

Трофические взаимоотношения в сообществе макробеспозвоночных и рыб холодного метанового сипа Санкт-Петербург в абиссали оз. Байкал

Т. Я. СИТНИКОВА¹, И. В. МЕХАНИКОВА¹, В. Г. СИДЕЛЕВА², С. И. КИЯШКО³,
Т. В. НАУМОВА¹, Т. И. ЗЕМСКАЯ¹, О. М. ХЛЫСТОВ¹

¹ Лимнологический институт СО РАН
664033, Иркутск, ул. Улан-Баторская, 3
E-mail: sit@lin.irk.ru

² Зоологический институт РАН
199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 1
E-mail: vsideleva@gmail.com

³ Институт биологии моря им. А. В. Жирмунского,
Национальный научный центр морской биологии ДВО РАН
690041, Владивосток, ул. Пальчевского, 17
E-mail: sekiyash@mail.ru

Статья поступила 16.06.2016

Принята к печати 27.09.2016

АННОТАЦИЯ

Приведены результаты исследований трофических связей макробеспозвоночных и рыб, населяющих метановый сип Санкт-Петербург (Средний Байкал, глубина ~1400 м). На основании анализа значений изотопного состава углерода и азота выявлено, что среди животных, ассоциированных с сипом, отсутствуют симбиотрофы, все животные являются гетеротрофами с различными пищевыми стратегиями; они питаются комбинированной пищей с разной долей усвоения углерода метана (от 2,7 до 89 %). Средние значения $\delta^{13}\text{C}$ варьировали от $-26,2$ (бентопелагические амфиподы) до $-64,5$ ‰ (гастроподы). Трофическая сеть метанового сипа состоит из фильтраторов (амфипода-пелагиобионт, трофическая позиция (ТР) 1,9) детритофагов (гастроподы ТР 2,2 и зарывающиеся амфиподы ТР 2,1), полифагов и некрофагов (нектобентические и бентопелагические амфиподы ТР 2,8–3,2) и хищников (планарии ТР 3,6–4,2 и коттоидные рыбы ТР 3,0–3,8). Животные, занимающие сходные трофические позиции, статистически достоверно различаются значениями $\delta^{13}\text{C}$ и имеют частично перекрывающиеся спектры питания.

Ключевые слова: метановый сип, озеро Байкал, макробеспозвоночные, коттоидные рыбы, стабильные изотопы, трофические связи.

Озеро Байкал единственный пресноводный водоем, где существует глубоководная фауна, обитающая вплоть до максимальных глубин (1640 м). Одним из важных факторов, объясняющих наличие абиссальной фауны в озере, является высокое содержание рас-

творенного в воде кислорода, насыщение которым даже на максимальных глубинах не падает ниже 74,5 % [Верецагин, 1949]. Ранее анализом изотопного состава углерода выявлено, что животные в глубоководной зоне оз. Байкал усваивают фотосинтезированный органический углерод из осевшего на дно планктона [Yoshii, 1999].

Как и в морских экосистемах, в оз. Байкал существуют гидротермальные венты и холодные метановые сипы. За последние десятилетия открыто свыше 20 холодных метановых сипов и высачиваний газа [Granin et al., 2010; Khlystov et al., 2013; и др.]. Изучение сипов Байкала показало, что в зонах их влияния дно и придонные слои воды характеризуются высокой биологической продуктивностью в сравнении с фоновыми районами озера. Известно, что в сообществах гидротермального вента Фролиха и метанового сипа (Горевой Утес) Байкала некоторые виды животных усваивают органическое вещество хемосинтетического происхождения [Кузнецов и др., 1991; Гебрук и др., 1993; Zemskaya et al., 2012; Сиделева, Фиалков, 2014].

В других пресноводных экосистемах мира метановые сипы, для которых характерны залежи газовых гидратов, неизвестны. Между тем для некоторых озер отмечен важный вклад биогенного метана в энергетические ресурсы трофических цепей. В частности показано, что личинки некоторых видов хирономид питаются метанотрофными микроорганизмами [Kiyashko et al., 2001; Jones, Grey, 2011], при этом углерод метана составляет до 60 % органического углерода тканей хирономид [Jones, Grey, 2011].

Многочисленные метановые сипы в морских экосистемах населены главным образом гетеротрофными животными, симбиотрофные встречаются редко. Они, как правило, характеризуются значительно облегченным составом изотопа углерода ($\delta^{13}\text{C} \leq -50 \text{‰}$) и азота ($\delta^{15}\text{N} < 3 \text{‰}$, вплоть до отрицательных значений) [Levin, Michener, 2002]. Гетеротрофные животные используют различные пищевые ресурсы, одни усваивают фотосинтезированное органическое вещество, другие – продуцируемое метано- и/или хемотрофными микроорганизмами и третьи утилизируют смешанные фото- и хемосинтези-

рованные ресурсы углерода [Levin, Michener, 2002; Zapata-Hernández et al., 2014; Grupe et al., 2015; и др.]. В сиповых биоценозах гетеротрофные животные с разным типом питания (фильтраторы, собиратели, соскребатели), питаются свободноживущими хемоавто- и метанотрофными микроорганизмами. Первичные консументы служат пищей для хищников; тем самым облегчение изотопного состава углерода прослеживается до 3–4 трофических уровней [Levin, Michener, 2002; Zapata-Hernández et al., 2014]. Некоторые животные утилизируют смешанную пищу (растительного и животного происхождения) и занимают промежуточное положение между трофическими уровнями (*TL*), поэтому при описании структуры пищевых сетей принято рассчитывать трофическую позицию животных (*TP*) [Vander Zanden, Rasmussen, 2001].

Представленные в статье результаты исследований являются продолжением цикла статей, посвященных изучению сиповых сообществ животных оз. Байкал. В работе проанализированы значения изотопного состава углерода и азота в тканях животных, населяющих метановый сип Санкт-Петербург (СПб), и предложена схема их трофических связей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Крупные беспозвоночные и рыбы собраны сачками и слэп-ганом (всасывающее устройство для сбора биологического материала) с борта глубоководных обитаемых аппаратов (ГОА) “МИР-1” и “Мир-2” 1–3.07.2009, 6 и 15.08.2010. Пробы отобраны с мягких грунтов, в том числе вблизи желеобразных микробных матов из зоны глубин 1365–1407 м в районе метанового сипа СПб (107,15° с. ш., 52,87° в. д.). Часть амфипод и рыб собраны из корзин для проб, имеющихся на ГОА. Для сравнения теми же орудиями лова с 19.06.2009 по 17.08.2009 отобраны животные в других глубоководных районах озера. Подробные сведения об использованном материале приведены в табл. 1 и 2.

Описание биотопов выполнено на основании просмотра видеосъемок (около 4 ч), снятых стационарными видеокамерами, установ-

Экологическая характеристика, состав $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ (‰), доля метан-производного углерода (F_m , %) и принадлежность к трофической позиции (TP) образцов, собранных на метановом сипе Санкт-Петербурга (Средний Байкал)

Образец	Образ жизни	Тип питания	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	F_m	TP
Общее органическое вещество грунта ($n = 3$)			–	$-37,6 \pm 8,2$ $-45,3...-29,0$	$34,3 \pm 22,3$ $10,9-55,4$	1
Желеобразный микробный мат ($n=2$)			$2,0 \pm 0,5$ $1,7...2,4$	$-69,7 \pm 5,5$ $-73,6...-65,8$		1
Амфилоды						
<i>Mastohesperus branickii</i> ($n = 1$)	Пелагионт	Фильтратор, хищник	6,7	–28,9	10,7	1,9
<i>Polyacanthisca calceolata</i> ($n = 9$)	Бентопелагический	Некрофаг*	$11,3 \pm 0,5$ $10,6...12,0$	$-26,2 \pm 0,5$ $-26,8...-25,2$	$2,7 \pm 1,1$ $0,4-4,40$	$3,2 \pm 0,14$ $3,0-3,4$
<i>Acanthodactylus grevingkii</i> ($n = 1$)	Нектобентический	Полифаг	8,3	–52,5	61,6	2,6
<i>Coniurus radoszkowskii</i> ($n=1$)	Бентосный, незарывающийся	То же	7,1	–59,0	76,0	2,4
<i>Echinogorus (Asprogammarus) sp.</i> ($n = 1$)	Бентосный, зарывающийся	Детритофаг	5,9	–63,1	85,3	2,1
Неидентифицированный ($n = 1$)	?	?	8,5	–61,8	82,2	2,8
Планарии						
<i>Bdellocephala bathyalis</i> ($n = 5$)	Бентосный, незарывающийся	Хищник	$11,4 \pm 0,8$ $10,7...12,4$	$-56,0 \pm 3,2$ $-59,0...-52,6$	$69,4 \pm 7,1$ $61,7-76,1$	$3,6 \pm 0,2$ $3,4-3,8$
<i>Atria cf. kozhovi</i> ($n = 2$)	»	»	$15,0 \pm 0,1$ $14,9...15,03$	$-39,8 \pm 0,2$ $-39,9...-39,6$	$33,0 \pm 0,5$ $32,7-33,3$	$4,5 \pm 0,02$ $4,4-4,5$
<i>Sorocelis cf. hepatizon</i> ($n = 1$)	»	»	15,1	–36,3	25,3	4,4
Брюхоногие моллюски						
<i>Kobeltosochlea falsipurmila</i> ($n = 3$)	Бентосный, способен зарываться	Детритофаг	$6,3 \pm 0,9$ $5,3...7,0$	$-64,5 \pm 0,5$ $-64,8...-63,9$	$88,3 \pm 1,2$ $86,9-89,1$	$2,2 \pm 0,3$ $1,9-2,4$
Керчаковые рыбы						
<i>Neocoitus uerestschagini</i> ($n = 2$)	Бентосный, незарывающийся	Хищник	$10,0 \pm 0,4$ $9,7...10,3$	$-63,0 \pm 1,0$ $-63,7...-62,3$	$85,0 \pm 2,3$ $83,4-86,6$	$3,2 \pm 0,2$ $3,0-3,3$
<i>Abyssococtus korotneffi</i> ($n = 1$)	»	»	12,0	–56,7	70,8	3,8

Примечание. В табл. 1–2 над чертой – среднее значение \pm стандартное отклонение, под чертой – наименьшее ... наибольшее значение, n – количество исследованных образцов, * – питание данного вида не исследовано; Тахтев [2000] относит *P. calceolata* к жизненной форме бентопелагических стервятников на основании морфологических особенностей и того, что все добытые ранее особи пойманы планктонной сетью или ловушками с приманкой.

Изотопный состав $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ (‰) животных, отловленных в оз. Байкал на глубинах более 100 м (литературные и оригинальные данные)

Образец	1	2	3	4	5	6
	Район и глубина сбора	Тип питания	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	Источник	
		Амфиподы				
<i>Mastoglossatorus branickii</i> (n = 1)	Чивыркуйский залив, глубина ~300 м	Фильтратор, хищник	8,3	-29,4	Оригинальные данные	
» (n = 86 для азота)	Средний и Северный Байкал, Чивыркуйский и Баргузинский заливы	То же	7,8 ± 1,0	-25,8 ± 0,8	[Yoshii et al., 1999]	
<i>Polyasanthisca calceolata</i> (n = 3)	Южный Байкал, мыс Бегул, глубина 1100 м	Некрофаг*	11,2 ± 0,4	-26,3 ± 2,0	Оригинальные данные	
» (n = 1)	Средний Байкал, мыс Ижмелей, глубина 1600 м	То же	11,6	-25,5	То же	
» (n = 1)	Чивыркуйский залив, глубина ~300 м	»	11,2	-26,3	»	
<i>Acanthogammarus grevinkii</i> (n = 1)	Селенгинское мелководье, глубина 200 м	Полифаг	11,6	-25,9	[Yoshii, 1999]	
» (n = 2)	Баргузинский залив, глубина 1150 м	То же	11,3 ± 0,8	-27,2 ± 0,1	Оригинальные данные	
<i>Acanthogammarus reichertii</i> (n = 1)	Север Селенгинского мелководья, глубина 100 м	»	10,8...11,9	-27,3...-27,23	[Yoshii, 1999]	
<i>Ommatogammarus albinus</i> (n = 1)	Байкал, район неизвестен, глубина 130 м	Некрофаг	12,8	-25,9	То же	
» (n = 3)	Средний Байкал, нефте-мегановый сип Горевой Утес, глубина 897 м	То же	13,1 ± 1,2	-26,6 ± 1,6	Оригинальные данные	
» (n = 3)	Южный Байкал, Маритуй, глубина 1232 м	»	11,9-14,3	-28,4...-25,4	То же	
» (n = 5)	Средний Байкал, мыс Ижмелей, глубина 1600 м	»	12,8 ± 0,8	-25,8 ± 0,3	То же	
» (n = 3)	Чивыркуйский залив, ~300 м	»	12,0...13,6	-25,8...-25,2	»	
<i>Rachyschysis bazikalovae</i> (n = 1)	Байкал, район неизвестен, глубина 200-250 м	Оофаг	13,1 ± 0,4	-25,4 ± 0,7	[Yoshii, 1999]	
<i>Abyssogammarus sarmatus</i> (n = 3)	Селенгинское мелководье, Кукуйская гряда, глубина 580 м	Полифаг	12,7...13,8	-26,7...-24,9	Оригинальные данные	
<i>Rapadargavia petersii</i> (n = 1)	Селенгинское мелководье, Кукуйская гряда, глубина 294 м	То же	12,8 ± 0,1	-25,3 ± 0,7	То же	
			12,7...12,9	-25,9...-24,6		
			11,7	-24,1		
			9,1 ± 0,3	-26,5 ± 0,3		
			8,8...9,4	-26,9...-26,3		
			7,4	-27,3		

»	(n = 1)	Байкал, район неизвестен, глубина 100 м	»	9,6	-27,9	[Yoshii, 1999]
<i>Rapallasea lagowskii</i>	(n = 1)	Средний Байкал, Турка, глубина 600 м	Полифаг	8,1	-29,2	Оригинальные данные
»	(n = 1)	Север Селенгинского мелководья, глубина 100 м	То же	10,4	-24,7	[Yoshii, 1999]
»	(n = 3)	Средний Байкал, нефте-метановый сип Горевой Утес, глубина 897 м	»	$8,5 \pm 0,2$	$-27,7 \pm 0,6$	Оригинальные данные
<i>Mastrogeliorus florigii</i>	(n = 1)	То же	»	$8,3-8,7$	$-28,3...-27,3$	
»	(n = 2)	Средний Байкал, нефте-метановый сип Горевой Утес, глубина 890 м	»	6,0	-42,3	То же
<i>Mastrogeliorus albivulus</i>	(n = 1)	То же	»	$6,1 \pm 0,2$	$-40,4 \pm 1,8$	»
<i>Eulimnodontomagus</i> sp. 1	(n = 1)	Южный Байкал, мыс Бегул, глубина 1100 м	?	$6,0...6,3$	$-42,3...-38,7$	
»				6,5	-37,9	
<i>E. sp. 2</i>	(n = 3)	Селенгинское мелководье, Кукуйская гряда, глубина 294 м	»	-1,0	-65,1	Оригинальные данные
Неидентифицированный (n = 4)		Селенгинское мелководье, Кукуйская гряда, глубина 294 м	»	$9,0 \pm 0,1$	$-27,6 \pm 0,3$	То же
Неидентифицированный (среднего размера) (n = 2)		Средний Байкал, мыс Ижмией, глубина 1600 м	?	$8,9...9,1$	$-27,9...-27,4$	
Неидентифицированный (мелкого размера) (n = 2)		Селенгинское мелководье, Кукуйская гряда, глубина 580 м	?	$12,1 \pm 1,7$	$-26,7 \pm 0,6$	»
		Селенгинское мелководье, Кукуйская гряда, глубина 294 м	?	$9,5...13,1$	$-27,5...-26,2$	»
				$9,3 \pm 0,7$	$-28,1 \pm 0,5$	»
				$8,8...9,4$	$-28,5...-27,8$	»
				$8,8 \pm 0,9$	$-27,4 \pm 0,3$	»
				$8,1...9,4$	$-27,6...-27,2$	»
<i>Rimacerahalus ateserta depigmentata</i>			Планарии			
(n = 1)		Южный Байкал, грязевый вулкан Маленький, глубина 1320 м	Хищник	14,5	-25,0	»
Неидентифицированный (n = 1)		Средний Байкал, нефте-метановый сип Горевой Утес, глубина 850 м	То же	12,5	-30,1	
»	(n = 3)	Северный Байкал, мыс Заворотный, глубина 529, 870 м	»	$15,2 \pm 1,1$	$-25,9 \pm 0,8$	»
»	(n = 1)	Баргузинский залив, глубина 1216 м	»	$14,5...16,4$	$-26,7...-25,2$	
»	(n = 1)	Средний Байкал, Турка, глубина 680 м	»	13,9	-23,5	»
»	(n = 1)	Академический хребет, глубина 444 м	»	14,0	-27,9	»
			»	13,3	-24,6	»
<i>Benedectia fragilis</i>	(n = 2)	Байкал, Чивыркуйский залив, глубина 248-205 м	Брюхоногие моллюски Полифаг, соскребатель	$9,8 \pm 0,0$	$-25,4 \pm 0,2$	»
				$9,8...9,7$	$-25,6...-25,2$	

1	2	3	4	5	6
<i>Venedictia maxima</i> (n = 2)	Байкал, Чивыркуйский залив, глубина 248–205 м	Депритофаг, соскребабель	10,1 ± 0,2 9,9...10,2	-25,7 ± 0,1 -25,8...-25,6	Оригинальные данные
<i>Abyssocottus korotneffi</i> (n = 1)	Байкал, Харауз-Красный Яр, глубина 745 м	Керчаковые рыбы Хищник	13,2	-26,3	[Yoshii, 1999]
<i>Batrachocottus baicalensis</i> (n = 2)	Южный Байкал, Лиственничное, глубина 120–200 м	То же	12,4 ± 0,1	-17,2 ± 0,5	То же
<i>Batrachocottus multiradiatus</i> (n = 4)	Байкал, Харауз-Красный Яр, глубина 120–700 м	»	15,0 ± 1,6	-23,8 ± 2,1	»
<i>Batrachocottus nikolskii</i> (n = 2)	То же	»	13,7 ± 0,2	-25,0 ± 0,1	»
<i>Cottinella boulangeri</i> (n = 1)	Байкал, Харауз-Красный Яр, глубина 700 м	»	13,9	-25,9	»
<i>Cottus kesslerii</i> (n = 1)	Байкал, Харауз-Красный Яр, глубина 120–200 м	»	11,2	-16,3	»

ленными на ГОА “МИР-2”. Полученных животных и образцы бактериальных матов отмывали от частиц донных отложений проточной водой. Для видовой идентификации образцы фиксировали 4%-м формальдегидом, для определения значений изотопного состава высушивали при температуре 60 °С. Высушенные навески имели массу >30 мг.

Высушенные образцы перетерты с помощью агатовой ступки и пестика и обезжирены смесью хлороформ/метанол. Изотопные анализы выполнены в Лаборатории стабильных изотопов (Дальневосточного геологического института ДВО РАН, Владивосток). Навески образцов ~0,5 мг отвечивали в оловянных капсулах и анализировали с использованием элементарного анализатора FlashEA-1112, соединенного через интерфейс ConFlo-III с изотопным масс-спектрометром MAT 253 (ThermoQuest, Франкфурт). Относительное содержание тяжелых изотопов ^{13}C и ^{15}N в образцах определяли в общепринятой форме как величины отклонений δ в промилле от соответствующего стандарта изотопного состава:

$$\delta X (\text{‰}) = [(R_{\text{образца}} - R_{\text{стандарта}}) / R_{\text{стандарта}}] \times 1000,$$

где X является ^{13}C или ^{15}N , а R – $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ или $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ соответственно.

Все перечисленные ниже значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ приведены в отношении к общепринятым международным стандартам изотопного состава карбоната PDB и атмосферного азота. Для калибровки использованы стандарты CH-6, NBS-22, N-1 и N-2 (Международное агентство по атомной энергии, Вена). Точность определения величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ составила $\pm 0,1 \text{ ‰}$.

Образцы коттоидных рыб из-за высокого содержания липидов и, соответственно, высоких значений C/N, повторно проанализированы на значения $\delta^{13}\text{C}$ после удаления липидов гексаном [Logan, Lutcavage, 2008]. Образцы брюхоногих моллюсков, в которых содержались остатки карбоната раковины, помещены в серебряные кубки, обработаны 1 М HCl и также повторно проанализированы на содержание изотопа углерода [Jaschinski et al., 2008]. Газы проанализированы в кернах, отобранных с помощью гравитационных труб.

Для определения доли углерода метана в тканях животных использовали двухресурсную смешанную модель [Fry, Sherr, 1984]:

$$Fm = (\delta_t - \delta_{\text{POC}}) / (\delta_m - \delta_{\text{POC}}) \cdot 100 \%,$$

где δ_t – значение изотопа углерода ($\delta^{13}\text{C}$) ткани животного, ‰; δ_{POC} – значение изотопа углерода взвешенного органического вещества, ‰; в данном случае мы использовали значение $\delta^{13}\text{C}$ $-25,0 \pm 1,3$ ‰ для животных озера, питающихся фитопланктоном [Yoshi et al., 1999]; δ_m – среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ микробных матов сипа СПб, равное $-69,7$ ‰ (см. табл. 1), при расчете Fm для органического вещества верхнего слоя осадка и пелагиобионта *Macrohectopus branickii* (Dybowsky) использовано среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ метана ($-61,7$ ‰), выделяемого в районе сипа СПб [Zemskaya et al., 2012]. Использование разных значений δ_m ($-69,7$ и $-61,7$ ‰) для расчетов объясняется тем, что в составе микробных матов, на которых обитают животные, присутствуют метаногены, деятельность которых ведет к облегчению изотопного состава углерода в сравнении с углеродом метана, выделяющегося из осадка [Zemskaya et al., 2012; 2015].

Расчет трофических позиций (TP) животных, потребляющих пищу из двух источников, проведен по формуле Д. М. Поста [Post, 2002]:

$$TP = \lambda + (\delta^{15}\text{N}_{\text{sc}} - [\delta^{15}\text{N}_{\text{base 1}} \times \alpha + \delta^{15}\text{N}_{\text{base 2}} \times (1 - \alpha)]) / \Delta_n,$$

где $\lambda = 1$ – базовый трофический уровень для первичных продуцентов (органический углерод планктона (POC) и микробные маты); $\delta^{15}\text{N}_{\text{sc}}$ – значение изотопа азота животного, ‰; $\delta^{15}\text{N}_{\text{base 1}}$ – среднее значение изотопа микробных матов, равное $2,0 \pm 0,5$ ‰; $\delta^{15}\text{N}_{\text{base 2}}$ – среднее $\delta^{15}\text{N}_{\text{POC}} = 3,8 \pm 0,4$ ‰ фитопланктона центральной котловины Байкала [Yoshi et al., 1999]; α – доля углерода метана в тканях животного (= Fm , в долях единицы); $\Delta_n = 3,4$ – фракционирование на одном трофическом уровне. “Трофическая позиция (TP) определяется как нецелое значение, представляющее собой энергетически взвешенное число трофического переноса энергии, ведущей к потребителю” [Vander Zanden, Rasmussen, 2001].

Для попарного сравнения значений изотопов углерода животных, принадлежащих одному трофическому уровню, использован тест Манна – Уитни, позволяющий сравни-

вать небольшие по объему выборки с ненормальным распределением. Статистически значимые различия ($p < 0,05$) в средних значениях изотопа углерода в тканях двух сравниваемых групп животных являются свидетельством использования разных пищевых ресурсов. Расчеты выполнены с помощью пакета программ STATISTICA-6 и Excel для Windows.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Описание биотопа и распределение макробеспозвоночных и рыб. Донный ландшафт озера в районе метанового сипа СПб представлен разноразмерными холмами с максимальной высотой 4–6 м. Они имели округлые вершины, у крупных холмов вершинная часть представляла собой длинный гребень. Холмы образованы газовыми гидратами, выходящими в некоторых местах на поверхность грунта. Из донных отложений двух из них во время взятия проб происходила пузырьковая разгрузка газа (рис. 1). Выделяющийся метан имел смешанное биогенно-термогенное происхождение с небольшой долей (0,23–0,33 %) этана [Zemskaya et al., 2012; Khlystov et al., 2013].

Верхние слои донных осадков толщиной от нескольких мм до 1 см неоднородны по цвету, преобладали светло-коричневые тона, характерные для окисленных отложений. В некоторых местах отмечены пятна черного цвета, характерные для восстановленных осадков. Верхний слой донных отложений, толщиной до 7 см представлен мелкодисперсными (<30 мкм) компонентами, состоящими главным образом из диатомовых илов. В осадке также присутствовали пластинки слюды с примесью мелкого кварцевого песка; в нескольких пробах осадка обнаружены нити серных бактерий. На холмах, обычно между пятнами окисленного и восстановленного грунта, находились желеобразные микробные маты, основу которых составляли метанотрофные бактерии, метаногенные археи и цианобактерии [Zemskaya et al., 2015]. Сходный состав микроорганизмов зарегистрирован в поверхностном слое осадков [Kadnikov et al., 2012]. Органическое вещество верхнего слоя донных осадков из этого района включало от 10,9 до 55,4 % углерода метана (см. табл. 1).

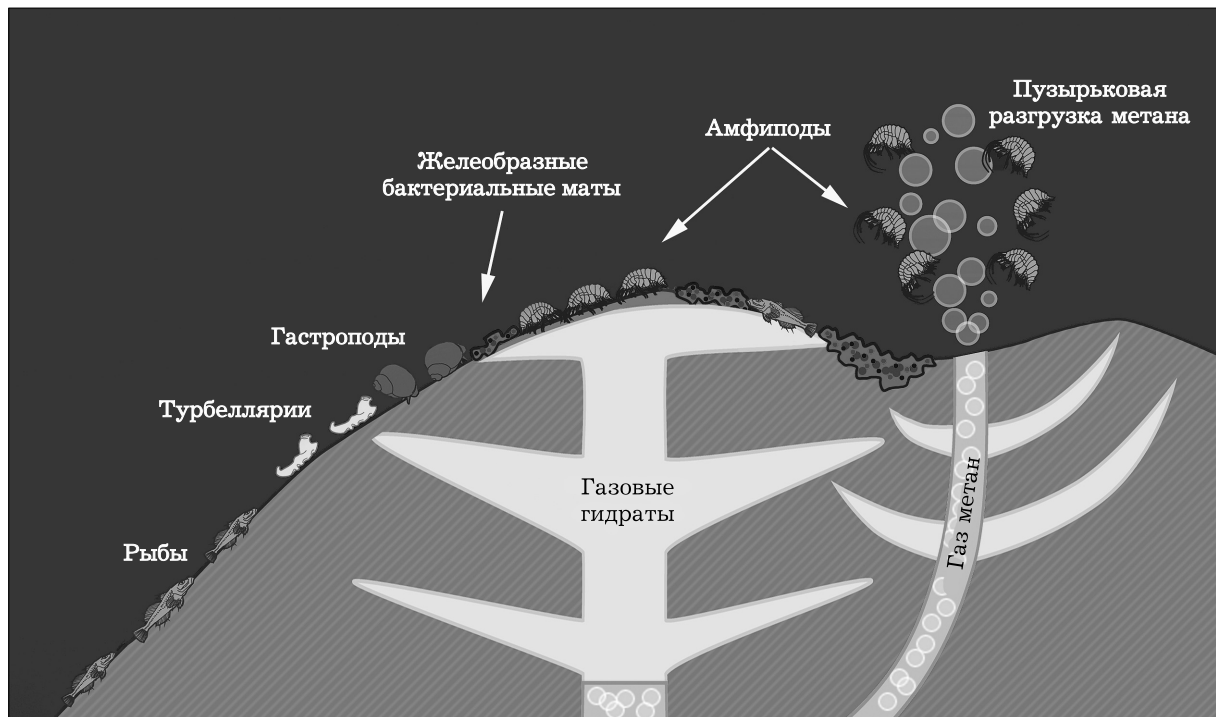


Рис. 1. Схема геоморфологического строения метанового сипа Санкт-Петербург и распределение на нем макробеспозвоночных и коттоидных рыб

В зоне микробных матов обнаружены особи нескольких видов бентосных амфипод (Crustacea: Amphipoda) и брюхоногие моллюски *Kobeltocochlea falsipumyla* Sitnikova (Ceanogastropoda: Benedictiidae). Среди макробеспозвоночных амфиподы доминировали по числу видов. Визуально различимые амфиподы распределены равномерно, их плотность составила около 100 экз/м². Амфиподы также отмечены на грунте, с небольшими отверстиями, из которых, вероятно, происходило излияние газосодержащих минерализованных флюидов. Бентопелагические амфиподы (*Polyacanthisca calceolata* Bazikalova) плавали повсеместно в придонном слое воды, их наибольшая концентрация зарегистрирована в местах пузырьковой разгрузки газа. Гастроподы присутствовали на грунте небольшими группами по 5–10 особей/м². На боковых склонах гребней холмов, часто в удалении от микробных матов, лежали крупные планарии (Turbellaria: Dendrocoelidae) из родов *Bdellocephala*, *Atria* и *Sorocelis*. Локализация коттоидных рыб на склонах неравномерна. Донные коттоидные рыбы находились неподвижно на поверхности илистых донных отложений и обнаженных газовых гидратов,

пелагические рыбы активно передвигались в придонном слое воды. На метановом сипе СПб обнаружены восемь видов коттоидных рыб, из них шесть видов демерсальные и два пелагические. Демерсальные виды представлены: *Neocottus werestschagini* (Taliev), *Abysocottus korotneffi* Berg, *A. gibbosus* Berg, *Cottinella bouleengeri* (Berg), *Asprocottus abyssalis* Taliev et Korjakov и *Batrachocottus nikolskii* (Berg); пелагические виды – *Comephorus baicalensis* (Pallas) и *Comephorus dybowski* Korotneff [Сиделева, Фиалков, 2014].

Значения изотопного состава углерода и азота и трофические позиции макробеспозвоночных и рыб метанового сипа СПб. В тканях исследованных животных значения стабильных изотопов углерода ($\delta^{13}\text{C}$) варьировали от $-25,2$ (амфипода *P. calceolata*) до $-64,8$ ‰ (гастроподы) и азота ($\delta^{15}\text{N}$) – от $5,3$ (одна особь *K. falsipumyla*) до $15,1$ ‰ (планарии рода *Sorocelis*) (см. табл. 1, рис. 2). Отрицательные значения $\delta^{15}\text{N}$ не выявлены.

По изотопному составу углерода животные подразделены на две группы: первая включает животных с утяжеленными значениями $\delta^{13}\text{C} > -40$ ‰. В нее объединены пелагические (*M. branickii*) и бентопелагические

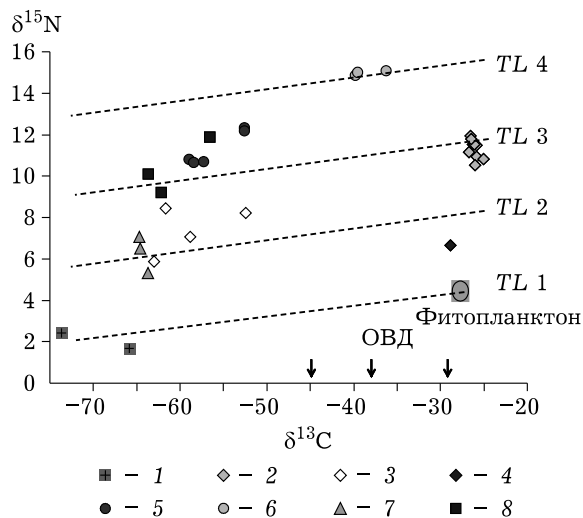


Рис. 2. Значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ и трофические уровни (TL) животных метанового сипа Санкт-Петербург. 1 – микробные маты, 2 – бентопелагические амфиподы, 3 – бентосные амфиподы, 4 – планктонные амфиподы, 5 – турбеллярии (*Bdellocephala*), 6 – турбеллярии (*Atria*, *Sorocelis*), 7 – гастроподы, 8 – коттоидные рыбы, ОВД – органическое вещество донного осадка в районе сипа

(*P. calceolata*) амфиподы ($\delta^{13}\text{C}$ $-29,0$ и $-26,8$ ‰ соответственно) и планарии родов *Atria* и *Sorocelis* ($\delta^{13}\text{C}$ $-36,3$ и $-39,9$ ‰ соответственно). Доля углерода метана составила 4,4 % у *P. calceolata*, 10 % у *M. branickii*, 25 % у *Atria* и 33 % у *Sorocelis* (см. табл. 1). Эти данные свидетельствуют, что в пище перечисленных животных доминировало фотосинтезированное органическое вещество. Животные этой группы занимают различные трофические позиции: пелагиобионт *M. branickii* – TP 1,9, бентопелагические амфиподы *P. calceolata* – TP 3,2, бентосные планарии родов *Sorocelis* и *Atria* – TP 4,4 и 4,5 соответственно (см. табл. 1), тем самым в этой группе присутствуют как первичные, так и вторичные консументы.

Вторая группа объединяет животных с облегченными значениями $\delta^{13}\text{C}$ < -50 ‰ и высокой долей углерода метана – 61,6–89 %. В нее объединены планарии (*Bdellocephala bathyalis* Timoshkin et Porfirieva), гастроподы (*K. falsipumyla*), бентосные (*Coniurus radoschkowskii* (Dybowsky) и *Echiuropsus* sp.) и нектобентические амфиподы (*Acanthogammarus grewingkii* (Dybowsky)), а также донные коттоидные рыбы (см. табл. 1). Получен-

ные расчеты (см. табл. 1) свидетельствуют, что пища этих животных более чем на 60 % включала органическое вещество, продуцируемое микроорганизмами в процессах метанотрофии и хемосинтеза. В этой группе животные также занимают различные трофические позиции: гастроподы *K. falsipumyla* – TP 2,2; зарывающиеся амфиподы *Echiuropsus* – TP 2,1, бентосный *Coniurus* – TP 2,4 и нектобентические амфиподы *A. grewingkii* – TP 2,8 (см. табл. 1). Первичные консументы гастроподы и зарывающиеся амфиподы статистически достоверно различаются по значениям $\delta^{13}\text{C}$ ($p < 0,05$), что свидетельствует о том, что при частичном перекрытии спектров их питания, состав пищевых объектов у этих беспозвоночных оказался различным. У вторичных консументов – планарий рода *Bdellocephala* (TP 3,4–3,8) и донных коттоидных рыб *N. werestschagini* (TP 3,0–3,3) и *A. korotneffi* (TP 3,8), значения $\delta^{13}\text{C}$ статистически достоверно различаются ($p < 0,05$). Таким образом, для всех животных этой группы состав пищи различался, несмотря на перекрытие спектров их жертв.

Облегченные значения изотопного состава углерода ($\delta^{13}\text{C}$ от -52 до $-64,8$ ‰), при положительных значениях $\delta^{15}\text{N}$ $> 5,9$ ‰ (см. табл. 1) свидетельствуют об отсутствии симбиотрофии у животных, ассоциированных с метановым сипом СПб.

Для большинства животных, населяющих другие глубоководные районы оз. Байкал, в том числе фоновые, характерны утяжеленные значения $\delta^{13}\text{C}$ (> -30 ‰) и $\delta^{15}\text{N}$ ($> 6,0$ ‰) (см. табл. 2).

Образ жизни и пищевые стратегии. Два исследованных вида амфипод (*P. calceolata*, *M. branickii*), усваивающих главным образом фотосинтезированный органический углерод, различаются пищевыми стратегиями. В трофической сети пелагиали Байкала *M. branickii* является фильтратором, потребляющим фитопланктон (первичный консумент), и хищником (консумент второго порядка), его жертвами служат планктонные рачки и, вероятно, личинки малой голомянки [Мельник и др., 1995]. Предыдущие исследования показали, что особи макрогектопуса, выловленные в средней и северной котловинах озера, независимо от занимаемой позиции в трофической

сети усваивали только фотосинтезированное органическое вещество ($\delta^{13}\text{C} -25,8 \pm 0,8 \text{ ‰}$) [Yoshii et al., 1999].

Экземпляр *M. branickii*, пойманный в акватории метанового сипа СПб, судя по трофической позиции (TP 1,9) и доли углерода метана ($Fm = 10,7 \%$) (см. табл. 1), фильтровал сестон с небольшим количеством метанотрофных бактерий. Это вполне вероятно, так как для водной толщи районов над метановыми сипами отмечено повышенное содержание метанотрофных бактерий и увеличенные концентрации метана [Захаренко и др., 2015]. Известно, что в подледный период в толще вод оз. Байкал происходит аккумуляция метана, что приводит к облегчению изотопного состава растворенного в воде неорганического углерода ($\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ до $-35,6 \text{ ‰}$) и органического углерода фитопланктона ($\delta^{13}\text{C}_{\text{POC}}$ до $-33,5 \text{ ‰}$) [Prokopenko, Williams, 2005]. Влияние метана на первичную продукцию и вовлечение его в пищевые сети пелагиали оз. Байкал еще предстоит выяснить.

Бентопелагических амфипод *P. calceolata* по функционально-морфологическим особенностям относят к жизненной форме бентопелагических стервятников, а по типу питания – к некрофагам [Тахтеев, 2000]. Этот вид попадает в ловушки с приманкой из мертвой рыбы, что свидетельствует о пищевой реакции особей *P. calceolata* на запах приманки. Облигатные некрофаги из рода *Ommatogammarus* имеют сходную с *P. calceolata* реакцию на приманку и попадают в ловушки в огромных количествах. Значения $\delta^{15}\text{N}$ у *Ommatogammarus albinus* (Dybowsky) составили $12,8 \text{ ‰}$ (TP 3,6) [Yoshii, 1999], т. е. близки к таковым *P. calceolata* (TP 3,2), отловленным в акватории сипа СПб (см. табл. 1). Экземпляры *P. calceolata*, пойманные нами у м. Бегул, где предположительно существуют выходы метана, а также в фоновых районах озера (Чивыркуйский залив, м. Ижимей), имели утяжеленные значения изотопного состава углерода (см. табл. 2), что свидетельствует об усвоении ими фотосинтезированной пищи, независимо от того, обитают они в зоне разгрузки метана или нет.

Нектобентические амфиподы *A. grewingkii* являются всеядными оппортунистами и питаются любыми доступными пищевыми объектами: детритом, беспозвоночными, падалью.

В годы массового развития планктонных диатомовых *A. grewingkii* собирает с поверхности грунта осевшие на дно водоросли [Мекханикова, 2010]. В отличие от особей *A. grewingkii*, обитающих на метановом сипе СПб и усваивающих на $\sim 60 \%$ органическое вещество, образованное в процессе метанотрофии (см. табл. 1), экземпляры из фоновых районов озера (Баргузинский залив, Селенгинское мелководье) потребляли пищу фотосинтезированного происхождения (см. табл. 2).

Бентосные амфиподы *C. radoschkowskii* и *Echiuropsus (Asprogammarus)* sp. отличаются образом жизни и составом пищи. В. В. Тахтеев [2000] относит *C. radoschkowskii* к группе панцирных пелофилов. Питание этого вида не изучено, но по аналогии с другими видами крупных байкальских амфипод, обитающих на поверхности грунта, мы предполагаем, что он имеет широкую трофическую нишу. Обитая на метановом сипе СПб, амфиподы данного вида до 76% усваивают углерод метана.

Мелкие амфиподы относятся к подроду *Asprogammarus* рода *Echiuropsus*. А. Я. Базикалова [1975] предполагала, что все виды этого подрода способны зарываться в грунт. В бентосных пробах сипа СПб обнаружены *Echiuropsus (Asprogammarus) pulchellus* (Dybowsky) и *E. (A.) pulchelliformis* (Bazikalova). Вероятно, использованные для изотопного анализа амфиподы, относятся к одному из этих видов. В кишечнике одной особи *E. (A.) pulchellus* из сипа СПб обнаружены тонкий детрит, планктонные диатомовые *Aulacoseira baicalensis* (Meyer) и *Cyclotella* sp. У обитающего на метановом сипе *Echiuropsus (Asprogammarus)* sp., пища состоит на 85% из органического вещества, продуцированного в процессе метанотрофии (см. табл. 1).

Другие, неопределенные до вида амфиподы, ткани которых также имели облегченный изотопный состав углерода ($\delta^{13}\text{C} -61,8 \text{ ‰}$) (см. табл. 1), предположительно относятся к *Poekilogammarus (Onychogammarus) megonychoides* Bazikalova, поскольку именно этот вид часто встречался в бентосных пробах района исследований. *P. (O.) megonychoides* является нектобентическим видом [Тахтеев, 1995]. Пищевой комок одного из экземпляров *P. (O.) megonychoides* из метанового сипа СПб состоял из тонкого детрита и планктонных

диатомовых водорослей (*Aulacoseira* sp.), однако доля усвоенного фотосинтезированного углерода составила менее 20 % (см. табл. 1).

Гастроподы рода *Kobeltocochlea* являются детритофагами, пасущимися на субстрате. Состав пищевого комка у гастропод, собранных на сипе СПб, включал детрит и планктонные диатомовые водоросли. Однако при анализе значений $\delta^{13}\text{C}$ ($-64,5 \pm 0,5 \text{ ‰}$) и доли углерода метана (Fm $87,4 \pm 1,3 \%$) (см. табл. 1), фотосинтезированное органическое вещество составило у *K. falsipumyla* незначительную долю (11–13 %) в пище данных гастропод.

В отличие от амфипод и гастропод, населяющих метановый сип СПб, животные этих групп из несиповых районов оз. Байкал усваивают планктонный детрит. Исключение составляют амфиподы рода *Eulimnogammarus*, отловленные нами у м. Бегул на глубине 1100 м (см. табл. 2), имеющие наиболее облегченные значения $\delta^{13}\text{C}$ ($-65,1 \text{ ‰}$) среди исследованных амфипод.

Сведения о составе пищи глубоководных планарий оз. Байкал немногочисленны. Н. А. Порфирьева [1977] предполагает, что на больших глубинах они занимают положение высших звеньев трофических цепей, используя в качестве объектов питания олигохет, амфипод и ослабленных рыб. Для некоторых видов байкальских планарий характерен каннибализм [О. А. Тимошкин, устное сообщение].

Планарии рода *Bdellocephala* на сипе СПб, судя по их трофической позиции и доле углерода метана (TP 3,4–3,6; Fm 61,7–76,1 %), питались гастроподами и бентосными амфиподами, пища которых на 60–87 % состояла из органического вещества, продуцированного в процессах метанотрофии и хемосинтеза. Планарии родов *Sorocelis* и *Atria*, занимающие более высокие трофические позиции (TP 4,4–4,5) (см. рис. 2) и усваивающие комбинированную пищу с доминированием фотосинтезированного органического вещества (Fm 25–33 %), имели, вероятно, несколько иной в сравнении с *Bdellocephala* состав жертв. Они могли поедать турбеллярий и коттоидных рыб, жертвами которых становились беспозвоночные, усваивающие на 60 % и более углерод метана (см. табл. 1), а также других животных, пища которых состояла главным

образом из фотосинтезированного органического вещества.

Планарии, собранные в фоновых районах глубоководной зоны оз. Байкал, а также в районе грязевого вулкана Маленький, на участках повышенного теплового потока у м. Заворотный и залежей газовых гидратов на Академическом хребте имели утяжеленные значения изотопного состава углерода ($\delta^{13}\text{C} > -23,5$ – $-27,9 \text{ ‰}$) (см. табл. 2). Эти данные свидетельствуют о том, что их жертвами оказались животные, усваивающие в основном фотосинтезированное органическое вещество.

Коттоидные рыбы являются плотоядными, основу их питания в Байкале составляют амфиподы, доля которых в пищевом комке достигает у абиссальных видов *A. korotneffi* и *N. werestschagini* 96,0 и 92,4 % соответственно [Сиделева, Механикова, 1990]. В питании этих видов рыб не обнаружено общих видов амфипод: *A. korotneffi* питается подвижными нектобентическими формами, а *N. werestschagini* использует в пищу мелкие зарывающиеся формы [Сиделева, Механикова, 1990]. Значения $\delta^{13}\text{C}$ шести видов коттоидных рыб, в том числе *A. korotneffi*, выловленных в глубоководной зоне оз. Байкал (см. табл. 2), изменяются в пределах от $-26,3$ до $-16,3 \text{ ‰}$, что свидетельствует о вовлечении в их трофические цепи углерода только фотосинтетического происхождения [Yoshii, 1999].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследованные макробеспозвоночные и рыбы, населяющие метановый сип Санкт-Петербург оз. Байкал, занимают различные трофические позиции смешанной хемо- и фотосинтетической сети. Животные питаются комбинированной пищей, включающей различную долю углерода метана от 2,7–33 % (у пелагических, бентопелагических амфипод и планарий рода *Bdellocephala*) до 60–89 % (у нектобентических и бентосных зарывающихся амфипод, демерсиальных гастропод, планарий родов *Atria* и *Sorocelis* и коттоидных рыб). Органическое вещество фотосинтетического происхождения попадает на дно в виде осевших компонентов фито- и зоопланк-

тона. Метан вовлекается в пищевые сети микроорганизмами, что прослеживается по всем цепочкам пищевой сети сипового биоценоза. Сообщество беспозвоночных и рыб, сопряженных с сипом СПБ, состоит из характерных для бентали озера животных, усваивающих вне зон разгрузок метана фотосинтезированное органическое вещество.

Авторы выражают благодарность командам НИС “Т. 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 группе компаний “Метрополь”. Авторы благодарны Е. Долид за помощь в изготовлении иллюстраций, а также признательны анонимному рецензенту за полезные советы. Работа выполнена в рамках бюджетной темы Лимнологического института СО РАН № 0345-2016-0007 и Госзадания Зоологического института РАН № 01201351186, а также при финансовой поддержке РФФИ, проекты № 13-04-01126, 15-29-02515 и 14-04-10010 p_Сибирь.

ЛИТЕРАТУРА

- Базикалова А. Я. К систематике байкальских амфипод. Роды *Carinogammarus* Stebbing, *Eucarinogammarus* Sowinsky, *Echiurops* (Sow.) и *Asprogammarus* gen. n. // Новое о фауне Байкала. Новосибирск: Наука, 1975. Ч. 1. С. 31–81.
- Верещагин Г. Ю. Байкал: научно-популярный очерк. М.: Изд-во географ. лит-ры, 1949. 226 с.
- 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.
- Захаренко А. С., Пименов Н. В., Иванов В. Г., Земская Т. И. Окисление метана в водной толще районов газо- и нефтепроявлений среднего и южного Байкала // Микробиология. 2015. Т. 84, № 1. С. 98–106 [Zakharenko A. S., Pimenov N. V., Ivanov V. G., Zemskaya T. I. Detection of methane in the water column at gas and oil seep sites in Central and Southern Lake Baikal // *Microbiologia*. 2015. Vol. 84, N 1. P. 98–106].
- Кузнецов А. П., Стрижов В. П., Кузин В. С., Фиалков В. А., Ястребов В. С. Новое в природе Байкала. Сообщество, основанное на бактериальном хемосинтезе // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1991. № 5. С. 766.
- Мельник Н. Г., Тимошкин О. А., Сиделева В. Г. Распределение *M. branickii* и некоторые особенности его экологии // Атлас и определитель пелагиобонтов Байкала с краткими очерками по экологии. Новосибирск: Наука, 1995. С. 511–522.
- Порфирьева Н. А. Планарии озера Байкал // Новосибирск: Наука, 1977. 208 с.
- Сиделева В. Г., Механикова И. В. Пищевая специализация и эволюция керчаковых рыб (Cottoidei) озера Байкал // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Экология и морфология рыб. 1990. Т. 222. С. 144–161.
- Сиделева В. Г., Фиалков В. А. Фауна коттоидных рыб (Cottoidei) в районе метанового сипа в абиссали озера Байкал // ДАН. 2014. Т. 459, № 5. С. 651–653.
- Тахтеев В. В. Очерки о бокоплавах озера Байкал (систематика, сравнительная экология, эволюция). Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та, 2000. 355 с.
- Fry B., Sherr A. B. $\delta^{13}\text{C}$ measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater systems // *Contrib. Mar. Sci.* 1984. Vol. 27. P. 13–46.
- 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 Lett.* 2010. Vol. 30, N 3–4. P. 399–409.
- Grupe B. M., Krach M. L., Pasulka A. L., Maloney J. M., Levin L. A., Frieder C. A. Methane seep ecosystem functions and services from a recently discovered southern California seep // *Marine Ecol.* 2015. Vol. 36. P. 91–108.
- Jaschinski S., Hansen T., Sommer U. Effects of acidification in multiple stable isotope analyses // *Limnol. Oceanogr. Methods*. 2008. Vol. 6. P. 12–15.
- Jones R. I., Grey J. Biogenic methane in freshwater food webs // *Freshwater Biol.* 2011. Vol. 56. P. 213–229.
- Kadnikov V. V., Mardanov A. V., Beletsky A. V., Shubenkova O. V., Pogodaeva T. V., Zemskaya T. I., Ravin N. V., Skryabin K. G. Microbial community structure in methane hydrate-bearing sediments of freshwater Lake Baikal // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2012. Vol. 79, N 2. P. 348–358.
- Kiyashko S. I., Narita T., Wada E. Contribution of methanotrophs to freshwater macroinvertebrates: evidence from stable isotope ratios // *Aquatic Microbial Ecol.* 2001. Vol. 24. P. 203–207.
- Khlystov O., De Batist M., Shoji H., Hachikubo A., Nishio S., Naudts L., Poort J., Khabuev A., Belousov O., Manakov A., Kalmychov G. Gas hydrate of Lake Baikal: Discovery and varieties // *J. Asian Earth Sci.* 2013. Vol. 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. Vol. 47, N 5. P. 1336–1345.
- Logan J. M., Lutcavage M. E. A comparison of carbon and nitrogen stable isotope ratios of fish tissues following lipid extractions with non-polar and traditional chloroform/methanol solvent systems // *Rapid Commun. Mass Specrom.* 2008. Vol. 22. P. 1081–1086.
- Mekhanikova I. V. Morphology of mandible and lateralia in six endemic amphipods (Amphipoda, Gammaridea) from Lake Baikal, in relation to feeding // *Crustaceana*. 2010. Vol. 83, N 7. P. 865–887.
- Post D. M. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions // *Ecology*. 2002. Vol. 83, N 3. P. 703–718.
- Prokopenko A. A., Williams D. F. Depleted methane-derived carbon in waters of Lake Baikal, Siberia // *Hydrobiologia*. 2005. Vol. 544. P. 279–288.
- Tachteev V.V. The gammarid genus *Poikilogammarus* Stebbing, 1899, in Lake Baikal, Siberia (Crustacea

- Amphipoda Gammaridea) // *Arthropoda Selecta*. 1995. Vol. 4, N 1. P. 7–64.
- Vander Zaden M. J., Rasmussen J. B. Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: Implications for aquatic food web studies // *Limnol. Oceanogr.* 2001. Vol. 46, N 8. P. 2061–2066.
- Yoshii K. Stable isotope analyses of benthic organisms in Lake Baikal // *Hydrobiologia*. 1999. Vol. 411. P. 145–159.
- Yoshii K., Melnik N. G., Timoshkin O. A., Bondarenko N. A., Anoshko P. N., Yoshioka T., Wada E. Stable isotope analyses of the pelagic food web in Lake Baikal // *Limnol. Oceanogr.* 1999. Vol. 44, N 3. P. 502–511.
- Zapata-Hernández G., Sellanes J., Thurber A. R., Levin L. A., Chazalon F., Linke P. New insights on the trophic ecology of bathyal communities from the methane seep area off Concepción, Chile (~36° S) // *Marine Ecol.* 2014. Vol. 35. P. 1–21.
- Zemskaya T. I., Sitnikova T. Ya., Kiyashko S. I., Kalmychkov G. V., Pogodaeva T. V., Mekhanikova I. V., Naumova T. V., Shubenkova O. V., Chernitsina S. M., Kotsar O. V., Chernyaev E. S., Khlystov O. M. Faunal communities at sites of gas- and oil-bearing fluids in Lake Baikal // *Geo-Marine Lett.* 2012. Vol. 32, N 5. P. 437–451.
- Zemskaya T. I., Lomakina A. V., Shubenkova O. V., Pogodaeva T. V., Morozov I. V., Chernitsina S. M., Sitnikova T. Ya., Khlystov O. M., Egorov A. V. Jelly-like microbial mats over subsurface fields of gas hydrates at the St. Petersburg methane seep (Central Baikal) // *Geomicrobiol. Journ.* 2015. Vol. 32, N 1. P. 89–100.

Trophic Relationships between Macroinvertebrate and Fish in St. Petersburg Methane Seep in the Abyssal Zone of Lake Baikal

T. Ya. SITNIKOVA¹, I. V. MEKHANIKOVA¹, V. G. SIDILEVA², S. I. KIYASHKO³,
T. V. NAUMOVA¹, T. I. ZEMSKAYA¹, O. M. KHLYSTOV¹

¹ *Limnological Institute, SB RAS*
664033, Irkutsk, Ulan-Batorskaya str., 3
E-mail: sit@lin.irk.ru

² *Zoological Institute, RAS*
199034, St. Petersburg, Universitetskaya emb., 1
E-mail: vsideleva@gmail.com

³ *A. V. Zhirmunsky Institute of Marine Biology,*
National Scientific Center of Marine Biology, FEB RAS
690041, Vladivostok, Palchevsky str., 17
E-mail: sekiyash@mail.ru

Trophic relationships were examined for macroinvertebrates and fish inhabiting St. Petersburg methane seep (central part of lake Baikal, ~1400 m depth). The analyses of the values of carbon and nitrogen stable isotopes showed that all animals associated with the seep were heterotrophs with different feeding strategies, symbiotrophs were absent. Seep animals consumed combined food with different portion of methane derived carbon ranged from 2.7 to 89 %. The average values of the $\delta^{13}\text{C}$ varied from -26.2 ‰ (in benthopelagic amphipods) to -64.5 ‰ (in gastropods). The trophic food web of the methane seep consisted of filter feeders (pelagic amphipods *TP* 1.9), detritophages (gastropods *TP* 2.2 and burrowing amphipods *TP* 2.1), polyphages (nectobenthic and benthopelagic amphipods *TP* 2.8–3.2), and predators (flat worms *TP* 3.6–4.2 and cottoid fish *TP* 3.0–3.8). Animals occupying the similar trophic positions differed significantly in the $\delta^{13}\text{C}$ values and utilized partly overlapping different food components.

Key words: methane seep, Lake Baikal, macroinvertebrates, cottoid fish, stable isotopes, trophic relationships.