Труды Зоологического института РАН
Том 325, № 4, 2021, с. 469–484
10.31610/trudyzin/2021.325.4.469

УДК 574.523

Дифференциация сообществ макробеспозвоночных и коттоидных рыб, ассоциированных с метановыми сипами различных донных ландшафтов оз. Байкал

В.Г. Сиделева[1]* и Т.Я. Ситникова[2]

[1] Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: ichthyo@zin.ru, vsideleva@gmail.com

[2] Лимнологический институт Сибирского отделения Российской академии наук, ул. Улан-Баторская 3, 664033 Иркутск, Россия; e-mail sit@lin.irk.ru

Представлена 16 сентября 2021; после доработки 28 октября 2021; принята 10 ноября 2021.

РЕЗЮМЕ

В статье приводятся результаты исследований сообществ макробеспозвоночных и коттоидных рыб, населяющих метановые сипы оз. Байкал. Для анализа использованы видеонаблюдения и сборы животных, выполненные с помощью глубоководных обитаемых аппаратов (ГОА) «Мир», а также пробоотборников грейферного типа с борта научно-исследовательского судна. Сипы Посольская банка и Санкт-Петербург находятся в разных котловинах (южная и средняя) и на разных глубинах (300–500 м и ~1400 м), характеризуются различными подводными ландшафтами (склон подводной возвышенности и холмы, образованные газогидратами), структурой газовых гидратов и глубиной их залегания в осадках, а также составом микробных матов и сообществ микроорганизмов донных осадков. Объединяет сипы пузырьковая разгрузка газа метана и образование на сиповых биотопах высокопродуктивных сообществ крупных беспозвоночных и коттоидных рыб. Сиповые сообщества животных состояли из обедненных в видовом отношении беспозвоночных и рыб окружающей глубоководной бентали озера. Показаны сходства и различия в составе фаун двух сипов, а также различия в количественных характеристиках таксономических групп макробеспозвоночных и коттоидных рыб. Облигатные виды на сипе Посольская банка не выявлены. Для сипа Санкт-Петербург облигатным видом среди беспозвоночных обозначен *Kobeltocochlea tamarae* Sitnikova, Teterina et Maximova, 2021 (Caenogastropoda: Benedictiidae); среди донных коттоидных рыб *Neocottus werestschagini* (Taliev, 1953) (Cottoidei: Abyssocottidae) проявляет переходное состояние к облигатности. Приведены сведения об усвоении сиповыми животными пищи смешанного фото- и хемосинтезированного генезиса с разной долей метан-производного углерода. Обоснована гипотеза о том, что глубоководные сиповые районы служили своеобразными рефугиумами для сохранения фауны в периоды плиоцен-плейстоценовых оледенений оз. Байкал.

Ключевые слова: коттоидные рыбы, макробеспозвоночные, метановые сипы, оз. Байкал, рефугиумы, хемосинтез

Differentiation of communities of macroinvertebrates and cottoid fish associated with methane seeps of different bottom landscapes of Lake Baikal

V.G. Sideleva[1]* and T.Ya. Sitnikova[2]

[1] Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia; e-mail: ichthyo@zin.ru, vsideleva@gmail.com

* Автор-корреспондент / Corresponding author

[2] *Limnological Institute Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Ulan-Batorskaya str. 3, 664033 Irkutsk, Russia; e-mail: sit@lin.irk.ru*

Submitted September 16, 2021; revised October 28, 2021; accepted November 10, 2021.

ABSTRACT

The paper presents the results of the study of communities of macroinvertebrates and cottoid fish inhabiting methane seeps of Lake Baikal. For the analysis, we used video surveillance and collection of animals carried out with the help of "Mir" deep-water submersible, as well as NIOZ-type box-corer samplers from the board of a research vessel. Posolskaya Bank and Saint Petersburg methane seeps are located in different basins (southern and middle) and at different depths (300–500 m and ~ 1400 m), characterized by the different underwater landscapes (slope of underwater upland and hills formed by gas hydrates), by the structure of gas hydrates and their depth location in sediments, as well as the composition of microbial mats and communities of microorganisms of bottom sediments. Both seeps are characterized by bubble discharge of methane gas and the formation of highly productive communities of large invertebrates and cottoid fish on seep habitats. Seep animal communities consisted of species-depleted invertebrates and fish of the surrounding deep-water benthal of the Lake. We showed the similarities and differences in the composition of the faunas of two seeps, as well as the quantitative characteristics of taxonomic groups of macroinvertebrates and cottoid fishes. Obligate species have not been revealed on the methane seep Posolskaya Bank. For the methane seep Saint Petersburg, the gastropod species *Kobeltocochlea tamarae* Sitnikova, Teterina et Maximova, 2021 (Caenogastropoda: Benedictiidae) was designated as an obligate species; among bottom cottoid fishes, *Neocottus werestschagini* (Taliev, 1953) (Cottoidei: Abyssocottidae) had possible a transitional state to obligate. We presented the data on the assimilation by seep animals of mixed photo- and chemosynthetic food with different proportions of methane-derived carbon. A hypothesis has been substantiated that deep-water seep areas could serve as refugium for the preservation of endemic fauna during the Pliocene-Pleistocene glaciations of Lake Baikal.

Key words: cottoid fish, macroinvertebrates, methane seeps, Lake Baikal, refuges, chemosynthesis

ВВЕДЕНИЕ

Открытие в глубоководной области океана высокопродуктивных уникальных сообществ животных, живущих за счет энергии хемосинтеза, является одним из крупнейших открытий в биологии XX века (Гебрук и Галкин [Gebruk and Galkin] 2002).

Озеро Байкал – уникальный пресноводный водоем с длительной геологической историей (более 25 млн. лет) и формированием фауны в сравнительно изолированных условиях, с низкими температурами воды, насыщенной кислородом водой (даже в самых глубоководных районах – до 1640 м) и с высокими значениями гидростатического давления (свыше 160 атмосфер) в абиссали.

Предшествующие исследования в глубоководной зоне с использованием ГОА «Пайсис» (1977–1978 и 1990–1991 гг.) не обнаружили в южном и среднем Байкале высокопродуктивных районов. При визуальных наблюдениях днище озера представляло собой слегка холмистую пустыню, покрытую мелкодисперсными илами, где иногда в поле зрения встречались единичные экземпляры рыб и крупных амфипод (Кожова и др. [Kozhova et al.] 1979).

Открытие своеобразных биотопов, сопряженных с метановыми сипами, стало возможным благодаря работе на Байкале в 2008–2010 гг. глубоководных обитаемых аппаратов (ГОА) «Мир». Открытие метановых сипов и глубоководной сиповой фауны Байкала является открытием XXI века в лимнологии.

В настоящее время в южной и средней котловинах озера выявлено свыше 50 газогидратных структур, из них более 10 относятся к метановым сипам (Khlystov et al. 2018). В отличие от других озер, где метан образуется за счет деструкции органических субстратов, метан в зонах разгрузки газовых гидратов Байкала имеет термокаталитическое или смешанное термо- и биогенное происхождение (Калмычков и др. [Kalmychkov et al.] 2006). Как и в океанических экосистемах, холодные метановые сипы оз. Байкал приурочены к районам тектонической

активности (Van Rensbergen et al. 2002; Klerx et al. 2006) и различаются между собой химическим составом минерализованных высачиваний, поступающих из донных осадков в толщу воды (Pogodaeva et al. 2007, 2017). Различия байкальских холодных метановых сипов от океанических заключаются в отсутствии в Байкале обширных аутигенных карбонатных корок, покрывающих дно в районе морских высачиваний (Aloisi et al. 2019). В Байкале поток метана в глубоководной зоне вступает в реакцию с кислородом (Zacharenko et al. 2019), в донных осадках анаэробное окисление метана осуществляется по нитрат-зависимому пути (Lomakina et al. 2020), и не исключается участие оксидов железа и марганца (Aloisi et al. 2019). В океанических сиповых биоценозах анаэробное окисление метана происходит главным образом за счет сульфатов (Aloisi et al. 2019).

Настоящая статья посвящена сравнительному анализу сообществ макробеспозвоночных и коттоидных рыб, населяющих два холодных метановых сипа оз. Байкал.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Основой для исследований фауны, населяющей метановые сипы Посольская банка и Санкт-Петербург (СПб) оз. Байкал, послужили сборы животных, проведенные с помощью манипуляторов ГОА «Мир», а также специальных пробоотборников грейферного типа (NIOZ) с научно-исследовательского судна (НИС) «Г.Ю. Верещагин» в 2010–2016 гг. Всего были отобраны и проанализированы 46 проб макрозообентоса.

Для характеристики фоновых сообществ крупных беспозвоночных и коттоидных рыб использованы данные уловов бимтралами, а также записи визуальных наблюдений с ГОА “Pisces” в 1991 г. В ходе исследований были привлечены материалы видео- и фотосъемок ГОА «Мир-2», сделанные в районе сипов Посольская банка и СПб. Видеосъемка позволила провести визуализацию животных *in situ*, оценить относительную численность макробеспозвоночных и коттоидных рыб, приуроченность их к биотопам и наблюдать поведение. Сравнительный анализ и сопоставление данных, полученных с ГОА «Мир» и «Pisces» с результатами уловов пробоотборников и бимтралов с НИС «Г.Ю. Верещашин» и НИС «Тресков», позволили перепроверить и подтвердить идентификацию групп и отдельных видов животных в сиповых и фоновых биотопах озера.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Краткая характеристика метановых сипов

Посольская банка (Рис. 1А) относится к подводным поднятиям (Карабанов [Karabanov] 1990; Хлыстов и др. [Khlystov et al.] 2016) и находится в южной котловине в районе подводного склона древней дельты р. Селенга (52°2’N, 105°50’ E). Эта подводная возвышенность имеет высоту 1200–1250 м, над ее вершиной расположен водный слой толщиной 35–50 м (Хлыстов и др. [Khlystov et al.] 2016). Вершина Посольской банки покрыта мелким и крупным песком, на поверхности которого встречаются железомарганцевые конкреции. Малая толща воды над вершиной банки и присутствие конкреций свидетельствуют о низких скоростях осадконакопления. Склоновая часть банки имеет слоистую структуру донных осадков; верхние слои образованы алевритовым илом, мелко- и крупнозернистыми донными отложениями. Более глубокие слои образованы глинами и в некоторых местах – черным углем. Газовые гидраты имеют вид тонких слоев, прожилок и гранул, прикрытых сверху донными осадками толщиной 30–70 см и более (Naudts et al. 2012). На южном склоне Посольской банки обнаружены 65 пузырьковых разгрузок метана (Granin et al. 2010). Один из районов пузырьковой разгрузки метана в зоне глубин от 300 до 500 м площадью около 700 м$^{-2}$ изучен более подробно. Здесь поверхностные донные осадки, представленные алевритовыми окисленными илами мощностью от 1 до 50 мм (Рис. 2А), включали примесь диатомового и копеподного детрита, мелкие железомарганцевые корочки и гидротроилит. Сформированные микробные маты отсутствовали, лишь на некоторых участках дна обнаружены скопления нитей серных бактерий рода *Thioploca* Lauterborn 1907 (Chernitsyna et al. 2016b). В донных осадках сипа Посольская банка обнаружены 11 филумов микроорганизмов, в том числе метанотрофные бактерии и метаногенные археи (Chernitsyna 2016a).

Метановый сип Санкт-Петербург (Рис. 1B) находится на ложе [днище, термин Е.Б. Карабанова (Karabanov 1999)] озера, в зоне глубин 1390–1485 м, в средней котловине Байкала (52°5'N, 107°10'E). Он образован холмами высотой 4–6 м, сложенными из газовых гидратов и покрытыми алевритовыми илами разной мощности (Рис. 2B). Разгрузка метана в районе сипа СПб происходила в виде струй и пузырьков (Zemskaya et al. 2012; Sitnikova et al. 2017). На сипе СПб микробные маты представлены желеобразными округлыми массами, которые в основном состояли из метано- и метилотрофных бактерий, метаногенных архей и цианобактерий (Zemskaya et al. 2015). Состав микробных сообществ верхних слоев донных осадков вне матов включал нити серных бактерий и других микроорганизмов 7–9 филумов, участвующих в деградации органического вещества (Zemskaya et al. 2015).

Различия в структуре биоценозов двух сравниваемых сипов (Посольская банка и Санкт-Петербург), проявились в таксономическом разнообразии, распределении и численности животных.

1. Метановый сип «Посольская банка»

Таксономическое разнообразие и распределение макробеспозвоночных

На сипе Посольская банка выявлены 3 основных биотопа.

1) Залегание газовых гидратов в донных осадках на глубине около 30 см; верхний окисленный слой не превышал 2 мм; нити серных бактерий отсутствовали. Здесь выявлена наибольшая численность олигохет (более 130000 экз. м$^{-2}$); амфиподы и другие макробеспозвоночные отсутствовали.

2) Зона залегания газовых гидратов в осадке глубже 70 см; верхний окисленный слой был представлен пятнисто (его толщина варьировала от 5 до 50 мм) и содержал нити серных бактерий. Макробеспозвоночные данного биотопа были представлены олигохетами (Рис. 3A) и амфиподами. На участках с минимальной толщиной окисленного осадка встречены также хирономиды (Рис. 3D). Численность макробеспозвоночных варьировала от ~400 до 5000 экз. м$^{-2}$; доминировали олигохеты, их доля достигала 100%.

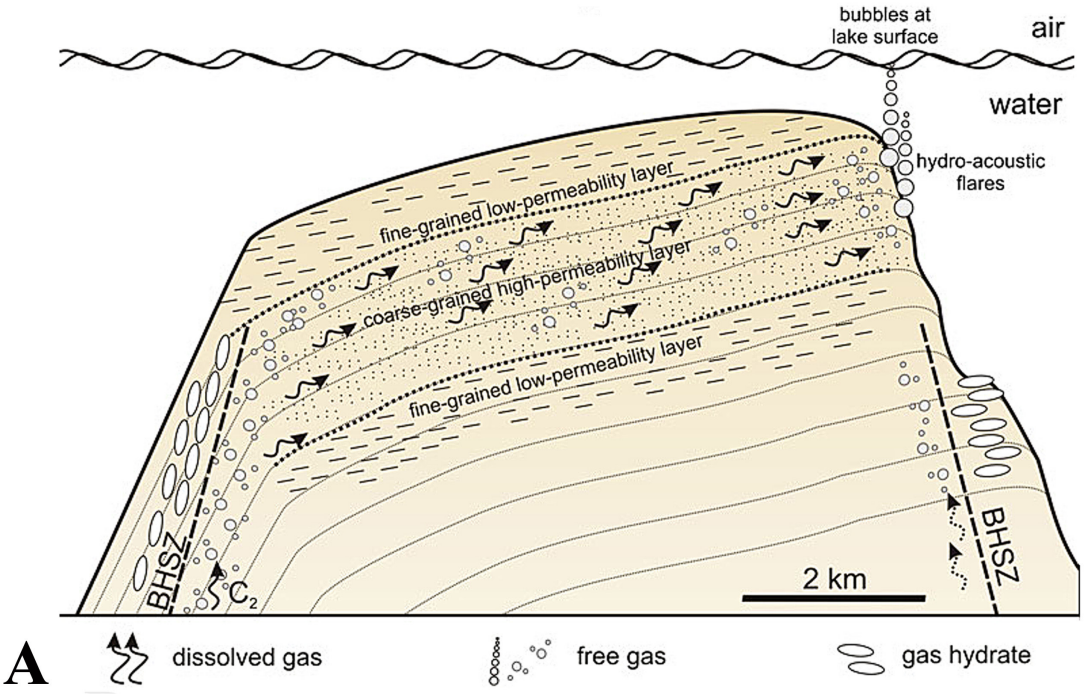
3) Зона залегания газовых гидратов в осадке глубже 70 см; верхний окисленный слой не превышал 20 мм и не содержал нити серных бактерий. Данный биотоп был населен олигохетами и амфиподами, численность животных достигала 12000 экз. м$^{-2}$, доминировали олигохеты (50–100%) (Табл. 1).

Среди гастропод на склоне Посольской банки обнаружены единичные гигантские особи *Benedictia fragilis* (W. Dybowski, 1875) (Caenogastropoda: Benedictiidae) с высотой раковины 3–5 см (Рис. 3F). На некоторых участках аргиллита присутствовали небольшого размера губки белого (Рис. 3E) и голубого цвета. На вершине Посольской банки, где биотоп сформирован песчаными грунтами, видовой состав гастропод включал 16 видов из 5 семейств: Baicaliidae (10 видов), Benedictiidae (1 вид рода *Benedictia* Dybowski, 1875), Valvatidae (2 вида), Acroloxidae (1 вид) и Planorbidae (2 вида рода *Choanomphalus* Gerstfeldt, 1859). Большинство этих видов имеет в Байкале дизъюнктивное распространение и приуроченность к песчаным грунтам на глубинах до 100–150 м. На вершине Посольской банки присутствовали поля с железомарганцевыми конкрециями различной величины (до 10 см длиной). Эти конкреции были покрыты живыми диатомовыми водорослями. На конкрециях яйцевые кладки гастропод не обнаружены.

Видовой состав и распределение коттоидных рыб

Сообщество донных коотоидных рыб в сиповом районе Посольская банка представлено 2 семействами, 3 родами и 4 видами. Из семейства Cottidae обнаружен *Batrachocottus nikolskii* (Berg, 1900) (Рис. 2E). Из семейства Abyssocottidae встречены *Limnocottus bergianus* Taliev, 1935, *L. pallidus* Taliev, 1948 и *Asprocottus platycephalus* Taliev, 1948. Все рыбы предпочитали мягкие грунты.

В зоне подводного склона озера за пределами поднятия Посольская банка, на фоновых глубинах 300–500 м, в траловых уловах встречены 18 видов донных коттоидных рыб (Sideleva 2003). В сиповом биотопе обнаружено 22% общего числа видов фоновой бентали озера, однако при сравнении видового состава сипового сообщества с уловом донного бимтрала со



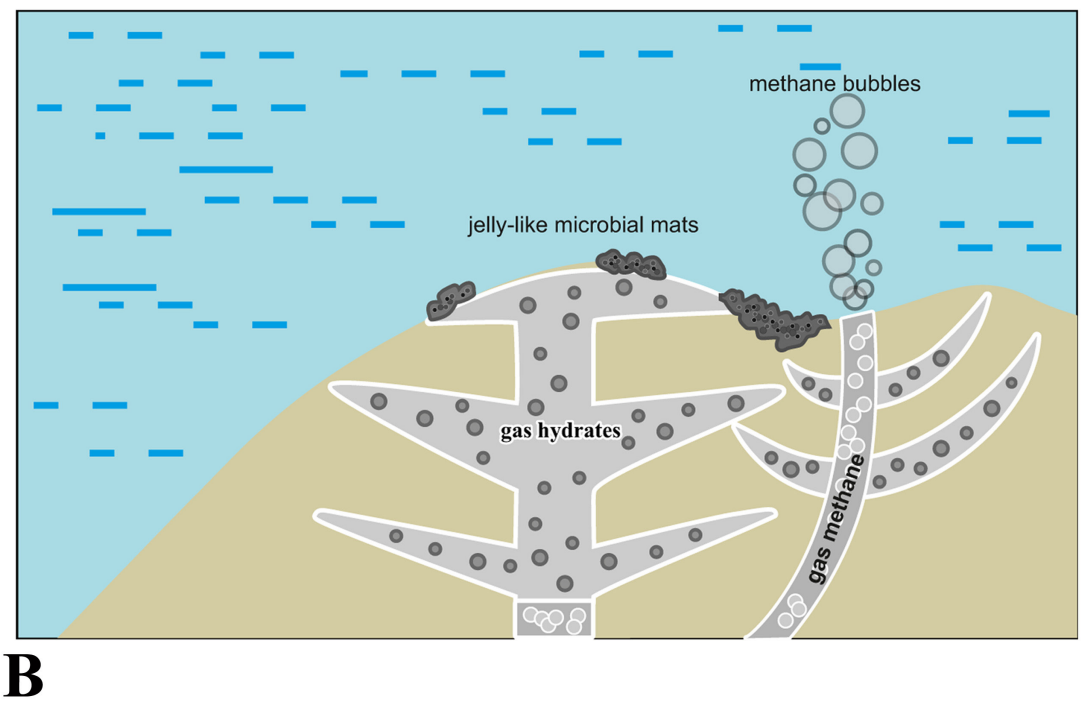


Рис. 1. Геоморфологические схемы метановых сипов оз. Байкал. А – сип Посольская банка (по Naudts et al. 2012); В – сип Санкт-Петербург (по: Sitnikova et al. 2017 с изменениями).

Fig. 1. Geomorphological schemes of the methane seeps of Lake Baikal. A – Posolskaya Bank seep (after Naudts et al. 2012); B – Saint-Petersburg seep (after Sitnikova et al. 2017, modified).

склона Посольской банки (глубина траления 500–580 м) оказалось, что таксономический состав улова был представлен всего 2 видами из 2 родов (*L. pallidus* и *A. platycephalus*). Из приведенных данных следует, что склон Посольской банки в пределах влияния сипа и вне такого беден коттоидными рыбами в видовом отношении. В сиповом сообществе Посольская банка доминирует *L. bergianus* (45% общего числа экземпляров), а в траловых уловах преобладал близкородственный ему вид *L. pallidus*.

Пелагические виды. Сообщество пелагических рыб в районе сипа Посольская банка представлено 2 семействами, 2 родами и 3 видами коттоидных рыб. Семейство Cottidae было представлено *Cottocomephorus inermis* (Jakowlew, 1890). Обнаружены всего 3 экз. этого вида, что составляет 10% от всех выявленных в этом месте пелагических рыб. Особи *C. inermis* сочетали плавание с «возлежанием» на дне.

Из семейства Comephoridae присутствовали оба вида голомянок: *Comephorus baicalensis* (Pallas, 1776) и *C. dybowski* Korotneff, 1905. В пределах одного участка сипа при зависании ГОА «Мир» мы насчитали 27 экз., большинство из которых (59%) идентифицировано как *C. dybowski*. Соотношение видов *C. baicalensis*: *C. dybowski* на сипе было 1:1.4. Соотношение этих видов резко отличается от фоновой пелагиали озера, где оно составляет 1:3 при абсолютном доминировании *C. dybowski* (Стариков [Starikov] 1977). Сравнительный анализ сипового и фонового пелагических сообществ показал, что на сипе количество особей *C. baicalensis* в 16 раз больше, чем в фоновой пелагиали. В придонных слоях воды в зоне влияния сипа Посольская банка, помимо пелагических рыб, обнаружены скопления пелагической амфиподы *Macrohectopus branickii* (Dybowsky, 1874). Концентрация рачков достигала 10 экз. в 1 $см^{-3}$, в одном споп-кадре насчитывалось в среднем около 50000 экз. Положительная реакция *M. brancskii* на свет ламп ГОА «Мир» увеличивала эти скопления до 95000 особей в одном стоп-кадре (Рис. 2С). Это обилие рачков, которые являются пищевыми объектами обоих видов голомянок, определяет высокую численность этих рыб в районе сипа Посольская банка. На большой скорости стаи рачков пересекали взрослые особи *C. dybowski*, и крайне редко (в 10% случаев) рядом с ними встречались *C. baicalensis*. Активность рыб была очень высокой: они находились в непрерывном движении, часто касались брюшной частью тела рыхлых отложений на склоне банки. Факт касания отдельными особями *Comephorus* мягких грунтов был отмечен и ранее (Кожова и др. [Kozhova et al.] 1979), но на склоновом участке сипа Посольская банка это явление отмечено у обоих видов значительно чаще, чем в районе сипа СПб.

2. Метановый сип «Санкт-Петербург»

Таксономическое разнообразие и распределение макробеспозвоночных

На сипе СПб выявлены 4 основных биотопа.

1) Биотоп желеобразных микробных матов на гребне холмов; здесь обнаружены несколько видов амфипод (Amphipoda) численностью до 100 экз. $м^{-2}$ и олигохет (Oligochaeta) численностью до 15000 экз. $м^{-2}$, а также один вид брюхоногих моллюсков *Kobeltocochlea tamarae* Sitnikova, Teterina et Maximova, 2021 (Caenogastropoda: Benedictiidae) с небольшой раковиной (высотой до 10 мм) (Рис. 3В, С). Улитки присутствовали группами по 5–10 экз. $м^{-2}$.

2) Биотоп окисленных донных осадков, покрывающих гребни и вершины холмов; при отсутствии микробных матов он населен олигохетами и амфиподами численностью 1400 экз. $м^{-2}$; доминирующая группа – олигохеты (~80%).

3) Биотоп восстановленных илов с наличием нитей серных бактерий *Thioploca*; средняя плотность поселения макрозообентоса превышала 6000 экз. $м^{-2}$. Кроме олигохет и амфипод, биотоп населен личинками хирономид, здесь зарегистрирована наибольшая их численность (до 800 экз. $м^{-2}$). Ближе к месту пузырьковой разгрузки на сходном биотопе с прерывистым верхним окисленным слоем в грунте обнаружены лишь олигохеты с численностью более 20000 экз. $м^{-2}$ (Табл. 1).

4) Биотоп склонов холмов, образованных газовыми гидратами, присыпанными тонким слоем окисленных илов, населен, помимо олигохет и амфипод, крупными планариями родов *Bdellocephala* de Man, 1875, *Atria* Porfirieva, 1970 и *Sorocelis* Grube, 1872 (Turbellaria: Dendrocoelidae) по 5–10 экз. в поле зрения. В придонных слоях в местах пузырьковой разгрузки и при подъеме оторванных со дна кусков газовых гидратов

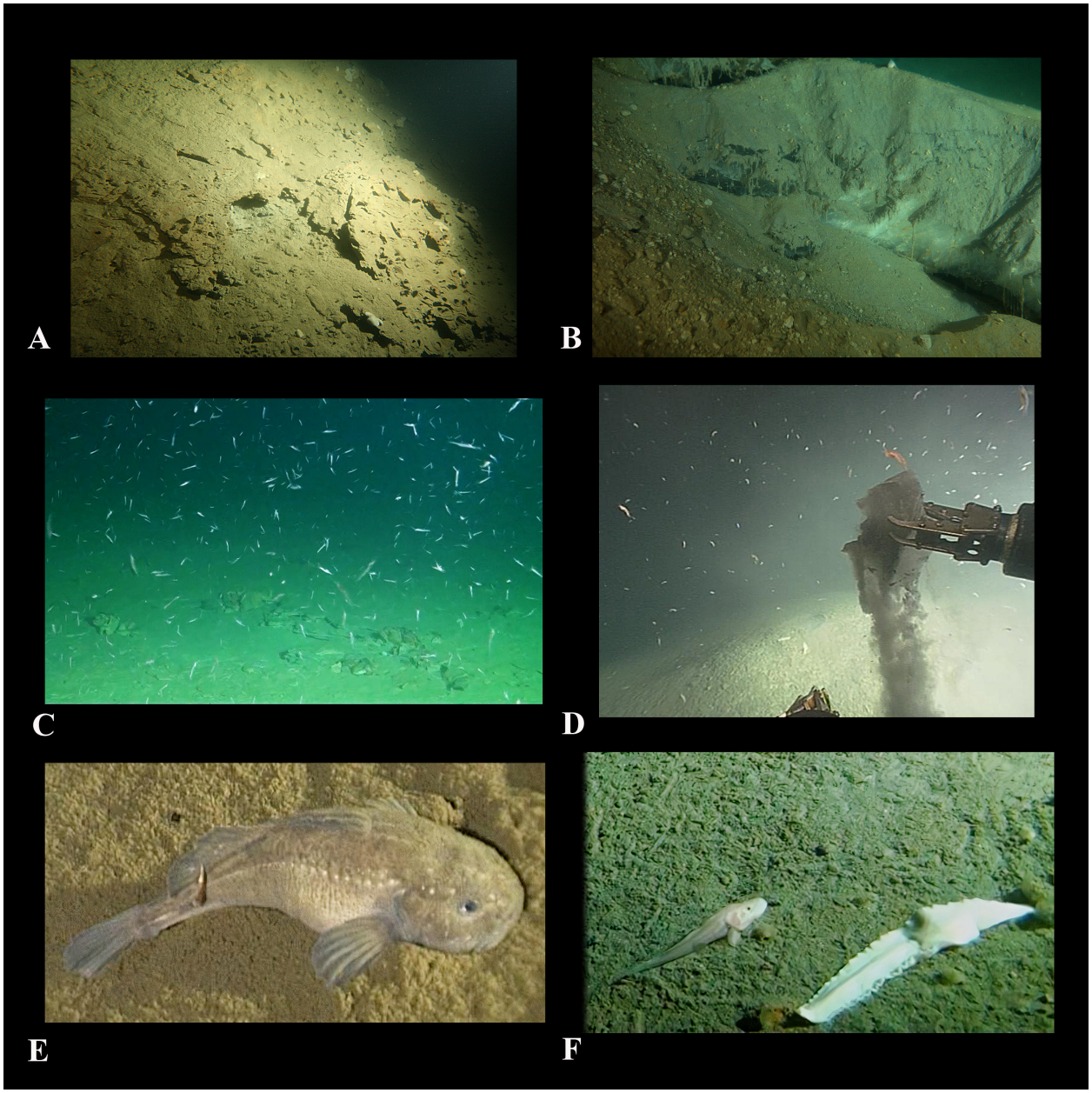


Рис. 2. Фотоматериалы, полученные с помощью ГОА «Миры». A – участок подводного склона метанового сипа Посольская банка; B – один из холмов, образованный газо-гидратом на метановом сипе Санкт-Петербург; C – скопление пелагических амфипод *Macrohectopus braniskii* (Dybowski, 1874) в придонных водах сипа Посольская банка; D – кусок газогидрата, поднимаемый манипулятором «Мир», и скопления бентопелагических амфипод *Polyacanthisca calceolata* Bazikalova, 1937; E – фото *Batrachocottus nikolski* – общего вида сообществ коттоидных рыб сипов Санкт-Петербург и Посольская банка (фото сделано на Посольской банке); F – планария и *Abyssocottus korotneffi* – вид, многочисленный в сообществе сипа Санкт-Петербург и фоновой глубоководной бентали озера.

Fig. 2. Photos from «Mir» deep-water submersible. A – part of the underwater upland of the Posolskaya Bank seep; B – one of the hills formed by gas hydrates on the Saint-Petersburg seep; C – aggregations of the pelagic amphipods *Macrohectopus braniskii* (Dybowski, 1874) in near-bottom water of the Posolskaya Bank seep; D – a piece of gas hydrate lifted by the manipulator of «Mir» submersible and aggregations of benthopelagic amphipods *Polyacanthisca calceolata*; E – Photo of *Batrachocottus nikolski* – a common species of cottoid fish communities in both seeps (photo taken at the Posolskaya Bank); F – planaria and *Abyssocottus korotneffi* – a fish species abundant in the community of the St. Petersburg seep and the background deep-water benthal of the Lake.

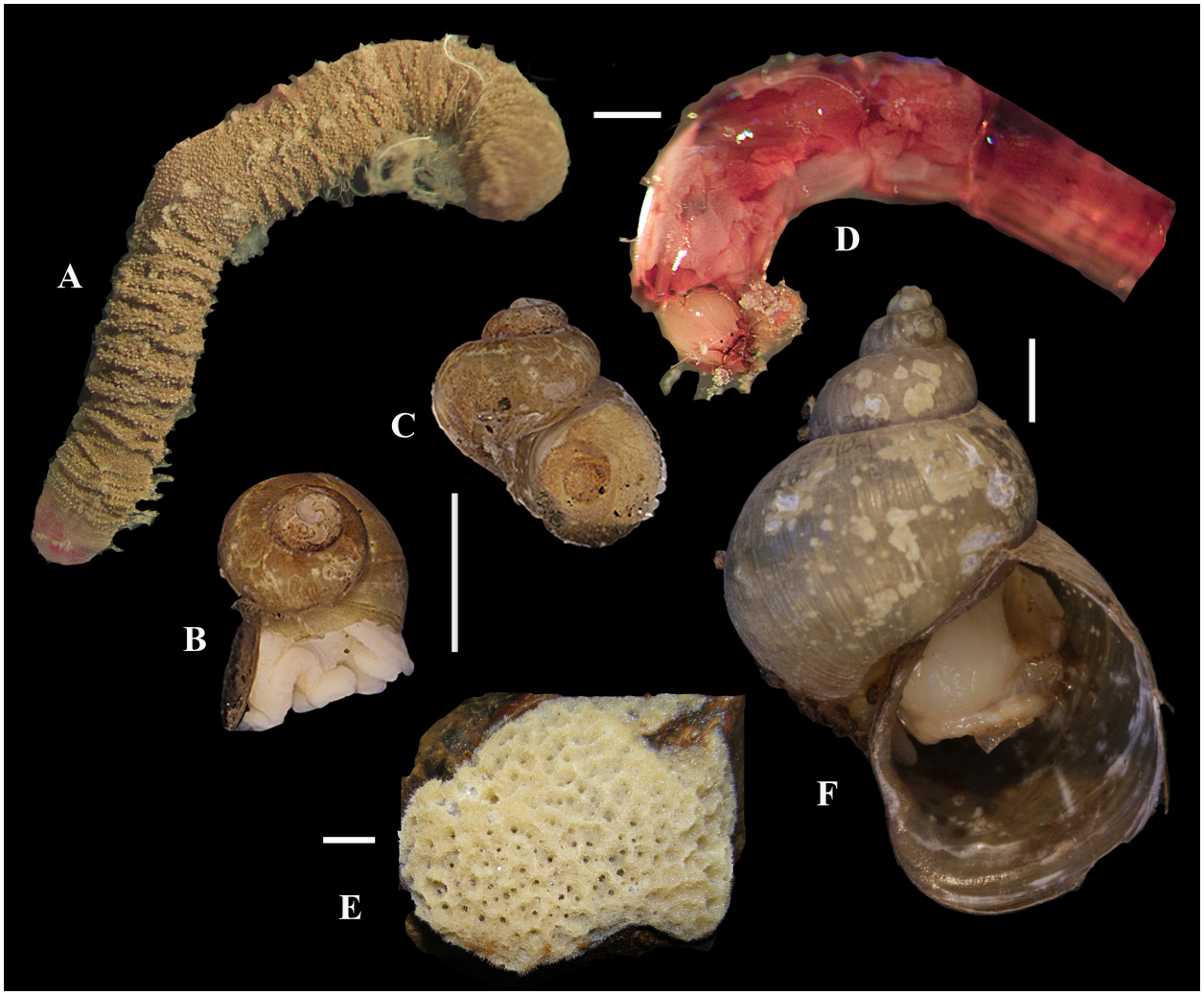


Рис. 3. Фото некоторых представителей беспозвоночных, обитающих на метановых сипах оз. Байкал. A – олигохета *Baicalodrilus* sp., B – C – гастроподы *Kobeltocochlea tamarae*; D – передняя часть личинки хирономиды *Sergentia* sp.; F – гастропода *Benedictia fragilis*; E – губка *Baicalospongia* sp. (A, D–E – из сипа Посольская банка, B–C из сипа Санкт-Петербург). Шкала: A, D, E – 1 см; B, C – 1 мм; F – 5 мм.

Fig. 3. Photos some invertebrates inhabiting methane seeps of Lake Baikal. A – *Baicalodrilus* sp. (Oligochaeta), B – C – *Kobeltocochlea tamarae* (Gastropoda) D – front of *Sergentia* sp. (Chironomidae); F – *Benedictia fragilis* (Gastropoda); E – *Baicalospongia* sp. (Sponges); (A, D–E – from the Posolskaya Bank seep, B–C from the St. Petersburg seep). Scale: A, D, E – 1 cm; B, C – 1 mm; F – 5 mm.

отмечены скопления бентопелагических амфипод *Polyacanthisca calceolata* Bazikalova, 1937 (Рис. 2D).

Видовой состав и распределение коттоидных рыб

В фоновой абиссали Байкала на глубине 1000 и более метров зафиксированы (по уловам бимтрала) 11 видов коттоидных рыб (или 33%) от всех Cottoidei, живущих в озере (Sideleva 2003). Девять из всех обнаруженных абиссальных видов ведут донный образ жизни и 2 вида – пелагические. Сообщество рыб, сопряженное с сипом СПб, таксономически разнообразно и представлено эндемичными видами и родами всех трех семейств коттоидных рыб озера: Cottidae, Abyssocottidae и Comephotidae (Sideleva and Fialkov 2014; Sideleva, 2016).

Таблица 1. Сравнительная характеристика макробентоса метановых сипов Посольская банка (собственные данные) и Санкт-Петербург (по Zemskaya et al. 2012) оз. Байкал по грейферным пробам; среднее ± станд. отклонение (минимум – максимум) экз. $м^{-2}$ (n – количество проб).

Table 1. Comparative characteristics of the macrozoobenthos inhabiting the Posolskaya Bank (own data) and the Saint Petersburg (after Zemskaya et al. 2012) methane seeps of Lake Baikal, samples were collected by a rectangular box-core; mean ± St.Dev. (minimal – maximal) ind. m^{-2} (n – number of the samples).

Характеристика биотопов / Characteristics of the habitats	Посольская банка / Posolskaya Bank			Санкт-Петербург / Saint Petersburg			Фоновые участки / Reference sites
	Газовые гидраты в осадке на глубине около 30 см / Gas hydrate bedding ~30 cm inside sediment	Газовые гидраты в осадке глубже 70 см / Gas hydrate bedding deeper than 70 cm inside sediments		Спокойный участок / 'Calm' sites		Участок с пузырьковой разгрузкой / Gas bubbles sites	Газовые гидраты и выходы метана отсутствуют / Gas hydrate and discharge of methane are absent
	Окисленный слой < 2 мм / Oxic layer < 2 mm	Окисленный слой от 5 до 50 мм / Oxic layer from 5 to 50 mm	Окисленный слой до 20 мм / Oxic layer up to 20 mm	Окисленный слой 5–20 мм / Oxic layer 5–20 mm	Окисленный слой ~ 1 мм / Oxic layer ~ 1 mm	Окисленный слой прерывистый до 5 мм / Broken oxic layer up to 5 mm	Окисленный слой ≥ 50 мм / Oxic layer ≥ 50 mm
	Нити серных бактерий отсутствовали / Absence of sulphur bacteria filaments	Нити серных бактерий присутствовали / Presence of sulphur bacteria filaments	Нити серных бактерий отсутствовали / Absence of sulphur bacteria filaments	Без микробных матов и нитей серных бактерий / Without microbial mats and sulphur bacteria filaments	Редкие нити серных бактерий / Rare filaments of sulphur bacteria		Нити серных бактерий отсутствовали / Absence of sulphur bacteria filaments
	136000 (n=1)	1465±741 (414 – 4794) (n=9)	5237±2226 (1168 – 12211) (n=17)	725±450 (256 – 1401) (n=3)	4473±819 (2532 – 6751) (n=5)	14375±6665 (1106 – 22116) (n=3)	591±169 (0 – 844) (n=3)
Состав таксономических групп / Taxonomic composition	Oligochaeta	Oligochaeta Amphipoda Chironomidae	Oligochaeta Amphipoda	Oligochaeta Amphipoda	Oligochaeta Amphipoda Chironomidae	Oligochaeta Amphipoda	Oligochaeta

Донные рыбы. Сообщество донных коттоидных рыб сипа СПб представлено 2 семействами, 5 родами и 6 видами. Семейство Cottidae на сипе представлено видом *Batrachocottus nikolskii* (L.S. Berg, 1900). Семейство Abyssocottidae представлено 4 родами (*Abyssocottus* Berg, 1906, *Asprocottus* Berg, 1906, *Cottinella* Berg, 1907 и *Neocottus* Sideleva, 1982) с 5 видами: *Abyssocottus korotneffi* Berg, 1906 (Рис. 2F), *A. gibbosus* Berg, 1906, *Asprocottus abyssalis* Taliev et Korjakov, 1947, *Cottinella boulengeri* (Berg, 1906) и *Neocottus werestschagini* (Taliev, 1935) Эти виды относятся к обычным необлигатным формам, распространенным в абиссали озера (1000–1600 м) за пределами регионов, обогащенных метаном. Это свидетельствует о том, что сиповое сообщество

донных коттоидных рыб сформировано из окружающей бентали озера. Сиповый биотоп «предпочли» 54% абиссальных видов Cottoidei. В сиповом сообществе донных рыб доминировали 2 вида: *N. werestschagini* и *A. korotneffi*; они составляли 73.7% (39.5 и 34.2% соответственно) всех видов, ассоциированных с сипом СПб.

На фоновых глубинах среднего Байкала, за пределами влияния сипа, встречаемость *N. werestschagini* была почти в 14 раз меньше, чем на сипе (Sideleva and Fialkov 2014; Sideleva 2016; Sitnikova et al. 2017). Частота встречаемости *A. korotneffi* в фоновом сообществе составила 48.3%, что в 1.4 раза больше, чем на сипе СПб.

Распределение рыб на сипе неравномерно: большинство из них предпочитали зону склона подводных холмов, образованных газогидратами, которые сверху покрыты слоем мелкодисперсных илистых осадков. В этой зоне сконцентрировано 54% всех рыб сипового сообщества. В районе бактериальных матов зафиксировано 24% особей. Все виды рыб, составляющие сиповое сообщество, представлены взрослыми половозрелыми экземплярами. Размеры рыб определены по образцам, отобранным манипуляторами ГОА «Мир», и по траловым сборам: *Abyssocottus abyssalis* имел стандартную длину 50–65 мм, массу тела 2–6 г; *C. boulengeri, A. korotneffi* и *N. werestschagini* имели длину 70–110 мм и массу 12–26 г; *B. nikolskii* – 135–164 мм в длину и 60–105 г массу тела. Наибольшая относительная численность донных коттоидных рыб составила 13 экз. в одном стоп-кадре; это на порядок больше, чем в фоновой абиссали озера.

Пелагические рыбы представлены двумя видами голомянок эндемичного семейства Comephoridae, которые населяют глубоководную область озера. Пелагические рыбы рассматриваются в составе сипового сообщества потому, что во всех погружениях они встречались в придонных слоях воды, непосредственно над газогидратными холмами. В районе сипа СПб их концентрация была больше, чем в окружающей толще воды. В поле зрения отмечено около 10 экз., в отдельных стоп-кадрах их количество достигало 30 экз. Это в 5 раз больше, чем в фоновой пелагиали озера (Sideleva and Fialkov 2014; Sideleva 2016; Sitnikova et al. 2017). Соотношение *C. dybowdki* : *C. baicalensii*s было 5.2 : 1.0. Связь между донными и пелагическими сообществами состоит в том, что пелагические рыбы служат пищевыми объектами для крупных и хищных донных рыб. Причина образований концентраций пелагических рыб в районах сипа пока не ясна; они не используют в пищу донных и придонных беспозвоночных, составляющих сиповое сообщество.

Сравнение с глубоководной фоновой бенталью

При наблюдениях с борта ГОА «Пайсис» и «Мир» и на видео, полученных с помощью этих аппаратов, ложе (или днище) Байкала вне зон разгрузок метана имело ровную поверхность, покрытую окисленными алевритовыми илами. На поверхности осадка редко встречались одиночные крупные амфиподы и донные коттоидные рабы. Численность этих животных не превышала 1–2 экз. на десятки, а на некоторых участках дна – и сотни метров. Животные лежали неподвижно на дне и не реагировали на световой пучок, излучаемый подводным аппаратом. Пелагические рыбы не встречены вовсе.

В донных осадках, поднятых дночерпателем «Океан», среди макробеспозвоночных обнаружены лишь олигохеты и амфиподы; численность зообентоса не превышала 3000 экз. $м^{-2}$ (Бекман и Деньгина [Beckman and Den'gina 1969); Кожов [Kozhov 1972]; Тахтеев и др. [Takhteev et al 1993]). Как и на фоновых участках, среди сиповой бентали доминировали олигохеты; брюхоногие моллюски в глубоководной зоне озера (>300 м) вне сиповых зон не обнаружены.

Личинки хирономид в абиссали Байкала имеют пятнистое распространение (Proviz 2008), однако наибольшая их численность выявлена в местах разгрузки метана (Klerkx et al. 2006). По нашим наблюдениям крупные плоские черви практически отсутствуют на фоновых участках днища Байкала, и отмеченные скопления их в сиповых районах нуждаются в дополнительных исследованиях.

Трофические взаимоотношения животных

На метановом сипе СПб оз. Байкал так же, как на большинстве морских метановых сипов, обитают гетеротрофные животные, занимающие различные (2–4) трофические уровни двух перекрывающихся сетей: фото- или хемосинтетической. Животные питаются комбинированной пищей, включающей различную долю

метан-производного углерода: от 2.7–10% у пелагических и бентопелагических амфипод, пелагических коттоидных рыб, до 60–89% у нектобентических и бентосных зарывающихся амфипод, а также демерсальных плоских червей, гастропод и донных коттоидных рыб. Первичные консументы усваивают: 1) фотосинтезированный углерод, поступающий на дно в виде осевших компонентов фито- и зоопланктона и разлагающих их микроорганизмов, и 2) хемосинтезированный органический углерод в виде свободноживущих бактерий и архей, жизнедеятельность которых связана с высачиваниями метана (Sitnikova et al. 2017). Среди животных, населяющих сип Посольская банка, анализ стабильных изотопов углерода и азота проведен у губок (*Baicalospongia* Annandale, 1914), олигохет (*Baicalodrilus* Holmquist, 1978 и *Lamprodrilus* Michaelsen, 1901) и хирономид (*Sergentia* Kieffer, 1922). Выявлено, что губки и хирономиды так же, как и на сипе СПб усваивают смешанный фото- и метано- или хемосинтезированный углерод с преобладанием метан-производного углерода (до 77% у хирономид). У олигохет и губок углерод метана не превышал 25%. Следует отметить, что на сипе Посольская банка численность олигохет достоверно положительно коррелировала с общей численностью микроорганизмов ($p<0.05$), а численность амфипод – с таковой метанотрофных бактерий ($p<0.05$); соотношение стабильных изотопов тканей амфипод не изучено. Нахождение метанотрофных бактерий в микробиоме олигохет свидетельствует об их потреблении этими животными (Chernitsyna et al., 2021). Утяжеление $\delta^{15}N$ у губок до 13‰ (Sitnikova et al. 2016), вероятно, связано с наличием у них симбиотических азотфиксирующих бактерий (Kaluzhnaya and Itskovich 2014).

У всех других исследованных животных, ткани которых характеризовались значительно облегченным стабильным изотопом углерода $\delta^{13}C$: 52–64.8‰ (у хищных планарий и донных котоидных рыб), $\delta^{15}N$ не превышал 5.9‰, что является показателем отсутствия у них внутриклеточных симбионтных метанотрофных бактерий. Способность животных усваивать комбинированную пищу позволяет образовывать уникальные сиповые сообщества в оз. Байкал.

Сиповые сообщества как вероятные плейстоценовые рефугиумы

В многочисленных публикациях, посвященных генезису оз. Байкал и эволюции его фауны, основная дискуссия развернулась по проблеме выживания наиболее древней части фауны в периоды плиоценового оледенения и плейстоценовых похолоданий (Карабанов [Karabanov] 1999; Karabanov et al., 2004). От приверженности исследователей к той или иной гипотезе зависел возраст байкальской фауны. Исследователи, которые предполагали, что фауна пережила плейстоценовые оледенения, считали, что ее предковые формы заселили озеро в олигоцен-миоценовый период (Берг [Berg 1937]; Старобогатов [Starobogatov] 1970; Сиделева [Sideleva] 1982). Эта гипотеза объясняла большое биологическое разнообразие фауны и высокую степень ее адаптации к байкальским условиям. Противоположного мнения придерживались фаунисты, которые поддерживали гипотезу полного вымирания фауны в периоды оледенений и ее молодой геологический возраст, ограниченный плейстоцен-голоценом (Талиев [Taliev 1955]; Лукин [Lukin 1986]). Эта гипотеза предполагала высокие скорости эволюции и видообразование в условиях озерного водоема.

Ископаемые находки брюхоногих моллюсков эндемичных семейств Baicaliidae и Benedictiidae из олигоцен-миоценовых отложений юго-восточного побережья Байкала (Мартинсон [Martinson] 1961; Попова [Popova] 1981) свидетельствуют о древнем возрасте происхождения этих групп гастропод. Палеонтологические данные по миоценовой фауне рыб из морских отложений острова Сахалин показали, что современные роды рыб возникли в миоцене, а современные виды – в плиоцене (Назаркин [Nazarkin] 2000). Сопоставление данных геологического возраста рецентных и ископаемых видов, полученных разными методами, показали их идентичность.

Расчетные данные методом датирования филогенетических событий, или так называемых молекулярных часов, показали, что возраст большинства современных видов беспозвоночных и коттоидных рыб Байкала составляет порядка 3.5–2.0 млн. лет (Sherbakov 1999; Kontula et al. 2003). Эти данные однозначно свидетельствуют в пользу того, что холодноводные виды

животных Байкала могли благополучно пережить несколько периодов плейстоценовых оледенений, сопровождавшихся в течение длительного времени ледяным покровом, мутностью воды, маловодностью и крайне малыми значениями первичной продукции (Карабанов [Karabanov] 1999). При наличии столь неблагоприятных условий возник вопрос о существовании в пределах озера рефугиумов, где могла сохраниться фауна.

Предшествующие экспериментальные исследования амфипод и коттоидных рыб, обитающих в абиссали озера, показали высокий уровень их приспособления к условиям максимальных глубин, главными из которых являются высокое гидростатическое давление (более 160 атм.) и отсутствие света. Абиссальные амфиподы и рыбы в барокамерах выдерживали гидростатическое давление до 230 атм., что на 70 атм. больше, чем в современном Байкале. Глазная сетчатка у глубоководных коттоидных рыб имеет только один тип фоторецепторов – палочки, иногда – дегенеративные колбочки, что является адаптацией к слабому сумеречному освещению в глубоководной зоне (Brauer et al. 1984a, 1984b; Bowmaker et al. 1994). Некоторые виды глубоководных амфипод не имеют глаз вовсе (Базикалова [Bazikalova] 1945), а имеющие глаза имеют только один опсин (белок светочувствительных рецепторов) и полностью утратили цветное зрение (Drozdova et al. 2021). У прибрежных видов такие адаптивные особенности не обнаружены, что свидетельствует о разной эволюционной истории прибрежной и глубоководной фаун.

Последние молекулярно-генетические исследования моллюсков-гастропод рода *Kobeltocochlea*, собранных на мелководье и в районе глубоководного сипа СПб, показали, что расчетное время дивергенции глубоководных видов от общей предковой формы составило порядка 3.2 млн лет, тогда как мелководных видов – менее 1 млн лет (Sitnikova et al. 2021b). На примере гастропод продемонстрирована разновозрастность мелководных и абиссальных видов, а главное, что более древняя глубоководная сиповая фауна сохранилась в оз. Байкал с плиоцена и пережила все периоды оледенений. Наиболее вероятно, что рефугиумы для сохранения фауны были сосредоточены в местах газосодержащих минерализованных флюидов, обеспечивающих развитие метанотрофных и хемосинтезирующих сообществ. Животные разных трофических уровней использовали в качестве пищи органическое вещество, продуцированное в процессах метанотрофии и хемосинтеза.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для сравнительного анализа сиповых сообществ авторами использованы сведения о макробеспозвоночных и коттоидных рыбах, обитающих на метановых сипах Санкт-Петербург и Посольская банка. Кардинальным отличием сиповых поселений животных от таковых из фоновых районов озера являются:

1) небольшое количество видов от общего числа зарегистрированных в глубоководной зоне озера. На сипах, как и на фоновой абиссали озера, доминировали олигохеты и амфиподы; все 10 видов амфипод, попавшие в грейферные пробы на сипе Посольская банка, принадлежали к обычной глубоководной фауне озера (Mekhanikova in Sitnikova et al. 2021a, in press). Исключение составили гастроподы вида *Kobeltocochlea tamarae*, обнаруженные только на сипе СПб (Sitnikova et al. 2021b). Облигатные виды донных рыб на сипах не выявлены, однако, исходя из высоких концентраций вида *Neocottus werestschagini* на сипе СПб в сравнении с фоновыми районами озера, можно говорить о переходном состоянии этого вида к облигатности.

2) Повышенная численность животных оказалась на один-два порядка больше на сипах, чем на фоновых участках.

Метановые сипы СПб и Посольская банка находятся в разных котловинах и на разных глубинах оз. Байкал, различаются геоморфологией и подводными ландшафтами, характером биотопов, составом разгружающихся газов и флюидов и, как следствие, микробных сообществ. Различия между сиповыми сообществами выявлены в составе и количественных характеристиках животных. На алевритовых грунтах сипа Посольская банка встречен обычный для глубоководной зоны озера вид гастропод *Benedictia fragilis*, и на аргиллитах – губки рода *Baicalospongia*, часто встречаемые в абиссали озера на твердых субстратах; эти виды отсутствовали на метановом сипе СПб. На сипе Посольская банка наибольшая численность олигохет выявлена на биотопе газовых гидратов, покрытых

30 см слоем ила без включения серных бактерий рода *Thioploca*. На сипе СПб наибольшая численность олигохет отмечена на желеобразных микробных матах, но она была почти на порядок меньше, чем на сипе Посольская банка.

Сравнение сообществ коттоидных рыб, сопряженных с двумя изученными сипами, также обнаружило высокий уровень различий в видовом составе и количественных показателях донных видов. Ихтиофауна сипа СПб оказалась богаче таковой сипа Посольская банка в видовом отношении – 6 видов против 4, что составило 54% и 22% соответственно от общего числа видов рыб. Общность изученных ихтиофаун на видовом уровне крайне мала, обнаружен всего один общий донный вид *Batrachocottus nikolski*.

Сиповые биоценозы (СПб и Посольская банка) оказывают продукционное воздействие и на придонную водную толщу, что отражается в повышенных концентрациях бентопелагических амфипод и пелагических рыб этих районов. Бедность донного и высокая продуктивность пелагического сообществ коттоидных рыб, обнаруженные в районе Посольской банки, характерны и для океанических подводных поднятий (Campanella et al. 2021). Хорошо прогреваемые слои воды над вершинами банок создают условия для развития повышенных концентраций зоопланктона, что привлекает планктоноядных рыб и их личинок. Этот продуктивный участок Байкала входил в Южно-Байкальский промысловый район.

Несмотря на различия сообщества животных обоих сипов усваивают смешанную фото-, хемосинтезированную и метанпроизводную пищу. Судя по соотношению стабильных изотопов углерода и азота тканей сиповых животных, а также по составу микробных сообществ сиповых биотопов, свободноживущие метанотрофные бактерии являются неотъемлемым компонентом пищи большинства первичных консументов, служащих, в свою очередь, пищей для хищников, в том числе донных коттоидных рыб.

Выявленный древний возраст первичных консументов-гастропод из сипового сообщества СПб свидетельствует об их выживании в периоды плиоцен-плейстоценовых оледенений за счет способности усваивать хемосинтезированную пищу. Эти данные свидетельствуют о том, что биотопы, сопряженные с различными газогидратоносными структурами и высачиванием метана, с развивавшейся богатой микрофлорой, служили своеобразными плиоцен-плейстоценовыми рефугиумами для древней части байкальской фауны, существовавшей в том числе за счет энергии хемосинтеза.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны командам НИС «Верещагин», «Коптюг» и «Тресков», пилотам ГОА «Мир» за помощь в отборе проб. Материал с ГОА «Мир» собран при организационной и финансовой поддержке Фонда содействия сохранению оз. Байкал и группе компаний «Метрополь». Авторы выражают благодарность д.б.н. Т.И. Земской за инициацию и организацию сбора макробеспозвоночных.

Работа частично профинансирована госзаданиями: № АААА-А17-117030310197-7 (ЗИН РАН), и №№ 0279-2021-0006 и 0279-2021-0007 (ЛИН СО РАН).

ЛИТЕРАТУРА

Aloisi G., Pogodaev T.V., Poor J., Khabue A.V., Kazako A.V., Akhmano G.G. and Khlystov O.M. 2019. Biogeochemical processes at the Krasnyi Yar seepage area (Lake Baikal) and a comparison with oceanic seeps. *Geo-Marine Letters*, **39**: 59–75. https://doi.org/10.1007/s00367-019-00560-8

Bazikalova A.Ya. 1945. Amphipods of Lake Baikal. *Travax de la Station Limnologique du Lac Baikal*, **9**: 1–440. [In Russian].

Beckman M.Yu. and Den'gina R.S. 1969. Benthal population and fish food resources of Lake Baikal. In: Beckman M.Yu. (Ed). Biological productivity of water bodies in Siberia. Nauka, Moscow: 42–47. [In Russian].

Berg L.S. 1937. Climate and life. OGIS, Moscow, 359 p. [In Russian].

Bowmaker J.K., Govardovskii V.I., Shukolyukov S.A., Zueva L.V., Hunt D.M., Smirnova O.G. and Sideleva V.G. 1994. Visual pigments and the photic environment the cottoid fish of Lake Baikal. *Vision Research*, **34**(5): 591–606. https://doi.org/10.1016/0042-6989(94)90015-9

Brauer R.W., Jordan M.R., Roer R.O., Williams E.E., Bekhman M.Y., Galazii G.I. and Sidelyova V.G. 1984a. Pressure effects on thermal preference behavior in Gammarid Amphipods from 600–1000 m in Lake

Baikal. *Journal of Thermal Biology*, **9**(3): 205–213. https://doi.org/10.1016/0306-4565(84)90023-8

Brauer R.W., Sidelyova V.G., Dail M.B. and Roer R.D. 1984b. Physiological adaptation of cottoid fishes of Lake Baikal to abyssal depths. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **77-A**(4): 699–705. https://doi.org/10.1016/0300-9629(84)90188-9

Campanella F., Collins M.A., Young E.F., Laptikovsky V., Whomersley P. and van der Kooij J. 2021. First insight of meso- and bentho-pelagic fish dynamic around remote seamounts in the South Atlantic Ocean. *Frontiers in Marine Science*, **8**: 663278. https://doi.org/10.3389/fmars.2021.663278

Chernitsyna S.M., Khalzov I.A., Khanaeva T.A., Morozov I.V., Klimenkov I.V., Pimenov N.V. and Zemskaya T.I. 2016a. Microbial community associated with Thioploca sp. sheaths in the areas of the Posolsk Bank methane seep, southern Baikal. *Microbiology*, **85**(5): 522–530. https://doi.org/10.1134/s0026261716050027

Chernitsyna S.M., Khalzov I.A., Sitnikova T.Ya., Naumova T.V., Khabuev A.V. and Zemskaya T.I. 2021. Microbial communities associated with bentic invertebrates of Lake Baikal. Current *Microbiology*, **78**(8): 3020–3031. https://doi.org/10.1007/s00284-021-02563-0

Chernitsyna S.M., Mamaeva E.V., Lomakina A.V., Pogodaeva T.V., Galach'yants Yu.P., Bukin S.V., Pimenov N.V., Khlystov O.M. and Zemskaya T.I. 2016b. Phylogenetic diversity of microbial communities of the Posolsk Bank bottom sediments, Lake Baikal. *Microbiology*, **85**(6): 652–662. https://doi.org/10.1134/s0026261716060060

Drozdova P., Kizenko A., Saranchina A., Gurkov A., Firulyova M., Govorukhina E. and Timofeyev M. 2021. The diversity of opsins in Lake Baikal amphipods (Amphipoda: Gammaridae). *BMC Ecology and Evolution* **21,** 81. https://doi.org/10.1186/s12862-021-01806-9

Gebruk A.B. and Galkin S.V. 2002. Hydrothermal vent fauna and hydrothermal biotope: general remarks. In: A.V. Gebruk (Ed.). Biology of hydrothermal systems. KMK Press, Moscow: 13–24. [In Russian].

Granin N.G., Makarov M.M., Kucher K.M. and Gnatovsky R.Y. 2010. Gas seeps in Lake Baikal-detection, distribution, and implications for water column mixing. *Geo-Marine Letters*, **30**(3–4): 399–409. https://doi.org/10.1007/s00367-010-0201-3

Kalmychkov G.V., Egorov A.V., Kuzmin M.I. and Khlystov O.M. 2006. Genetic types of methane from Lake Baikal. *Doklady Earth Science*, 411: 672–675. [In Russian]. https://doi.org/10.1134/s1028334x06090285

Kaluzhnaya O.V. and Itskovich V.B. 2014. Phylogenetic diversity of microorganisms associated with the deep-water sponge *Baikalospongia intermedia*. *Russian journal of Genetics*, **50**(7): 667–676. https://doi.org/10.1134/s1022795414060052

Karabanov E.B. 1999. Geological structure of the sedimentary stratum of Lake Baikal and reconstruction of the Central Asian climate in the Late Cenozoic: based on a study of Baikal sediments. *PhD thesis, Moscow, Russia: Institute of Lithosphere of Marginal Seas*, 49 p. [In Russian].

Karabanov E.B., Williams D., Kuzmin M., Sideleva V., Khursevich G., Prokopenko A., Solochina E., Tkachenko L., Fedenya S., Kerber E., Gvosdkov A., Khlystov O., Bezrukova E., Letunova P. and Krapivina S. 2004. Ecological collapse of Lake Baikal and Lake Hovsgol ecosystems during the Last Glacial and consequences for aquatic species diversity. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **209**: 227–243. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2004.02.017

Khlystov O.M., Khabuev A.V., Minami H., Hachikubo A. and Krylov A.A. 2018. Gas hydrates in Lake Baikal. *Limnology and Freshwater Biology*, **1**: 66–70. https://doi.org/10.31951/2658-3518-2018-A-1-66

Khlystov O.M., Kononov E.E., Khabuev A.V., Belousov O.V., Gubin N.A., Solovyeva M.A. and Naudts L. 2016. Geological and geomorphological characteristics of the Posolsky Bank and the Kukuy griva, Lake Baikal. *Russian Geology and geophysics*, **57**(12): 2229–2239. https://doi.org/10.15372/GiG20161208

Klerkx J., De Batist M., Poor J., Hus R., Van Rensbergen P., Khlystov O. and Granin N. 2006. Tectonically controlled methane escape in Lake Baikal. In: S. Lombardi, L.K. Altunina and S.E. Beaubien (Eds). Advances in the geological storage of carbon dioxide. *NATO Science Series, IV. Earth and Environmental Sciences*, **65**: 203–219. https://doi.org/10.1007/1-4020-4471-2_17

Kontula T., Kirilchik S.V. and Vainola R. 2003. Endemic diversification of the monophyletic cottoid fish species flock in Lake Baikal. *Molecular phylogenetic and evolution*, **27**: 143–155. https://doi.org/10.1016/s1055-7903(02)00376-7

Kozhov M.M. 1972. Ocherki po baikalovedeniyu. Voschno-Sibirskoe knizhnoe izdatelstvo, Novosibirsk, 180 p. [In Russian].

Kozhova O.M., Sidelev G.N. and Rezenkov N.C. 1979. Observations of planktonic and nektobenthic communities. Geological, geomorphological and underwater research of Lake Baikal. Nauka, Moscow: 87–91. [In Russian].

Lomakina A.V., Bukin S.V., Pogodaeva T.V., Ivanov V.G., Khalzov I.A., Krylov A.A. and Zemskaya T.I. 2020. Anaerobic oxidation of methane in differences types of geological structures at Lake Baikal. *Limnology and Freshwater Biology*, **4**: 1000–1003. https://doi.org 10.31951/2658-3518-2020-A-4-1000

Lukin E.I. 1986. The fauna of the open waters of Lake Baikal, its features and origin. *Zoologicheskii Zhurnal*, **65**(5): 666–675. [In Russian].

Martinson G.G. 1961. Mesozoic and Cenozoic molluscs of continental deposits of the Siberian Platform, Transbaikalia and Mongolia. Academy of Science USSR, Moscow-Leningrad, 332 p. [In Russian].

Naudts L., Khlystov O., Granin N., Chensky A., Poort J. and De Batis M. 2012. Stratigraphic and structural control on the distribution of gas hydrates and active gas seeps on the Posolsky Bank, Lake Baikal. *Geo-Marine Letters*. **32**(5): 395–406. https://doi.org/10.1007/s00367-012-0286-y

Nazarkin M.V. 2000. Miocene fishes from Agnev Formation of Sakhalin Island: fauna, systematic and origin. Thesis of candidate of biological science, Saint-Petersburg, 22 p. [In Russian].

Pogodaeva T.V., Lopatina I.N., Khlystov O.M., Egorov A.V. and Zemskaya T.I. 2017. Background composition of pore waters in Lake Baikal bottom sediments. *Journal of Great Lakes Research*, **43**: 1030–1043. https://doi.org/10.1016/j.jglr.2017.09.003

Pogodaeva T.V., Zemskaya T.I., Golobokova L.P., Khlystov O.M., Minam H. and Sakagami H. 2007. Chemical composition of pore waters of bottom sediments in different Baikal basins. *Russian Geology and Geophysics*, **48**: 886–900. https://doi.org/10.1016/j.rgg.2007.02.012

Popova S.M. 1981. Cenozoic continental malacofauna of Souther Siberia and adjacent waters. Nauka, Moscow, 188 p. [In Russian].

Proviz V.I. 2008. Speciation and chromosomal evolution of the Baikalian endemic chironomids of the genus *Sergentia* Kief. (Diptera, Chironomidae): karyotype divergence and chromosomal polymorphism in the populations of deep-water species Sergentia nebulosa Linevitsh et al. and Sergentia assimilis Proviz V. et Proviz L. *Russian Journal of Genetics*, **44**(12):1409–1418. https://doi.org/10.1134/s1022795408120041

Sherbakov D.Yu. 1999. Molecular phylogenetic studies on the origin of biodiversity in Lake Baikal. *Trends in Ecology & Evolution*, **14**: 92–95. https://doi.org/10.1016/s0169-5347(98)01543-2

Sideleva V.G. 1982. Seismosensory system and ecology of Baikal rockfishes (Cottoidei). Nauka, Novosibirsk, 247 p. [In Russian].

Sideleva V.G. 2003. The endemic fishes of Lake Baikal. Backhuys Publishers, Leiden, 270 p.

Sideleva V.G. 2016. Communities of the cottoid fish (Cottoidei) in the hydrothermal vents and cold seeps of the abyssal zone of Lake Baikal. *Journal of Ichthyology*, **56**(5): 694–701. https://doi.org/10.1134/S0032945216040135

Sideleva V.G. and Fialkov V.A. 2014. Fauna of Cottoid fish (Cottoidei) in area of methane seep in the abyssal of lake. *Doklady Biological Science*, **459**(5). 351–353. https://doi.org/10.1134/S0012496614060088

Sitnikova T., Kiyashko S., Bukshuk N., Zemskaya T., Khlystov O. and Moore M.V. 2016. Stable isotope signatures and distribution of deepwater sponges in Lake Baikal. *Hydrobiologia*, **773**(1): 11–22. https://doi.org/10.1007/s10750-016-2674-1

Sitnikova T.Ya., Mekhanikova I.V., Sideleva V.G., Kiyashko S.I., Naumova T.V., Zemskaya T.I. and Khlystov O.M. 2017. Trophic relationships between macroinvertebrates and fish in St. Petersburg methane seep community in abyssal zone of Lake Baikal. *Contemporary Problems of Ecology*, **10**(2): 147–156. https://doi.org/10.1134/S1995425517020123

Sitnikova T.Ya., Naumova T.V., Mekhanikova I.V., Kiyashko S.I., Kalmychkov G.V, Karanovic I., Zakharenko A.S, Bukin Yu.S., Khabuev A.V., Ivanov V.G., Khlystov O.M. and Zemskaya T.I. 2021a. Sluggish methane discharge and biological traits of invertebrates in Lake Baikal. Hydrobiologia [accepted]

Sitnikova T., Teterina V., Maximova N. and Kirilchik S. 2021b. Discordance of genetic diversification between deep- and shallow-water species of *Kobeltocochlea* Lindholm, 1909 (Caenogastropoda: Truncatelloidea: Benedictiidae), endemic to Lake Baikal with the description of a new species, review of the genus, and notes on its origin. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 00: 1–23. http://zoobank.org/7b255780-fe80-4abd-99c3-d02488398862. Online ISSN: 1439-0469

Starikov G.V. 1977. Oil-fishes of Baikal. Nauka, Novosibirsk, 95 p. [In Russian].

Starobogatov Ya.I. 1970. Molluscan fauna and zoogeographic zonation of continental freshwater bodies of the world. Nauka, Leningrad, 372 p. [In Russian].

Takhteev V.V, Snimshchikova L.N., Okuneva G.L., Timoshkin O.A, Obolkina L.A and A.I. Tanichev, 1993. A description of bottom inhabitants of the deep zone of Lake Baikal. *Ecologiya* **6**: 60–68. [In Russian].

Taliev D.N. 1955. Baikal sculpins (Cottoidei). Publ. Acad. Sci. USSR, Moscow-Leningrad, 603 p. [In Russian].

Van Rensbergen P., De Batist M., Klerkx J., Hus R., Poort J., Vanneste M., Granin N., Khlystov O. and Krinitsky P. 2002. Sublacustrine mud volcanoes and methane seeps caused by dissociation of gas hydrates in Lake Baikal. *Geology*, **30**(7): 631–634. https://doi.org/10.1130/0091-7613(2002)030<0631:smvams>2.0.co;2

Zakharenko A.S., Galachyants Y.P., Morozov I.V., Shubenkova O.V., Morozov A.A., Ivanov V.G., Pimenov N.V., Krasnopeev A.Y. and Zemskaya T.I. 2019. Bacterial Communities in Areas of Oil and Methane Seeps in Pelagic of Lake Baikal. *Microbial Ecology*, **78**(2): 269–285. https://doi.org/10.1007/s00248-018-1299-5

Zemskaya T.I., Lomakina A.V., Shubenkova O.V., Pogodaeva T.V., Morozov I.V., Chernitsina S.M., Sitnikova T.Ya., Khlystov O.M. and Egorov A.V. 2015. Jelly-like microbial mats over subsurface fields of gas hydrates at the St. Petersburg Methane Seep (Central Baikal). *Geomicrobiology Journal*, **32**(1): 89–100. https://doi.org/10.1080/01490451.2014.910572

Zemskaya T.I., Sitnikova T.Ya., Kiyashko S.I., Kalmychkov GV., Pogodaeva T.V., Mekhanikova I.V., Naumova T.V., Shubenkova O.V., Chernitsyna S.M., Kotsar O.V., Chernyaev E.S. and Khlystov O.M. 2012. Faunal communities at sites of gas- and oil-bearing fluids in Lake Baikal. *Geo-Marine Letters*, **32**(5): 437–451. https://doi.org/10.1007/s00367-012-0297-8