой Утес (ГУ), находящиеся в центральной котловине озера.

Настоящая работа посвящена сравнительному анализу условий существования и структуры биологических сообществ этих двух сипов, один из которых (ГУ) осложнен нефтепроявлениями. Сделана попытка оценки роли метана как источника энергии для жизнедеятельности беспозвоночных и рыб и вовлечения его в трофические сети.

Подробные сведения о материале и методах исследований приведены в опубликованных ранее работах (Хлыстов и др., 2009; Ситникова и др., 2017; Zemskaya et al., 2012; Mekhanikova, Sitnikova, 2014).

ХАРАКТЕРИСТИКА СИПОВ И БИОТОПОВ

Подводный ландшафт

Метановый сип СПб (N52°53', E107°10', гл. 1390–1485 м) находится на подводной равнине, усложненной склоном тектонического уступа с высотой 60 м. Ландшафт в районе сипа СПб

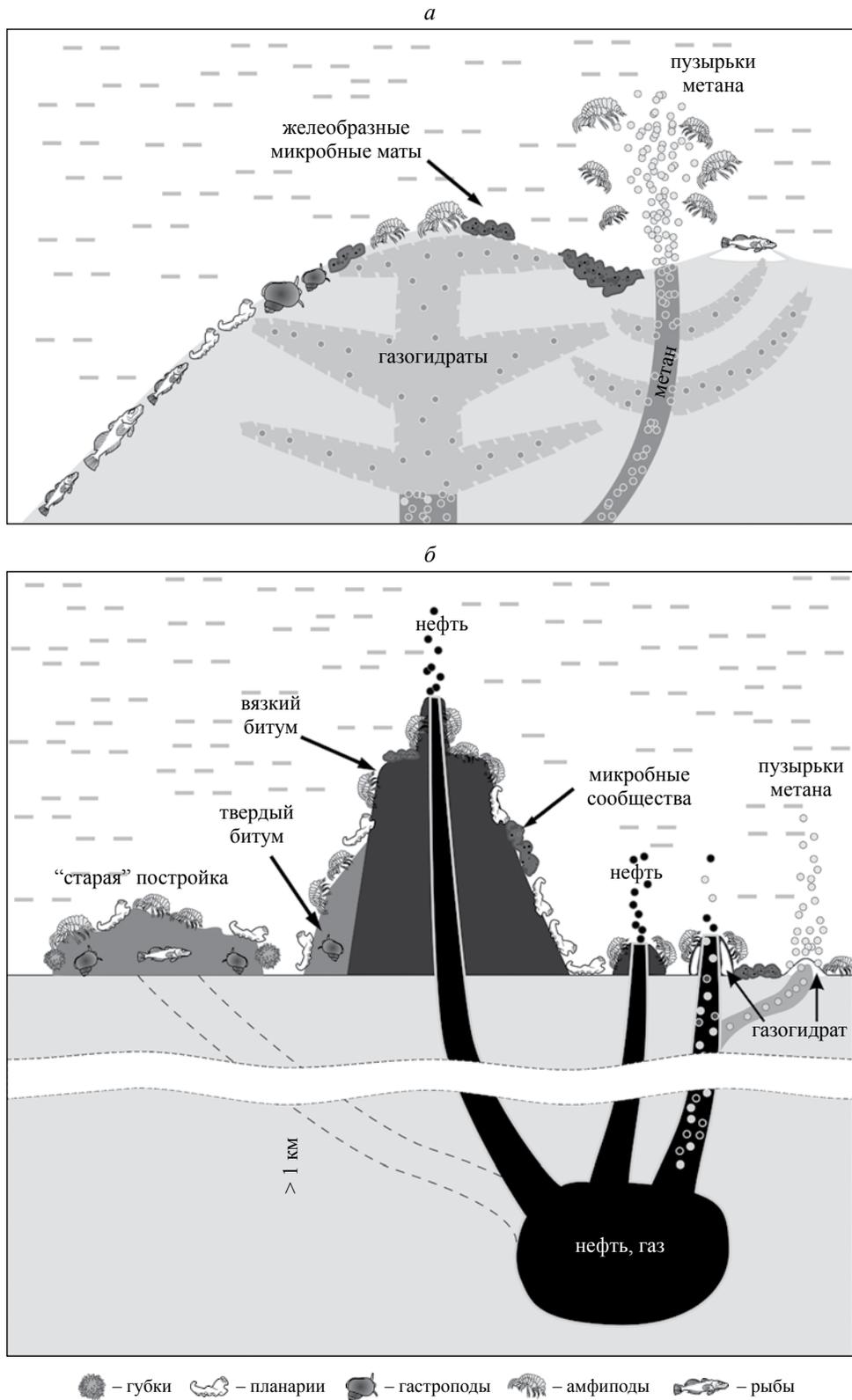


Рис. 1. Схемы строения: *a* – метанового сипа Санкт-Петербург (Ситникова и др., 2017) и *b* – нефте-метанового сипа Горевой Утес абиссали оз. Байкал.

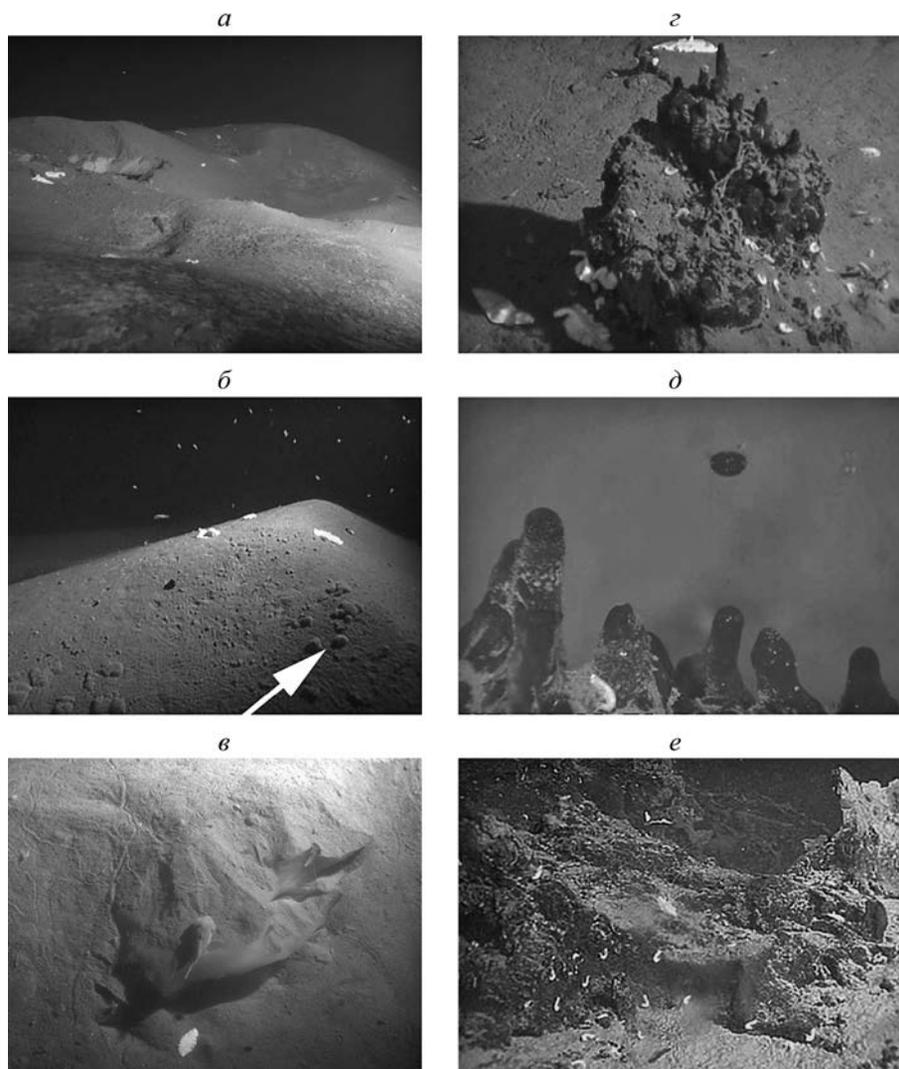


Рис. 2. Ландшафты и основные биотопы: *a–в* – метанового сипа Санкт-Петербург и *г–е* – нефте-метанового сипа Горевой Утес. *a* – разноразмерные холмы, образованные поднятием газовых гидратов, на заднем плане видны планарии (Zemskaya et al., 2015b); *б* – гребень холма с желеобразными микробными матами (стрелка), планариями и амфиподами, в придонном слое воды плавающие амфиподы; *в* – обнаженная глыба газового гидрата с коттоидной рыбой, рядом планария и амфиподы (Sideleva, 2016); *г* – действующая постройка с планариями и амфиподами; *д* – капельницы с всплывающей нефтью, у основания капельницы амфипода (Mekhanikova, Sitnikova, 2014); *е* – старая битумная постройка с амфиподами.

представлен наклоненной с севера на юг поверхностью, образованной холмами высотой до 4–6 м, сложенными газовыми гидратами (рис. 1а). Некоторые холмы имеют округлые вершины, у крупных холмов вершинная часть представлена длинным гребнем (рис. 2а,б). Все холмы покрыты донными отложениями разной мощности. В некоторых местах в момент исследований происходила пузырьковая разгрузка газа. На склонах отдельных холмов были видны обнаженные слои газовых гидратов (рис. 2в).

Нефте-метановый сип ГУ (N53°18', E108°23', гл. 800–920 м) находится на подводном склоне восточного борта и представляет собой

наклоненную с юга на север поверхность, на которой на различном расстоянии друг от друга расположены разные по размеру битумные постройки. Внизу по склону находится уступ высотой около 3 м (сброс), в опущенном крыле которого присутствуют гидратно-битумные постройки высотой до 0.5 м, являющиеся местами выхода нефти и газа или только газа. Иногда разгрузка нефти или газа происходила непосредственно из ровного дна (рис. 1б). Всплытие пузырьков газа и капель нефти диаметром до 1.5 см было хаотичным в отличие от крупных битумных построек высотой до 2 м, где наблюдалась только разгрузка нефти с периодичностью 28–30 секунд. В районе ГУ

обнаружена крупная битумная (асфальтовая) постройка, высотой около 10 м и диаметром 60 м без видимых следов современной разгрузки нефти или газа. Мелкие нефтяные постройки увеличиваются в размерах по мере высачивания нефти и ее “цементирования” газогидратами, крупные — образуются только за счет депарафинизации нефти, когда легкая нефть всплывает, а более тяжелая — остается на дне, образуя натечные формы (рис. 2з,д). С возрастом “старые” битумные постройки разрушаются и имеют вид крупных монолитных кусков причудливой формы в виде кораллообразных остатков с тонкой разъеденной вертикальной стенкой натечков (рис. 2е). Действующие постройки имеют 3 слоя: верхний — затвердевший битум темно-коричневого цвета, средний — вязкий битум, внутренний — жидкая нефть. На вершине таких построек из вертикально стоящей трубки или из двух-трех трубок (капельниц) происходит высачивание капель нефти (рис. 2д). Промежуточные по “зрелости” постройки имеют более вязкую верхнюю часть (Хлыстов и др., 2009).

Изотопный состав метана

В районе сипа СПб выделяющийся метан имел смешанное биогенно-термогенное происхождение ($\delta^{13}\text{C-C1}$ от -67.3 до -61.7%) с небольшой долей (0.23–0.33%) этана (Zemskaya et al., 2012; Khlystov et al., 2013). Однако на некоторых участках сипа происхождение метана было определено как биогенное (Kadnikov et al., 2012). Изотопный состав углерода органического вещества в верхнем слое донных осадков изменялся от -45.3 до -29.0% (Ситникова и др., 2017).

В районе сипа ГУ газы на 99% представлены метаном, его гомологи составляли незначительную долю, большая часть которых приходилась на пропан и бутан (Хлыстов и др., 2007). Метан в районе сипа ГУ имел различный генезис: на вершинах битумных построек $\delta^{13}\text{C}$ метана составил -38.5% , на сторонах и у основания построек, а также в местах высачивания нефти — от -44.3 до -43.7% , что характерно для термогенного метана (Конторович и др., 2007; Хлыстов и др., 2007). В стороне от построек, где высачивания нефти отсутствовали, метан имел биогенное происхождение, значения $\delta^{13}\text{C}$ варьировали от -77.7 до -64.2% (Zemskaya et al., 2012). Значение изотопного состава углерода органического вещества донных отложений у основания построек составило -30.2% ($n = 1$), в теле самих построек изменения были незначительными: от -24.2 до -23.0% ($n = 3$).

Характеристика донных отложений

На метановом сипе СПб верхние слои донных осадков представлены диатомовыми илами светло-коричневого цвета, что характерно для окисленных условий среды. Толщина окисленного слоя составляет от 0.1 до 1 см. В осадках отмечено присутствие слоев с частичками слюды и примесью мелкого кварцевого песка. На вершинах гидратных холмов и частично на склонах имеются обломки аргиллита светло-коричневого цвета. У выходов на поверхность пластов газовых гидратов на донных осадках обнаружены нити серных бактерий, формирующих крапчатые маты (Egogov et al., 2011). Кое-где на холмах отмечены черные пятна, свойственные восстановленным условиям в донных отложениях.

На нефте-метановом сипе ГУ вокруг битумных построек донные отложения состоят из диатомового ила серо-оливкового цвета, сменяющегося ледниковой глиной серого цвета с прослоями песка. Толщина окисленного слоя донных осадков достигает 4 см (Хлыстов и др., 2007). В некоторых местах донные отложения или отдельная их часть насыщены жидкой нефтью (Zemskaya et al., 2012).

В различных местах сипов содержание в донном осадке органического углерода неодинаково. Поверхностный слой донных осадков на сипе СПб вне бактериальных матов имеет концентрацию органического углерода 2%, на бактериальных матах — 6%. На окисленных осадках сипа ГУ содержание органического углерода изменяется от 2.71 до 3.95%; максимальные значения (98.4%) зафиксированы в осадке (слой 70–75 см), содержащем жидкую нефть. На битумных постройках концентрация органического углерода составляет 2.12%. Для сравнения: в фоновых глубоководных районах озера содержание органического углерода в осадке составляет менее 1%. Повышенные значения органического углерода в сиповых донных осадках связаны с присутствием микроорганизмов, не свойственных фоновым районам озера (Zemskaya et al., 2015a,b).

МИКРОБНЫЕ СООБЩЕСТВА

Филогенетическое разнообразие микробных сообществ верхнего слоя донных осадков сиповых районов представлено 7–9 филумами микроорганизмов, участвующих в деградации растительного и животного органических веществ, часть из которых свойственна фоновым участкам глубоководной зоны оз. Байкал (Ломакина и др., 2014; Kadnikov et al., 2012; Zemskaya et al., 2015a,b). Микробные

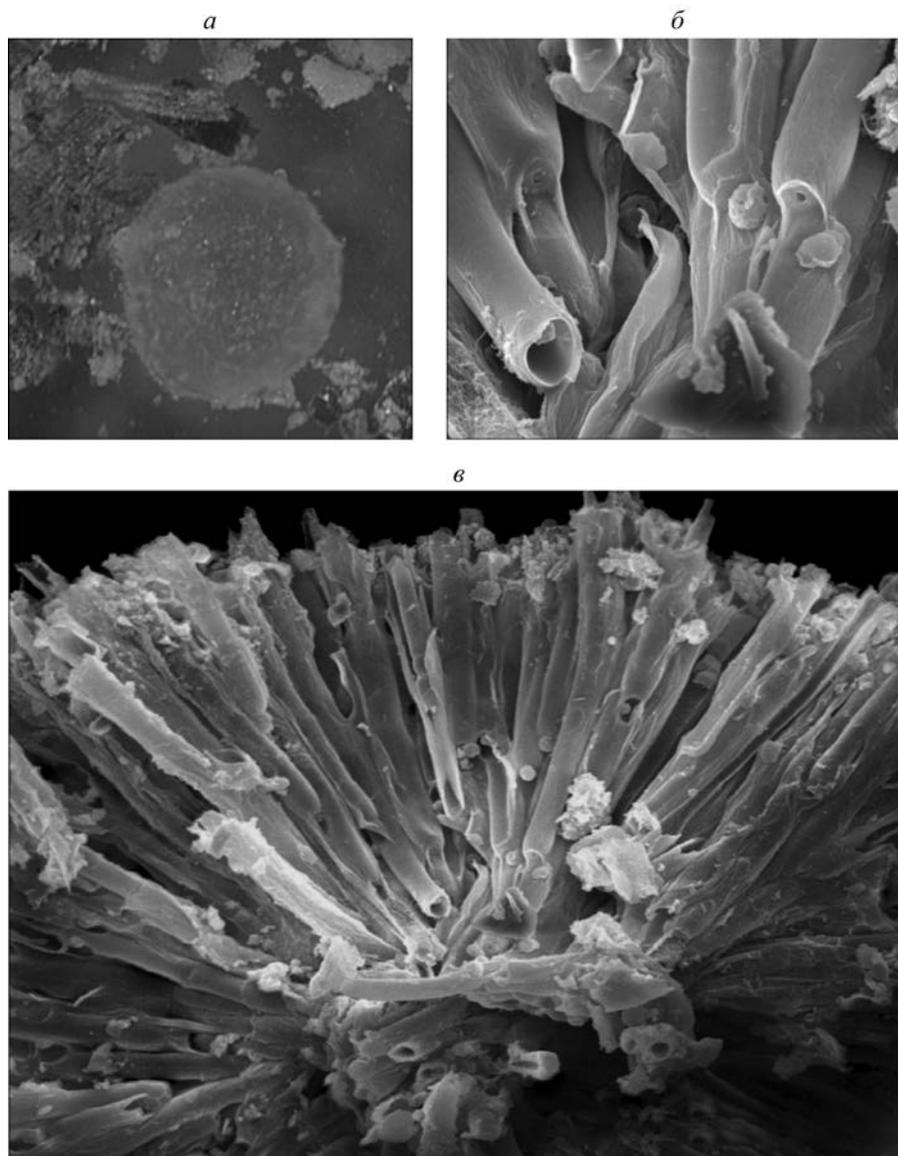


Рис. 3. Колонии цианобактерий *Gloeotrichia* sp. на донных отложениях сипов. *а* – внешний вид (световой стереомикроскоп); *б, в* – в разрезе (сканирующий электронный микроскоп). Масштаб: *а* – 1 мм, *б* – 30 мкм, *в* – 100 мкм.

сообщества донных осадков сипа СПб имеют характерные особенности, выражающиеся в наличии желеобразных матов, обнаруженных на гребнях холмов между пятнами окисленных и восстановленных грунтов. Основу микробных матов составляли метано- и метилотрофные бактерии, метаногенные археи, а также цианобактерии (Zemskaya et al., 2015a).

В придонной воде и поверхностных осадках сипа СПб микробные сообщества представлены таксонами, культивируемые представители которых участвуют в окислении метана (Kadnikov et al., 2012). Второй по численности бактериальной группой неожиданно оказались цианобактерии,

близкородственные роду *Synechococcus* – это фотосинтезирующие микроорганизмы, типичные для поверхностных вод озера. Кроме того, в поверхностных слоях донных отложений около 2/3 сообщества составляли археи, среди которых присутствовали метаногены, а также не идентифицированные “байкальские линии”.

В микробных сообществах сипа ГУ бактерии были представлены теми же таксонами, что на сипе СПб, среди них доминировали актинобактерии, участвующие в биodeградации ароматических углеводородов и *n*-алканов нефти (Ломакина и др., 2014; Kadnikov et al., 2013; Likhoshvai et al., 2013; Zemskaya et al., 2015a). В сообществах также присутствовали

типичные метанотрофные протеобактерии. Наличие микробных матов в районе сипа ГУ не зарегистрировано, лишь в некоторых пробах донных осадков отмечено небольшое количество нитей бесцветных серных бактерий. Структура микробных сообществ битумных построек отличалась от структуры донных отложений этого района (Kadnikov et al., 2013; Zemskaya et al., 2015a). В битумных постройках отмечено формирование консорциумов микроорганизмов, в составе которых отмечены дельта-протеобактерии рода *Syntrophus* и метаногенные археи (Kadnikov et al., 2013). Для этих микроорганизмов характерен синтрофный механизм биодеградации углеводов (Jones et al., 2008). На битумных постройках микробные консорциумы имели сходный состав, но включали также водные мицелиальные грибы. Микроорганизмы и осевшие планктонные диатомовые образуют своеобразный биотоп для мейобентосных животных (Ситникова и др., 2015).

В верхнем слое донных осадков обоих сипов выявлены планктонные цианобактерии (Kadnikov et al., 2012; Zemskaya et al., 2015a,b), имеющие сходство с планктонными видами Байкала и других озер (Zemskaya et al., 2015a). Присутствие шаровидных колоний цианобактерий (отряд *Nostocales*) рода *Gloeotrichia* (по устному сообщению Е. Сорокиной) детектировано в бентосных пробах с помощью световой микроскопии (рис. 3). Колонии диаметром 0.7–0.9 мм (рис. 3а) имеют радиальные, удлиненно-цилиндрические трихомы, на концах некоторых из них хорошо выражены акинеты диаметром около 5 мкм (рис. 3б,в). Плотность цианобактерий на сипе ГУ достигает 715 экз. м⁻². Акинетные цианобактерии рода *Gloeotrichia* обычны для мелководных озер, прудов и рисовых полей (Whitton, Mateo, 2012), где они имеют две фазы развития – планктонную и бентосную (Karlsson, 2003). В оз. Байкал цианобактерии *G. echinulata* ранее были отмечены главным образом в планктоне мелководных заливов (Кожова, 1959), а два других вида – в фитобентосе мелководной зоны озера (Ижболдина, 2007). Нахождение глоетрихий на глубинах более 800 м в районах выходов нефти и метана в оз. Байкал является новым интересным фактом, требующим изучения.

МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫЕ

На сипе СПб макробеспозвоночные исследованы на пяти основных биотопах и в зоне пузырьковой разгрузки метана.

Биотоп желеобразных микробных матов (рис. 2б) населен несколькими видами бентосных амфипод

(Amphipoda), олигохет (*Oligochaeta*) и брюхоногих моллюсков (*Caenogastropoda: Benedictiidae*). Амфиподы доминируют по числу видов (8), имеют равномерное распределение; приблизительная плотность экземпляров крупных и средних размеров, установленная по видеоизображениям, в этом и других биотопах составляет около 100 экз. м⁻². Гастроподы представлены одним видом *Kobeltocochlea cf. falsipumyla*, они располагаются на грунте небольшими группами по 5–10 особ. м⁻².

Биотоп окисленных донных осадков на гребнях и вершинах холмов. Здесь присутствуют амфиподы и олигохеты, плотность мелких амфипод в количественных пробах не превышает 520 экз. м⁻², плотность олигохет существенно варьирует (от 250 до 22000 экз. м⁻²), максимальные значения выявлены в грунте с присутствием бактериальных нитей (Zemskaya et al., 2012).

Биотоп восстановленных мягких осадков с нитями серных бактерий населен олигохетами, амфиподами и личинками хирономид. Этот тип сипового биотопа наиболее продуктивный, в нем зарегистрирована высокая плотность олигохет (2–5 тыс. экз. м⁻²), амфипод (400–2500 экз. м⁻²) и хирономид (до 800 экз. м⁻²).

Биотоп боковых сторон холмов, сложенных газогидратами и покрытых тонким слоем окисленных осадков, населен крупными планариями (*Turbellaria: Dendrocoelidae*) из родов *Bdellocephala*, *Atria* и *Sorocelis*, олигохетами и амфиподами. Плотность поселения планарий составляла 8–12 экз. на стоп-кадр (т.е. в поле зрения одного кадра видеоматериалов, снятых стационарными камерами ГОА “Мир”).

Биотоп обнаженных пластов газовых гидратов (рис. 2в). Здесь присутствуют в небольших количествах планарии и амфиподы.

Зона пузырьковой разгрузки метана. В придонных слоях воды обнаружены скопления бентопелагических амфипод *Polyacanthisca calceolata*, ранее встречавшихся крайне редко и единично в других глубоководных районах Байкала (Тхатеев, 1995; Ситникова и др., 2017; Zemskaya et al., 2012).

Все идентифицированные на сипе СПб виды беспозвоночных ранее обнаружены и в других районах оз. Байкал. Из амфипод на разных биотопах, за исключением зоны пузырьковой разгрузки газа, встречены *Macropereopus florii* (58% проб), *Echiuropus pulchellus* (33%) и *Poekilogammarus megonychoides* (33%), они же были самыми многочисленными.

Биотопы сипа Горевой Утес отличаются от биотопов сипа Санкт-Петербург тем, что их формирование связано с высачиваниями нефти, образованием, ростом и разрушением битумных построек.

Биотоп действующих битумных построек (рис. 2г) заселен гигантскими турбелляриями, олигохетами и амфиподами. Из турбеллярий идентифицированы два вида *Baicaloplana valida* (Prolecitophora) и *Bdellocephala bathybius* (Seriata) с длиной тела более 10 см; их плотность достигает 12 экз. м⁻² (Хлыстов и др., 2009). Эти виды турбеллярий являются обычными для глубоководной зоны Байкала (Тимошкин и др., 2001). Из олигохет в вязком битуме обнаружен один вид *Pseudorhynchelmis* sp. (Lumbriculidae) (Хлыстов и др., 2009). На поверхности построек доминируют амфиподы.

Биотоп старых битумных (асфальтовых) построек (рис. 2е). Кроме планарий и амфипод, доминирующих на твердых поверхностях построек, обнаружены единичные особи мелких (3–5 см) губок белого цвета рода *Baikalospongia* (Lubomirskiidae) (по устному сообщению Н. Букшук), коконы пиявок и карликовые брюхоногие моллюски 3 видов: *Frolikhiancylus frolikhae* (Acroloxidae), *Cincinna* cf. *bathybia* (Valvatidae) и *Choanomphalus bathybius* (Planorbidae) (Хлыстов и др., 2009). Эти виды гастропод встречаются в других районах озера на разных глубинах: *F. frolikhae* обнаружен на гидротермальном венте Фролиха (гл. 400 м) и у мыса Покойники (гл. 100 м) в Северном Байкале; *Ch. bathybius* найден в Северном Байкале (Сосновская банка, гл. 400 м) и Южном Байкале (Слюдянка, гл. 170 м); *C. bathybia* известен из Южного Байкала с глубин 50–400 м (Ситникова и др., 2004; Sitnikova, Shirokaya, 2013). Таксономическое разнообразие амфипод на старых и действующих постройках представлено 9 видами; судя по видеоматериалам, среди нектобентических видов доминирует *Leptostenus leptocerus*. Амфиподы этого вида с антеннами, более чем в 4 раза превышающими длину тела, являются хорошими пловцами, однако нуждаются в твердом субстрате для отдыха и питания (Mekhanikova, Sitnikova, 2014). Несмотря на редкую встречаемость в глубоководной зоне озера, скопления этого вида были обнаружены ранее на гидротермальном венте Фролиха (Тахтеев, 2000).

Биотоп окисленных мягких донных осадков с парафинами, кусками твердого битума и нитями серных бактерий. В этом биотопе между постройками обнаружено наибольшее число видов амфипод (15), плотность их поселения изменя-

ется от 250 экз. м⁻² (в отсутствие бактериальных нитей) до 1500 экз. м⁻² (при наличии бактериальных нитей). Из пелофилов обнаружены виды родов *Homocerisca*, *Macropereiopus*, *Plesiogammarus* и *Echiuropsus*. Доминирует *M. florii*, составляющий 67% общего обилия амфипод. Этот эврибатный вид распространен по всему Байкалу на глубинах от 8 м до 1371 м (Бекман, 1984). Только в этом биотопе обнаружены гигантские гастроподы из видовой группы *Benedictia fragilis* (Benedictiidae) с высокой (до 3 см) раковинной; помимо сипа ГУ они известны в других районах озера в пределах глубин 30–1300 м (Ситникова и др., 2004). Гигантские турбеллярии представлены одним видом *Baicalarctia gulo* (около 4 см), иногда рядом находятся 2–3 особи (Хлыстов и др., 2009). В этом биотопе зарегистрирована максимальная численность олигохет, которая достигает 6700 экз. м⁻² (Zemskaya et al., 2012).

Биотоп между действующими постройками с мелкодисперсными грунтами, пятнами жидкой нефти, кусками парафинов и битума. Здесь в небольших количествах обнаружены олигохеты и амфиподы-пелофилы *M. florii* и *Plesiogammarus martinsoni* (Mekhanikova, Sitnikova, 2014).

Восстановленный биотоп с мягкими грунтами и пятнами жидкой нефти. В данном биотопе обнаружены только олигохеты, численность которых изменяется от 400 до 800 экз. м⁻². На участках с большим количеством жидкой нефти в осадках животные не обнаружены.

КОТТОИДНЫЕ РЫБЫ

Донные коттоидные рыбы сипа СПб представлены 5 видами: *Neocottus werestschagini*, *Abyssocottus korotneffi*, *Cottinella boulegeri* и *Asprocottus abyssalis* (Abyssocottidae) и *Batrachocottus nikolskii* (Cottidae). Эти виды встречаются на сходных глубинах за пределами биотопов, обогащенных метаном. По относительной численности доминируют 2 вида *N. werestschagini* и *A. korotneffi*, их доля составляет 39.5% и 34% соответственно от общего числа видов, ассоциированных с сипом СПб. Наиболее многочисленный в сиповом сообществе *N. werestschagini* встречается в Байкале крайне редко, в уловах обычно присутствуют 1–2 экз., что составляет доли процента всех выловленных рыб (Sideleva, 2016). Средняя частота встречаемости второго из доминирующих видов *A. korotneffi* достигает в фоновых сообществах 48%. Доли других видов сипового сообщества СПб невелики, *B. nikolskii* – 13%, *C. boulegeri* – 8%, *A. abyssalis* представлен единичными экземплярами.

Донные рыбы в пределах сипа распределены неравномерно. Наибольшее число особей сосредоточено на склоне подводных холмов, сложенных газогидратами, присыпанных сверху слоем мелкодисперсных илистых осадков. В этом биотопе сконцентрированы 54% всех рыб сипового сообщества, плотность рыб здесь доходит до 13 экз. на один стоп-кадр, что на порядок выше, чем в фоновых биотопах абиссали. В биотопе микробных желеобразных матов доля рыб составляет 24%. В биотопе обнаженных газовых гидратов или вблизи них отмечено 10% рыб. На вершинах газогидратных холмов и склонах, покрытых твердыми глинистыми осадками, рыбы встречаются крайне редко, обычно это единичные экземпляры. В районах пузырьковой разгрузки газов обнаружены всего 2 особи; вероятно, агрессивная среда этого биотопа мало привлекательна для рыб.

На действующих битумных постройках нефтеметанового сипа ГУ рыбы отсутствуют, несмотря на обилие амфипод, служащих основным кормом байкальских Cottoidei. Вероятно, рыбы избегают мест с вязким битумом. Лишь изредка над постройками проплывают особи пелагических *Comephorus*, но число их ограничено.

Совершенно другая картина отмечена в районе дна, занятого старыми разрушающимися постройками, которые не выделяют нефть. Донные коттоидные рыбы в этом биотопе представлены видами *Abyssocottus gibbosus*, *A. korotneffi* и *N. werestschagini* (Abyssocottidae). Из них доминирует один вид — *A. korotneffi*, его доля в общей численности рыб составляет около 67%, что немногим больше, чем на сипе СПб. На постройках обнаружено 40% особей, в одном стоп-кадре зарегистрировано не более трех экземпляров. Большинство рыб (53%) предпочитает биотоп илистых донных отложений, где наиболее часто встречается *A. korotneffi*. Отметим, что некоторые рыбы прячутся в норах, имеющих в осадках и стенах построек.

В целом, на метановом (СПб) и нефте-метановом (ГУ) сипах донные рыбы представлены небольшим числом видов; фауна коттоидных рыб является обедненной по сравнению с фоновой ихтиофауной глубоководного Байкала, где зарегистрировано 7 видов (Sideleva, 2003).

В придонных слоях воды исследованных сипов обнаружены два вида голомянок *Comephorus dybowski* и *C. baicalensis* (Comephoridae), обычных для глубоководной пелагиали озера. Пелагические рыбы на сипе СПб формируют придонные неоднородности, число особей в поле зрения варьирует от 1 до 30 экз. Такие концентрации *Comephorus* не отмечены в других глубоководных

районах Байкала при визуальных исследованиях. Плотность обоих видов голомянок на сипе СПб в 5 раз выше, чем в фоновой пелагиали озера. В сиповом сообществе так же, как и фоновой пелагиали Байкала, доминирует *C. dybowski*, число особей этого вида в 3.5 раза больше, чем *C. baicalensis*. Связь пелагических рыб с донными коттоидными рыбами заключается в том, что они служат пищевыми объектами для хищных рыб, которые всплывая, ловят голомянок. Так, масса пищевого комка встречающейся на сипе донной широколобки *B. nikolskii* средней длиной около 22 см на 20% состоит из пелагических рыб рода *Comephorus*. У отдельных особей желудка полностью забиты малой голомянкой *C. dybowski* (Sideleva, 2016).

Плотность голомянок на сипе ГУ несколько больше, чем в фоновых районах пелагиали, но в 3 раза меньше, чем в толще воды сипа СПб. При этом соотношение видов в сообществе 1:1 в отличие от всех других районов Байкала.

На исследованных сипах обитают в основном те же виды беспозвоночных и рыб, что и в фоновых районах Байкала. Обязательные сиповые таксоны не выявлены, хотя обнаружены виды, тяготеющие к таким районам и даже образующие скопления с высокой плотностью (турбеллярии рода *Bdellocephala*, амфиподы *L. leptocerus*, *P. calceolata*, гастроподы *K. cf. falcipumyla*, коттоидные рыбы *N. werestschagini*). Сложная топографическая структура сипов по сравнению с ровным дном фоновых глубоководных районов озера и обилие пищи обеспечивают высокую плотность животных.

ТРОФИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ЖИВОТНЫХ

Животные, ассоциированные с исследованными сипами, утилизируют в разных долях фотосинтезированное органическое вещество и вещество, образованное в процессе метанотрофии. Фотосинтезированное органическое вещество поступает из трофогенного слоя на дно глубоководной зоны озера в виде взвеси за счет течений, направленных вертикально вниз (Шимараев, Гранин, 1991; Schmid et al., 2008; Tsimitri et al., 2015), и циркуляций воды на термическом фронте (Likhoshway et al., 1996). При скорости 0.2–0.3 см/с опускающийся поток быстро доставляет на большие глубины воды с высокой концентрацией хлорофилла и взвеси, включая живые организмы планктона (Шимараев и др., 1995). Метан, поступающий из донных осадков, утилизируется метанотрофными микроорганизмами, что

Таблица 1. Экологическая характеристика животных и трофическая структура сообщества метанового сипа Санкт-Петербурга (Ситникова и др., 2017)

Образцы	Образ жизни	Тип питания	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	Fm	ТР
Общее органическое вещество грунта ($n = 3$)			—	$\frac{-37.6 \pm 8.2}{-45.3 \dots -29.0}$	$\frac{34.3 \pm 22.3}{10.9-55.4}$	1
Желеобразный микробный мат ($n = 2$)			$\frac{2.0 \pm 0.5}{1.7-2.4}$	$\frac{-69.7 \pm 5.5}{-73.6 \dots -65.8}$		1
Амфиподы						
<i>Polyacanthisca calceolata</i> ($n = 9$)	бентопелагический	некрофаг*	$\frac{11.3 \pm 0.5}{10.6-12.0}$	$\frac{26.2 \pm 0.5}{-26.8 \dots -25.2}$	$\frac{2.7 \pm 1.1}{0.4-4.40}$	$\frac{3.2 \pm 0.14}{3.0-3.4}$
<i>Acanthogammarus grewingkii</i> ($n = 1$)	нектобентический	полифаг	8.3	-52.5	61.6	2.6
<i>Coniurus radoschkowskii</i> ($n = 1$)	бентосный, не зарывающийся	полифаг	7.1	-59.0	76.0	2.4
<i>Echiuropus (Asprogammarus) sp.</i> ($n = 1$)	бентосный, зарывающийся	детритофаг	5.9	-63.1	85.3	2.1
Не идентифицированный ($n = 1$)	—	—	8.5	-61.8	82.2	2.8
Турбеллярии						
<i>Bdellocephala bathyalis</i> ($n = 5$)	бентосный, не зарывающийся	хищник	$\frac{11.4 \pm 0.8}{10.7-12.4}$	$\frac{-56.0 \pm 3.2}{-59.0 \dots -52.6}$	$\frac{69.4 \pm 7.1}{61.7-76.1}$	$\frac{3.6 \pm 0.2}{3.4-3.8}$
<i>Atria cf. kozhovi</i> ($n = 2$)	бентосный, не зарывающийся	хищник	$\frac{15.0 \pm 0.1}{14.9-15.03}$	$\frac{-39.8 \pm 0.2}{-39.9 \dots -39.6}$	$\frac{33.0 \pm 0.5}{32.7-33.3}$	$\frac{4.5 \pm 0.02}{4.4-4.5}$
<i>Sorocelis cf. hepatizon</i> ($n = 1$)	бентосный, не зарывающийся	хищник	15.1	-36.3	25.3	4.4
Брюхоногие моллюски						
<i>Kobeltocochlea cf. falsipumyla</i> ($n = 3$)	бентосный, способен зарываться	детритофаг	$\frac{6.3 \pm 0.9}{5.3-7.0}$	$\frac{-64.5 \pm 0.5}{-64.8 \dots -63.9}$	$\frac{88.3 \pm 1.2}{86.9-89.1}$	$\frac{2.2 \pm 0.3}{1.9-2.4}$
Коттоидные рыбы						
<i>Neocottus werestschagini</i> ($n = 2$)	бентосный, не зарывающийся	хищник	$\frac{10.0 \pm 0.4}{9.7-10.3}$	$\frac{-63.0 \pm 1.0}{-63.7 \dots -62.3}$	$\frac{85.0 \pm 2.3}{83.4-86.6}$	$\frac{3.2 \pm 0.2}{3.0-3.3}$
<i>Abyssocottus korotneffi</i> ($n = 1$)	бентосный, зарывающийся	хищник	12.0	-56.7	70.8	3.8

Примечание. В табл. 1–2 $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ – значения изотопов (‰); Fm – доля углерода метана (%); ТР – трофическая позиция; над чертой – среднее значение \pm стандартное отклонение, под чертой – наименьшее ... наибольшее значение; n – количество исследованных образцов; прочерк – данные отсутствуют; * – питание данного вида не исследовано. В. В. Тахтеев (Тахтеев, 2000) относит *P. calceolata* к жизненной форме бентопелагических стервятников на основании морфологических особенностей и того, что все добытые ранее особи были пойманы планктонной сетью или ловушками с приманкой.

согласуется с аномально облегченными значениями изотопа ^{13}C . Для определения доли углерода метана в тканях животных (Fm) использована двухресурсная модель смешения (Fry, Sherr, 1984). При этом в качестве показателя изотопного состава углерода фотосинтетического происхождения нами принято среднее значение $\delta^{13}\text{C} = -25.0 \pm 1.3\text{‰}$ животных фоновых районов Байкала, питающихся фитопланктоном (Yoshii et al., 1999). Для характеристики изотопного состава углерода метана животных сипа СПб использовано среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ желеобразных

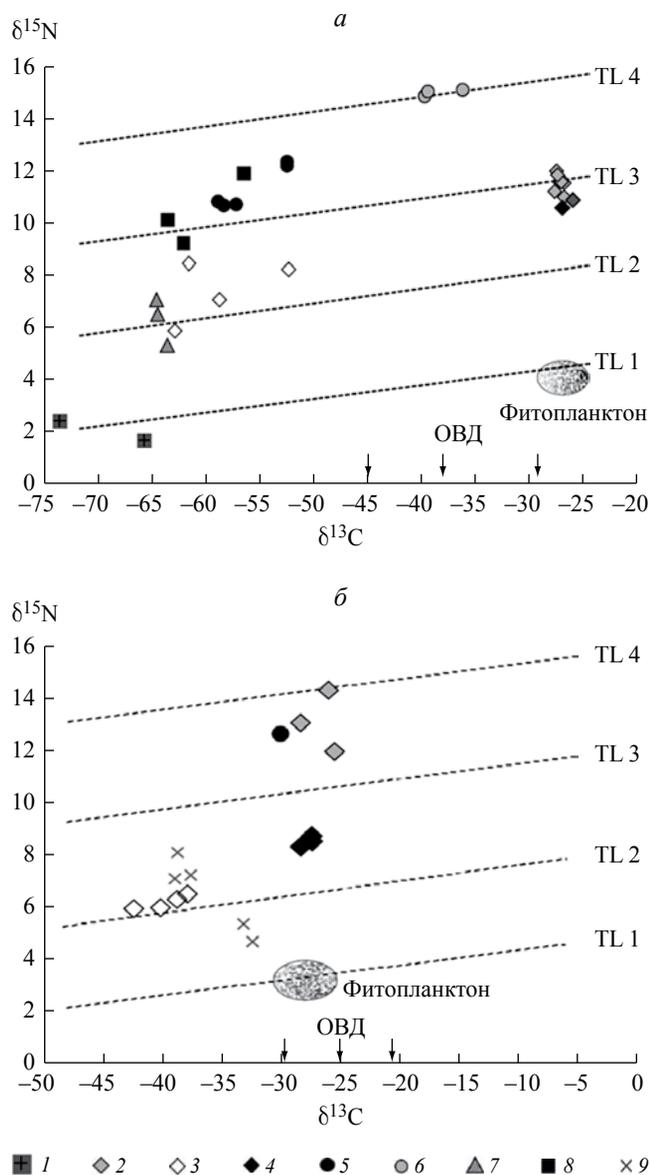


Рис. 4. Значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ (‰) и трофические уровни (TL) животных *a* – метанового сипа Санкт-Петербург (Ситникова и др., 2017) и *б* – нефте-метанового сипа Горевой Утес. 1 – микробные маты, 2 – бентопелагические амфиподы, 3 – бентосные амфиподы, 4 – нектобентические амфиподы, 5 – турбеллярии *Bdellocephala*, 6 – турбеллярии *Atria*, *Sorocelis*, 7 – гастроподы, 8 – коттоидные рыбы, 9 – олигохеты; ОВД – органическое вещество донного осадка в районе сипов.

матов, равное -69.7‰ (табл. 1) (Zemskaya et al., 2012), а для сипа ГУ – среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ метана, выделяющегося из битумных построек, равное -44‰ (Хлыстов и др., 2007; Конторович и др., 2007).

Первичные консументы с разным типом питания (фильтраторы, собиратели, соскребатели), питающиеся свободноживущими метанотрофными микроорганизмами, служат пищей для

хищников, поэтому облегчение изотопного состава углерода прослеживается до 3–4-го трофических уровней (Levin, Michener, 2002; Zapata-Hernández et al., 2014).

Так как многие консументы утилизируют пищу растительного и животного происхождения и занимают промежуточное положение между двумя трофическими уровнями (TL), то при описании структуры пищевых сетей по значениям соотношений изотопов азота ($\delta^{15}\text{N}$) обычно рассчитывают занимаемые животными трофические позиции (ТР) (Vander Zanden, Rasmussen, 1999). Принимая во внимание наличие в сообществах сипов органического вещества из двух первичных источников (фитопланктон и метанотрофные микроорганизмы), расчет ТР для каждого консумента проведен по формуле Поста (Post, 2002):

$$\text{ТР} = \lambda + (\delta^{15}\text{N}_{\text{C}} - [\delta^{15}\text{N}_{\text{base1}} \times \alpha + \delta^{15}\text{N}_{\text{base2}} \times (1 - \alpha)]) / \Delta,$$

где: λ – значение трофического уровня организмов, принимаемых за основание пищевой сети (для первичных продуцентов $\lambda = 1$); $\delta^{15}\text{N}_{\text{C}}$ – измеренный показатель изотопного состава азота животного; $\delta^{15}\text{N}_{\text{base1}}$ – значение $\delta^{15}\text{N}$ метанотрофных микроорганизмов, равное 2.0‰ для микробных матов сипа СПб, и 2.12‰ для органического вещества донных осадков сипа ГУ (табл. 1 и 2); $\delta^{15}\text{N}_{\text{base2}}$ – показатель изотопного состава азота фитопланктона, составляющий в центральной котловине Байкала 3.8‰ (Yoshii et al., 1999); α – доля углерода метана в тканях животного (=Fm, в долях единицы); $\Delta = 3.4\text{‰}$ – закономерное утяжеление изотопного состава азота на каждом следующем трофическом уровне.

В таблицах 1 и 2 приведены данные по изотопному составу углерода и азота животных, обитающих на метановом сипе СПб и нефте-метановом сипе ГУ. Несмотря на то, что изотопный состав определен лишь для небольшой части видов животных из отмеченных на сипах, полученные данные свидетельствуют о некоторых сходствах трофических связей на обоих сипах. Первое: среди исследованных животных отсутствуют симбиотрофные животные. Второе: средние значения доли углерода метана в тканях животных изменяются в широком диапазоне. Так, на сипе ГУ – от 8.3% у бентопелагических амфипод-некрофагов *Ommatogammarus albinus* до 75.9% у бентических зарывающихся амфипод *Macropereiopis albulus*, являющихся преимущественно детритофагами. На сипе СПб значения углерода метана варьируют от 2.7% у бентопелагических некрофагов *P. calceolata* до 88.3% у гастропод-детритофагов

Таблица 2. Экологическая характеристика животных и трофическая структура сообщества нефте-метанового сипа Горевой Утеc

Образцы	Образ жизни	Тип питания	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	Fm	ТР
Общее органическое вещество грунта ($n = 4$)			$\frac{2.12 \pm 0.5}{1.77-2.76}$	$\frac{-25.3 \pm 3.3}{-30.24...-22.97}$		1
Амфиподы						
<i>Macropereionus florii</i> ($n = 2$)	бентосный, зарывающийся	детритофаг	$\frac{6.2 \pm 0.2}{6.0-6.3}$	$\frac{-39.4 \pm 1.1}{-40.2...-38.7}$	$\frac{75.9 \pm 5.6}{72-80}$	$\frac{2.1 \pm 0.03}{2.0-2.1}$
<i>Macropereionus albulus</i> ($n = 1$)	бентосный, зарывающийся	детритофаг	6.5	- 37.9	67.9	2.1
<i>Macropereionus</i> sp. ($n = 1$)	бентосный, зарывающийся	детритофаг	6.0	- 42.3	91.2	2.1
<i>Parapallasea lagowskii</i> ($n = 3$)	нектобентический	полифаг	$\frac{8.5 \pm 0.2}{8.3-8.7}$	$\frac{-27.7 \pm 0.6}{-28.3...-27.3}$	$\frac{14.3 \pm 2.9}{12.3-17.6}$	$\frac{2.5 \pm 0.04}{2.4-2.5}$
<i>Ommatogammarus albinus</i> ($n = 3$)	бентопелагический	некрофаг	$\frac{13.1 \pm 1.2}{11.9-14.3}$	$\frac{-26.6 \pm 1.6}{-28.4...-25.4}$	$\frac{8.3 \pm 8.3}{2.2-17.7}$	$\frac{3.8 \pm 0.3}{3.4-4.1}$
Турбеллярии						
<i>Bdellocephala</i> sp. ($n = 1$)	бентосный, не зарывающийся	хищник	12.5	- 30.1	26.6	3.7
Олигохеты						
<i>Pseudorhynchelmis</i> sp. (с битумной постройкой) ($n = 2$)	бентосный, зарывающийся	детритофаг	$\frac{5.0 \pm 0.5}{4.7-5.4}$	$\frac{-32.8 \pm 0.5}{-33.1...-32.4}$	$\frac{41.0 \pm 2.6}{39.1-42.7}$	$\frac{1.6 \pm 0.2}{1.5-1.7}$
Не идентифицированные (из ила рядом с постройкой) ($n = 3$)	бентосные, зарывающиеся	детритофаги	$\frac{7.5 \pm 0.5}{7.1-8.1}$	$\frac{-38.4 \pm 0.7}{-39.0...-37.6}$	$\frac{71.0 \pm 3.7}{66.5-73.4}$	$\frac{2.4 \pm 0.2}{2.3-2.4}$

K. cf. falsipumyla. То есть у наиболее подвижных видов амфипод, использующих для своей жизнедеятельности пространство пелагиали и бентали, состав пищи в большей степени состоит из фотосинтезированного органического вещества. Максимальные значения углерода метана в тканях зарывающихся беспозвоночных-детритофагов показывают, что в их питании большую долю составляет органическое вещество, образованное в процессе окисления метана. Третье: на обоих сипах трофическая сеть включает первичных и вторичных консументов, занимающих трофические позиции, соответствующие 2–4 (или близко к 4) трофическим уровням (рис. 4). Эти данные свидетельствуют: длина пищевых цепей животных, населяющих сипы, не короче описанных для мелководной бентофауны озера (Yoshii, 1999). Животные, занимающие сходные трофические позиции на сипе СПб, достоверно различаются значениями изотопного состава углерода, что говорит о различном составе их пищи при частичном перекрытии спектров питания (Ситникова и др., 2017). Выявлены различия между олигохетами, обитающими на битумных

постройках, и олигохетами, населяющими мягкие грунты у построек (табл. 2). На обоих сипах сосуществуют животные с различными пищевыми стратегиями: соскребатели/собиратели и хищники, при этом некоторые хищники питаются хищниками, занимающими более низкий трофический уровень.

Основное различие в трофических сетях между двумя исследованными сипами заключается в том, что на метановом сипе СПб не отмечены животные-фильтраторы, тогда как на нефте-метановом сипе ГУ таковые присутствуют. К ним относятся губки и брюхоногие моллюски семейства Valvatidae, обитающие на старых битумных постройках.

Таким образом, биологическая продуктивность метанового и нефте-метанового сипов оз. Байкал поддерживается за счет фотосинтеза и метанотрофии. Богатые по сравнению с фоновыми глубоководными районами пищевые ресурсы сипов являются источником энергии уникальных биоценозов. Биоценозы сипов, как и гидротермального вента Фролиха, характеризуются богатым

донным населением беспозвоночных и рыб и являются своеобразными оазисами жизни афотической зоны озера (Кузнецов и др., 1991; Гебрук и др., 1993; Сиделева, Фиалков, 2015; Zemskaya et al., 2012; Sitnikova, Shirokaya, 2013).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Метановый сип Санкт-Петербург и нефтеметановый сип Горевой Утес находятся в центральной котловине оз. Байкал на сравнительно небольшом расстоянии друг от друга. Сипы различаются типом разгружающихся углеводородов, что привело к формированию различных подводных ландшафтов: холмы, образованные поднятиями газовых гидратов (СПб), и битумные постройки, образованные выделяющейся нефтью (ГУ). Различный состав углеводородов на сипах привел к развитию различающихся микробных сообществ: на сипе ГУ в сообществах преобладают микроорганизмы, участвующие в биодеградации нефтяных углеводородов, на сипе СПб – обеспечивающие различные шаги окисления метана. В последнем районе отмечено формирование микробных желеобразных матов, являющихся дополнительным источником органического субстрата для животных, а также обеспечивающих вовлечение углерода метана в пищевые сети. Различия в топографической структуре и составе микробных сообществ сипов привели к формированию специфических биотопов с повышенным содержанием органического углерода в донных осадках. Несмотря на сходство крупных таксонов макробеспозвоночных и рыб, входящих в состав сиповых сообществ, между сипами выявлены различия в доминирующих видах. На обоих сипах животные (первичные консументы и хищники) усваивают в разных долях фотосинтезированное и образованное в процессе метанотрофии органическое вещество в виде метанотрофных микроорганизмов. Различия в трофических сетях между сиповыми сообществами выражены в составе первичных консументов (на сипе ГУ обитают фильтраторы, не обнаруженные на сипе СПб), а также в более облегченных значениях изотопа ^{13}C в тканях животных сипа СПб по сравнению с животными сипа ГУ, что связано с различием значений изотопа углерода выделяющихся углеводородов.

Дальнейшие комплексные исследования сообществ животных метановых сипов, гидротерм, грязевых вулканов и покмарков помогут понять механизмы функционирования сложной экосистемы ультраглубоководного оз. Байкал и решить вопросы, связанные с происхождением абиссальной фауны.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность командам НИС “Г. Ю. Верещагин” (капитан А. Г. Палевич) и “В. А. Коптюг” (капитан А. Н. Битюцкий), пилотам ГОА “Мир-1” и “Мир-2” за помощь в отборе проб. Материал собран при организационной и финансовой поддержке Фонда содействия сохранению оз. Байкал и группы компаний “Метрополь”. Авторы благодарны Е. А. Долид за помощь в изготовлении иллюстраций. Работа выполнена в рамках Госзадания Лимнологического института СО РАН № 0345-2016-0007 и Госзадания Зоологического института РАН № 01201351186, а также при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проекты № 13-04-01126-к и № 15-29-02515-офи_м.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бекман М.Ю.* Глубоководная фауна амфипод // Систематика и эволюция беспозвоночных Байкала / Ред. А.А. Линевиц. Новосибирск: Наука, 1984. С. 114–123.
- Гебрук А.В., Кузнецов А.П., Намсараев Б.Б., Миллер Ю.М.* Роль бактериальной органики в питании глубоководных донных животных в бухте Фролиха (оз. Байкал) в условиях повышенного теплового потока // Изв. РАН. Сер. биол. 1993. № 6. С. 903–908.
- Ижболдина Л.А.* Атлас и определитель водорослей бентоса и перифитона озера Байкал (мейо- и макрофиты) с краткими очерками по их экологии. Новосибирск: Наука-Центр, 2007. 248 с.
- Калмычков Г.В., Егоров А.В., Кузьмин М.И., Хлыстов О.М.* Генетические типы метана озера Байкал // Докл. АН. 2006. Т. 411. № 5. С. 672–675.
- Клеркс Я., Земская Т.И., Матвеева Т.В. и др.* Гидраты метана в поверхностном слое глубоководных осадков озера Байкал // Докл. АН. 2003. Т. 393. № 6. С. 822–826.
- Кожова О.М.* Систематический список планктонных водорослей озера Байкал и некоторые данные по биологии их массовых форм // Изв. СО АН СССР. 1959. № 10. С. 112–124.
- Конторович А.Э., Каширцев В.А., Москвин В.И. и др.* Нефтегазоносность отложений оз. Байкал // Геол. и геофиз. 2007. Т. 48. № 12. С. 1346–1356.
- Кузнецов А.П., Стрижов В.П., Кузин В.С. и др.* Новое в природе Байкала. Сообщество, основанное на бактериальном хемосинтезе // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1991. № 5. С. 766–772.
- Ломакина А.В., Погодаева Т.В., Морозов И.В., Земская Т.И.* Микробные сообщества зоны разгрузки газонефте содержащих флюидов ультрапресного

- озера Байкал // Микробиология. 2014. Т. 83. № 3. С. 355–365.
- Сиделева В.Г., Фиалков В.А. Коттоидные рыбы (Cottoidei) в глубоководном гидротермальном сообществе в бухте Фролиха, оз. Байкал // Труды ВНИРО. 2015. Т. 156. С. 132–145.
- Ситникова Т.Я., Старобогатов Я.И., Широкая А.А. и др. Брюхоногие моллюски (Gastropoda) // Аннотированный список фауны оз. Байкал и его водосборного бассейна / Ред. О.А. Тимошкин. Т. 2. Кн. 1. Новосибирск: Наука, 2004. С. 937–1002.
- Ситникова Т.Я., Земская Т.И., Черницына С.М. и др. Структура биоценозов битумных построек глубоководной зоны оз. Байкал // Экология. 2015. Т. 3. С. 229–236.
- Ситникова Т.Я., Механикова И.В., Сиделева В.Г. и др. Трофические взаимоотношения в сообществе макробеспозвоночных и рыб холодного метанового сипа Санкт-Петербург в абиссали оз. Байкал // Сиб. экол. журн. 2017. № 2. С. 171–183.
- Тахтеев В.В. 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 // Зоол. журн. 1995. Т. 74. № 3. С. 141–143.
- Тахтеев В.В. Очерки о бокоплавах озера Байкал (систематика, сравнительная экология, эволюция). Иркутск: ИГУ, 2000. 355 с.
- Тимошкин О.А., Наумова Т.В., Новикова О.А. Ресничные черви (Plathelminthes: Turbellaria) // Аннотированный список фауны оз. Байкал и его водосборного бассейна / Ред. О.А. Тимошкин. Т. 1. Кн. 1. Новосибирск: Наука, 2001. С. 196–227.
- Хлыстов О.М., Горшков А.Г., Егоров А.В. и др. Нефть в озере мирового наследия // Докл. АН. 2007. Т. 414. № 5. С. 656–659.
- Хлыстов О.М., Земская Т.И., Ситникова Т.Я. и др. Донные битумные постройки и населяющая их биота по данным обследования озера Байкал // Докл. АН. 2009. Т. 428. № 5. С. 682–685.
- Шимараев М.Н., Гранин Н.Г. К вопросу о стратификации и механизме конвекции в Байкале // Докл. АН СССР. 1991. Т. 321. № 2. С. 381–385.
- Шимараев М.Н., Грачев М.А., Имбоден Д.М. и др. Международный гидрофизический эксперимент на Байкале: процессы обновления глубинных вод в весенний период // Докл. РАН. 1995. Т. 343. № 6. С. 824–827.
- Fry B., Sherr A.B. $\delta^{13}\text{C}$ measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater systems // Contrib. Mar. Sci. 1984. V. 27. P. 13–46.
- Egorov A.V., Nigmatulin R.I., Sagalevich A.M. et al. Investigation of deep water gas hydrates with “Mir” Submersibles during 2008–2010 expedition in Lake Baikal // Proc. 7th Int. Conf. Gas Hydrates, 17–21 July 2011, Edinburgh. www.pet.hw.ac.uk/icgh7/
- Granin N.G., Makarov M.M., Kucher K.M., Gnatovsky R.Y. Gas seeps in Lake Baikal-detection, distribution, and implications for water column mixing // Geo-Marine Letters. 2010. V. 30. № 3–4. P. 399–409.
- Jones D.M., Head I.M., Gray N.D. et al. Crude oil biodegradation via methanogenesis in subsurface petroleum reservoirs // Nature. 2008. V. 45. P. 176–180.
- Kadnikov V.V., Mardanov A.V., Beletsky A.V. et al. Microbial community structure in methane hydrate-bearing sediments of freshwater Lake Baikal // FEMS Microbiol. Ecol. 2012. V. 79. № 2. P. 348–358.
- Kadnikov V. V., Lomakina A.V., Likhoshvai A.V. et al. Composition of the microbial communities of bituminous constructions at natural oil seeps at the bottom of Lake Baikal // Microbiology. 2013. V. 82. № 3. P. 373–382.
- Karlsson I. Benthic growth of *Gloeotrichia echinulata* Cyanobacteria // Hydrobiologia. 2003. V. 506–509. P. 189–193.
- Khlystov O., De Batist M., Shoji H. et al. Gas hydrate of Lake Baikal: discovery and varieties // J. Asian Earth Sci. 2013. V. 62. P. 162–166.
- Levin L.A., Michener R.H. Isotopic evidence for chemosynthesis-based nutrition of macrobenthos: The lightness of being at Pacific methane seeps // Limnol. Oceanogr. 2002. V. 47. № 5. P. 1336–1345.
- Likhoshvai E.V., Kuzmina A.E., Potyomkina T.G. et al. The distribution of diatoms near a thermal bar in Lake Baikal // J. Great Lakes Res. 1996. V. 22. № 1. P. 5–14.
- Likhoshvai A., Khanaeva T., Gorshkov A. et al. Do oil-degrading *Rhodococci* contribute to the genesis of deep water bitumen mounds in Lake Baikal? // Geomicrobiol. J. 2013. V. 30. № 3. P. 209–213.
- Mekhanikova I.V., Sitnikova T.Ya. Amphipods (Amphipoda, Gammaridea) at the Gorevoy Utes oil and methane seep, Lake Baikal // Crustaceana. 2014. V. 87. № 13. P. 1500–1520.
- Post D.M. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions // Ecology. 2002. V. 83. № 3. P. 703–718.
- Schmid M., Budnev N.M., Granin N.G. et al. Lake Baikal deepwater renewal mystery solved // Geophys. Res. Letters. 2008. V. 35. L. 09605.
- Sideleva V.G. The endemic fishes of Lake Baikal. Leiden: Backhuys Pub., 2003. 270 p.
- Sideleva V.G. Communities of the cottoid fish (Cottoidei) in the areas of hydrothermal vents and cold seeps of the abyssal zone of Baikal Lake // J. Ichtyol. 2016. V. 56. № 5. P. 694–701.
- Sitnikova T.Y., Shirokaya A.A. New data on deep-water Baikal limpets found in hydrothermal vents and oil-seeps // Archiv. Molluskenkunde. 2013. B. 142. № 2. S. 257–278.
- Tsimitri C., Rockel B., Wuest A. et al. Drivers of deep-water renewal events observed over 13 years in the South Basin of Lake Baikal // J. Geophys. Res. Oceans. 2015. V. 120. P. 1508–1526.

- van der Zanden M.J., Rasmussen J.B.* Primary consumer $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ and the trophic position of aquatic consumers // *Ecology*. 1999. V. 80. № 4. P. 1395–1404.
- Whitton B.A., Mateo P.* Rivulariaceae // *Ecology of Cyanobacteria II: their diversity in space and time* / Ed. B.A. Whitton. Luxembourg: Springer Sci.+Bisim. Media, 2012. P. 561–591.
- Yoshii K.* Stable isotope analyses of benthic organisms in Lake Baikal // *Hydrobiologia*. 1999. V. 411. P. 145–159.
- Yoshii K., Melnik N.G., Timoshkin O.A. et al.* Stable isotope analyses of the pelagic food web in Lake Baikal // *Limnol. Oceanogr.* 1999. V. 44. № 3. P. 502–511.
- Zapata-Hernández G., Sellanes J., Thurber A.R. et al.* New insights on the trophic ecology of bathyal communities from the methane seep area off Concepción, Chile ($\sim 36^\circ \text{S}$) // *Mar. Ecol.* 2014. V. 35. P. 1–21.
- Zemskaya T.I., Sitnikova T.Ya., Kiyashko S.I. et al.* Faunal communities at sites of gas- and oil-bearing fluids in Lake Baikal // *Geo-Marine Letters*. 2012. V. 32. № 5. P. 437–451.
- Zemskaya T.I., Lomakina A.V., Mamaeva E.V. et al.* Bacterial communities in sediments of Lake Baikal from areas with oil and gas discharge // *Aquat. Microb. Ecol.* 2015a. V. 76. P. 95–109.
- Zemskaya T.I., Lomakina A.V., Shubenkova O.V. et al.* Jelly-like microbial mats over subsurface fields of gas hydrates at the St. Petersburg methane seep (Central Baikal) // *Geomicrobiol. J.* 2015b. V. 32. № 1. P. 89–100.

A Comparative Analysis of Macroinvertebrate and Fish Communities Associated with Methane and Oil-Methane Seeps in the Abyssal Area of Lake Baikal

T. Ya. Sitnikova¹, V. G. Sideleva², S. I. Kiyashko³, T. I. Zemskaya¹,
I. V. Mekhanikova¹, O. M. Khlystov¹, I. A. Khal'zov¹

¹*Limnological Institute, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Irkutsk, Russia*

²*Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia*

³*Institute of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia*

E-mail: sit@lin.irk.ru

The composition, distribution and trophic relationship of endemic animals associated with methane (Saint Petersburg) and oil-methane (Gorevoy Utes) seeps from the abyssal area of Lake Baikal are compared. The similarities and differences in the habitat conditions of the animals and their association with the main biotopes, as well as differences compared with the reference deep areas of the lake are shown. The seep communities appeared to have mixed trophic webs, in which the first trophic level contains organic matter of both photosynthetic and methanotrophic origin. The communities with various food strategies occupied different trophic positions. Methane-derived carbon was registered in food webs of communities up to the fourth trophic level.

Keywords: gas and oil seepages, biotopes, microbial communities, taxonomic composition, distribution, trophic level.