

ЗООПЛАНКТОН,
ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН

УДК 595.132

ВИДОВОЙ СОСТАВ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ СВОБОДНОЖИВУЩИХ
НЕМАТОД (Nematoda) В РАЙОНЕ МЕТАНОВОГО СИПА
ПОСОЛЬСКАЯ БАНКА оз. БАЙКАЛ

© 2023 г. Т. В. Наумова^а, *, В. Г. Гагарин^б, Д. Ю. Щербаков^а, Т. Я. Ситникова^а

^аЛимнологический институт Сибирского отделения Российской академии наук, Иркутск, Россия

^бИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

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

Поступила в редакцию 25.11.2019 г.

После доработки 29.08.2022 г.

Принята к публикации 08.09.2022 г.

Метановый сип Посольская Банка (южный Байкал, глубины ~300–500 м) характеризуется слабой разгрузкой метана и глубоким залеганием газовых гидратов. Проанализированы видовой состав и распределение нематод из 44 проб мейзообентоса сиповых (“факел” и газогидратных) и фоновых станций. Выявлены 31 вид нематод из 12 родов, восьми семейств и шести отрядов; из них 94% встречены на фоновых станциях и/или в других районах озера. Соотношение байкальских эндемичных и сибирско-палеарктических видов достигало 6 : 1. Эндемичные виды родов *Paratrilobus* и *Tripyla* доминировали по частоте встречаемости и плотности поселения. Обсуждаются полученные сведения о гетерогенном распределении нематод, связях плотности их поселения с наличием в донных осадках нитей серных бактерий, копеподного детрита и железомарганцевых корочек, а также об обитании на сипе червей с разным типом питания.

Ключевые слова: нематодофауна, состав, плотность поселения, питание

DOI: 10.31857/S0320965223010126, **EDN:** KTEKPC

ВВЕДЕНИЕ

Холодные высачивания или сипы (cold seeps) — это участки дна, где происходит выброс природного газа-метана, других углеводородов, сероводорода и минерализованной воды из донных отложений в водную толщу. Метановые сипы сопряжены с тектоническими трещинами и залежами твердых газовых гидратов (Van Rensbergen et al., 2002; Klerkx et al., 2006). Сипы действуют в пульсационном режиме, исчезая и появляясь вновь рядом или на том же месте (Zeppilli et al., 2018). Такие геологические структуры обнаружены в морях и океанах, оз. Байкал является единственным озером на планете, в котором существуют холодные метановые сипы. В оз. Байкал зарегистрированы 54 газо-гидратоносные структуры, представленные 26 грязевыми вулканами, 18 гидратными курганами, 9 сипами и 1 покмарком (Khlystov et al., 2018). Один из газо-гидратоносных районов озера — Посольская банка, где выявлены многочисленные участки разгрузки метана (Granin et al., 2010).

В оз. Байкал разгрузка струйных и пузырьковых газовых флюидов даже на больших глубинах происходит в пресную кислородную среду (уро-

вень насыщения байкальской воды кислородом на глубине 1600 м достигает 10.0 мг/л (Khodzher et al., 2016)). Благодаря поступлению угле-, сероводородов и минерализованной воды (Pogodaeva et al., 2017), на дне формируются уникальные сообщества микроорганизмов и животных. Как правило, животные, обитающие на метановых сипах, усваивают органическое вещество из двух источников: хемосинтезированное свободноживущими метанотрофными и серными бактериями и фотосинтезированное, поступающее на дно из верхних слоев пелагиали (Levin, 2005; Zemskaya et al., 2012; Levin et al., 2016).

Изучение бентоса локальных биотопов, связанных с природными разгрузками нефти и газа в оз. Байкал, ведется ~10 лет (Zemskaya et al., 2012; Sitnikova et al., 2015, 2022; Ситникова и др., 2017). Между тем, известны только сведения о видовом составе и распределении нематод в районе естественных нефтяных проявлений (Naumova et al., 2012). До настоящего времени публикации о нахождении свободноживущих нематод в зонах метановых разгрузок на оз. Байкал были посвящены только описаниям новых видов, без анализа их экологии.

Свободноживущие нематоды — одна из самых удивительных групп беспозвоночных, населяющих оз. Байкал. Согласно современному обзору фауны, в оз. Байкал зарегистрировано 118 видов свободноживущих нематод из 32 родов, 16 семейств и 8 отрядов. Круглые черви населяют любые донные биотопы на всех типах грунтов и всех зонах глубин (от зоны заплеска до максимальных). С зоогеографической точки зрения фауна байкальских нематод имеет высокую степень эндемизма (72%).

Цель работы — исследовать видовой состав и распределение свободноживущих нематод, населяющих метановый сип Посольская Банка и сопредельные участки вне сипа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Характеристика района исследований. Посольская Банка — естественное подводное поднятие дна на границе между Южной и Центральной котловинами оз. Байкал. Поднятие представляет собой крупный односторонний горст, южная часть которого выше по отношению к северной. Геоморфологическая структура Посольской Банки имеет северо-восточное простирание и выражена в рельефе Южной котловины на ≥ 40 км. Вершина поднятия выходит на глубины 35–55 м от поверхности воды, у ее основания глубины достигают 800–900 м (Bezrukova, 2005). Первые геофизические сведения о возможной газонасочности осадков Посольской Банки получены в начале 1990-х годов (Hutchinson et al., 1992), немногим позднее (Кузьмин и др., 1998) в осадках обнаружены газовые гидраты (твердые отложения метана). В результате масштабных гидроакустических исследований в период с 2006 по 2013 гг. в районе южного склона Посольской Банки на глубинах от 35 до 713 м зарегистрировано, по меньшей мере, 98 точек разгрузки газа (факелы) различной интенсивности (Granin et al., 2010; Макаров, 2016). Кроме того, в 2009 г. на южном склоне банки на глубине 500 м обнаружены обширные залежи газовых гидратов, покрытые пятнами тонкого слоя бактериальных матов (Naudts et al., 2012; Khlystov et al., 2013).

Исследован сиповый участок в зоне глубин 300–500 м, площадью ~ 700 м², характеризующийся наличием одного факела со слабой пузырьковой разгрузкой метана (ст. 5, 13 и 14) и локализацией газовых гидратов в донных осадках глубже 70 см (ст. 1–4, 6–9, 11). Глубоководные контрольные (фоновые) станции 10 и 12 находились в той же зоне глубин, что и условно мелководные (ст. 15 и 16) — на глубинах 183 и 51 м соответственно. Залежи газовых гидратов на фоновых станциях полностью отсутствовали в четырехметровом слое донных осадков. Координаты и характеристика точек отбора проб даны в табл. S1.

Материалом для исследований послужили бентосные пробы, собранные за период 2010–2016 гг. с борта научно-исследовательского судна (НИС) “Г.Ю. Верещагин”. Образцы грунта подняты коробчатым грейфером (площадь захвата 0.08 м²), дночерпателем “Океан” (площадь захвата 0.25 м²) и бентосными трубками (площадь захвата 0.0034 м²). Количественные пробы отбирали из грейфера в трех–пяти повторностях с помощью трубочек диаметром 6.5 см и высотой 7.5–8 см. Промывка грунта через газ с диаметром ячеи 30 мкм и разбор мейобентоса по таксономическим группам проведены непосредственно после взятия проб в лаборатории научно-исследовательского судна. Найденных червей фиксировали 4%-ным формалином (Chertoprud et al., 2021). Определение и промеры нематод проводили с помощью микроскопа Olympus CX-21 на постоянных глицериновых препаратах, подкрашенных трипановым синим и окантованных бесцветным лаком. Всего проанализировано и определено ~ 730 экз. червей. Материалы хранятся в коллекции лаборатории биологии водных беспозвоночных Лимнологического института СО РАН (г. Иркутск). Поскольку для точной видовой идентификации нематод необходимы половозрелые самцы и самки, некоторые экземпляры идентифицированы до ранга рода из-за наличия в образцах только личиночных стадий или недостаточного количества материала.

Для сравнения видового состава нематод из разных участков построена диаграмма Венна с помощью пакета R-Statistica. Применен непараметрический анализ для небольших по объему выборок (корреляционный анализ Спирмена (Spearman) и тест Уилкоксона (Wilcoxon)) для выявления связей между плотностью поселения нематод и наличием разных компонентов донных осадков. Расчеты выполнены с помощью пакета программ Statistica 10.0 для Windows, при $p < 0.1$ связи и различия приняты за достоверно значимые.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Видовой состав. Всего в исследуемом районе оз. Байкал выявлены нематоды 45 видов, принадлежащих 16 родам, 10 семействам и семи отрядам. Из них шесть видов — типично абиссальные, пять видов — сублиторальные, 14 видов встречены в двух зонах глубин, 10 видов — эврибатные (табл. 1).

На метановом сипе Посольская Банка найден 31 вид нематод, из них семь видов обнаружены в зоне факела, другие — в зоне залежей газовых гидратов. Шесть видов были общими для этих двух сиповых участков. Виды нематод, специализированные к жизни только в области факела, не обнаружены. Нематоды *Eutobrillus obesus* и *Mononchus amplus* обнаружены только в зоне залежей

Таблица 1. Состав фауны нематод в районе подводного поднятия дна Посольская Банка

Таксон	Номера станций															
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10Ф	11	12Ф	13	14	15Ф	16Ф
Тип Nematoda Cobb 1932																
Класс Enoplea Inglis 1983																
Подкласс Triplonchia Hodda 2007																
Отряд Tripylida Siddiqi 1983																
Подотряд Tripylina Andr�ssy 1974																
Сем. Tripylidae De Man 1876																
<i>Tripyla posolskii</i> Gagarin et Naumova, 2016; э; а	+	+	–	+	–	+	+	+	+	–	–	+	–	–	–	–
<i>T. dybowskii</i> Tsalolikhin, 1976; с–п; супра, а	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	+	–	+	–
Сем. Tobrilidae Filipjev 1918 (de Coninck 1965)																
<i>Tobrilus longisetosus</i> Gagarin, Naumova, 2011; э; л, а	+	+	–	–	–	+	–	+	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>T. methanus</i> Gagarin et Naumova, 2016; э; субл, а	–	–	+	–	–	–	–	+	+	–	–	–	–	–	–	+
<i>T. macramphis</i> Tsalolikhin, 1977; э; субл, а	–	+	–	–	–	+	–	–	+	–	–	–	–	+	–	–
<i>T. securus</i> Gagarin et Naumova, 2011; э; супра, а	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>T. bekmanae</i> Tsalolikhin, 1975; э; эв	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	+	–
<i>T. sp.</i>	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Eutobrilus affectuosus</i> Shoshin, 1988; э; эв	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	+
<i>E. anguiculus</i> (Tsalolikhin, 1977); с–п; субл, а	–	–	–	–	–	+	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>E. assimulatus</i> Shoshin, 1988; э; л, а	–	–	–	+	–	+	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–
<i>E. ayaensis</i> Gagarin, Naumova, 2018; э; субл	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>E. obesus</i> Gagarin et Naumova, 2012; э; а	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>E. stefanskii</i> Gagarin et Naumova, 2018; э; субл, а	–	–	–	–	–	+	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>E. cf. fortis</i> (Tsalolikhin, 1972); э; эв	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–
<i>E. sp. 1</i>	–	–	+	–	+	–	–	+	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>E. sp. 2</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–
<i>Paratrilobus brevis</i> (Tsalolikhin, 1976) Tsalolikhin, 1981; э; эв	+	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–
<i>P. grandipapilloides</i> Mikoletzky, 1922; п; эв	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–
<i>P. granulatus</i> Gagarin, Naumova, 2011; э; а	+	+	+	+	–	+	+	+	+	+	+	+	+	+	–	–
<i>P. expugnator</i> (Tsalolikhin, 1976); э; эв	–	–	–	–	–	+	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>P. cf. ultimus</i> (Tsalolikhin, 1977); э; л, супра	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>P. aquaticus</i> Naumova, Gagarin, 2020; э; субл	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>Lamuania sp.</i> э; а	–	–	–	–	–	+	–	–	+	–	–	–	–	+	–	–
Подкласс Enoplia Pearse 1942																
Отряд Alaimida Siddiqi, 1983																
Подотряд Alaimina Clark 1961																
Сем. Alaimidae Micoletzky, 1922																
<i>Paramphidelus paludicola</i> Gagarin, 1991; п (т); супра, а	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>P. sp.</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
Класс Dorylaimea Hodda 2007																
Подкласс Bathyodontia Hodda 2007																
Отряд Mononchida Jairajpuri 1969																
Подотряд Mononchina Kirjanova & Krall 1969																
Сем. Mononchidae Filipjev 1934 (Chitwood 1937)																
<i>Mononchus amplus</i> Gagarin et Naumova, 2017; э; а	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>M. caudatus</i> Gagarin et Naumova, 2017; э; субл	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>M. sp.</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–

Таблица 1. Окончание

Таксон	Номера станций															
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10Ф	11	12Ф	13	14	15Ф	16Ф
<i>Paramononchus rarus</i> Gagarin et Naumova, 2018; э; субл	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>P. baikalensis</i> Gagarin et Naumova, 2010; э; эв	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
Класс Dorylaimea Hodda 2007																
Подкласс Dorylaimia Inglis 1983																
Отряд Dorylaimida Pearse 1942																
Подотряд Dorylaimina Chitwood 1933																
Сем. Aporcelaimidae Heyns 1965																
<i>Aporcelaimellus</i> cf. <i>obtusicaudatus</i> (Bastian, 1865) Altherr, 1968; к; субл	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Сем. Dorylaimidae De Man 1876																
<i>Paradorylaimus securus</i> Gagarin et Naumova, 2018; э; а, субл.	—	—	—	—	+	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+
<i>Prodorylaimus</i> sp. 1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Mesodorylaimus</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Класс Chromadorea Inglis 1983																
Подкласс Chromadoria Adamson 1987																
Отряд Chromadorida Chitwood 1933																
Подотряд Chromadorina Filipjev 1929																
Сем. Ethmolaimidae Lorenzen 1981																
<i>Ethmolaimus pratensis</i> de Man, 1880; к; эв	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	+
<i>E. revaliensis</i> (Schneider, 1906) Steiner, 1913; п; л, а	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
Подкласс Plectia Hodda 2007																
Отряд Monhysterida Filipjev 1929																
Подотряд Monhysterina De Coninck & Schuurmans Stekhoven, 1933																
Сем. Monhysteridae De Man, 1876																
<i>Eumonhystera</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Сем. Xyalidae Chitwood 1951 (Lorenzen 1977)																
<i>Hofmaenneria sitnikovae</i> Gagarin, Naumova, 2010; э; субл, а	—	+	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>H. longispiculata</i> Gagarin, Naumova, 2010; э; эв	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>H. obesa</i> Gagarin, Naumova, 2010; э; супра, а	—	+	—	—	—	+	—	+	+	+	+	—	—	—	+	—
<i>H.</i> sp.	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Отряд Leptolaimida Hodda 2007																
Подотряд Leptolaimina Lorenzen 1981																
Сем. Ohridiidae Lorenzen 1981																
<i>Domorganus acutus</i> (Tsalolikhin, 1977) Lorenzen, 1981; э; эв	—	+	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>D. gigas</i> Gagarin et Naumova, 2015; э; л, а	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>D.</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
Число видов на станции	4	8	3	3	3	16	2	12	13	8	5	2	3	4	11	10

Примечание. Классификация высших таксонов дана по (Hodda, 2011). Ф — фоновые станции, к — космополит, п — палеаркт, п (т) — точечные находки в Палеарктике, с-п — ареал — Сибирская подобласть Палеарктики, э — эндемик; а — абиссальный, супра — супраабиссальный, субл — сублиторальный, л — литоральный, эв — эврибатный; “+” — вид присутствует в пробе, “—” — отсутствует.

гидратов. Одиннадцать из 31 вида зарегистрированы также на фоновых участках. Девятнадцать видов, детектированные в зоне залежей гидратов

и не найденные на фоновых участках, выявлены ранее в других районах озера. На фоновых глубоководных станциях встречено восемь видов, на

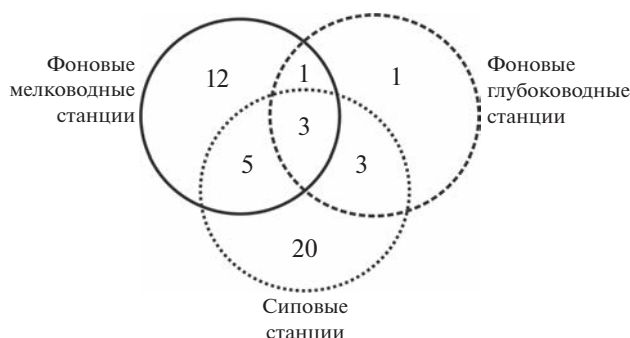


Рис. 1. Диаграмма Венна, показывающая количество видов нематод, детектированных на сиповых (“факел” и газогидратные) и фоновых станциях, и общее число видов при попарном сравнении этих участков.

мелководных фоновых станциях — 16 видов, 12 из них не встречены на других участках Посольской Банки (рис. 1).

По частоте встречаемости в исследуемом районе доминировал *Paratrilobus granulosus*, отмеченный в $\geq 80\%$ проб (вид типично абиссальный, известный из глубин 298–900 м). *Tripyla posolskii* найдена в $\sim 50\%$ проб, *Hofmaenneria obesa* — в 40%, *Tobrilus longisetosus* — в 30%, *Hofmaenneria sitnikovae* и *Paradorylaimus securus* — в 24% проб. Все эти виды — эндемики озера.

Один сибирско-палеарктический вид *Tripyla dybowskii*, ранее считавшийся эндемиком, найден и в зоне факела, и на вершине подводной возвышенности (фоновая мелководная ст. 16, глубина 51 м).

Кроме байкальских эндемиков, на всех станциях обнаружены космополитно-сибирско-палеарктические виды. Доля последних достигала 16% в зоне залегания газовых гидратов и 25% — на мелководных фоновых станциях. В зоне “факела” и глубоководных фоновых станциях доля эндемиков была одинаковой ($\sim 86\%$). Впервые на глубине 500 м в зоне залегания газовых гидратов обнаружен космополитный вид *Ethmolaimus pratensis*, отмеченный также на глубине 51 м (ст. 16). Кроме этого вида, на сиповых станциях зарегистрированы еще три сибирско-палеарктических вида, не встреченные на мелководных станциях (табл. 1).

Плотность поселения нематод. Плотность поселения нематод в зоне “факела” была небольшой (1542 ± 832 экз./м²) и варьировала от 305 до 2500 экз./м². В фоновых глубоководных станциях плотность поселения нематод (1679 ± 359 экз./м²) была сходна с зоной “факела”. На газогидратных станциях средняя плотность поселения нематод в 1.5 раза превышала таковую на фоновых глубоководных станциях, но существенное варьирование

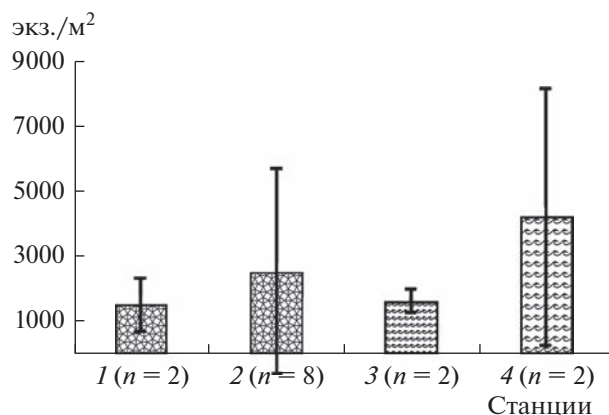


Рис. 2. Распределение средней плотности поселения нематод на сиповых и фоновых станциях. 1 — “факел”, 2 — зона залегания газогидратов, 3 — фоновые глубоководные и 4 — фоновые мелководные.

значений (585–10 126 экз./м²) полностью сглаживало эту разницу (рис. 2).

На мелководном фоновом участке (ст. 16, глубина 51 м) средняя плотность нематод достигала 7020 ± 3896 экз./м². Грунт на этой станции существенно отличался от такового сиповых и фоновых станций — был представлен желтым мелким и крупным слегка заиленным песком, в котором присутствовали железомарганцевые корочки, но отсутствовали нити серных бактерий и копеподный детрит. Доминировали особи рода *Eutobrilus*, их доля достигала 17%, субдоминировали *Paratrilobus* и *Tobrilus* (по 10%).

Донные отложения на фоновых и сиповых станциях, включая участки пузырьковой разгрузки метана, были представлены алевроитовыми илами и глинами. Верхний 10-сантиметровый слой алевроитовых илов был неоднородным, толщина окисленного слоя варьировала. По нахождению/отсутствию в осадке нитей серных бактерий, копеподного детрита и железомарганцевых корочек выделено шесть основных биотопов. В осадке на всех биотопах присутствовал диатомовый детрит в виде нитей *Aulocoseira* и/или клеток *Fragilaria*.

Характеристика биотопов и распределение нематод. Биотоп 1. Верхний окисленный слой был прерывистый, его толщина варьировала от 1 до 50 мм, нити серных бактерий, копеподный детрит и железомарганцевые корочки отсутствовали. Биотоп характерен для ст. 3 (сип — газ-гидрат), 5 и 13 (сип — “факел”) и 15 (фоновая). Проведено сравнение нематод на ст. 13 и ст. 15, где взято по четыре пробы. Плотность поселения нематод на “факеле” (ст. 13) была крайне неоднородной ($C_v \sim 90\%$) — 992 ± 1179 экз./м² (305–2747 экз./м²), на фоновой ст. 15 значения были сходного порядка — 1450 ± 677 экз./м² (916–2442 экз./м²), но с

меньшим коэффициентом вариации ($C_v \sim 30\%$) и большим числом детектированных видов (11 против трех). На ст. 13 (“факел”) доминировали представители родов *Tripyla* и *Paratrilobus* (с долей по 40%), на фоновой ст. 15 — рода *Paratrilobus* (28%), субдоминировали виды *Tobrilus* (15%).

Биотоп 2. Толщина окисленного слоя изменялась от 5 до 15 мм, присутствовали нити серных бактерий, отсутствовали копеподный детрит и железомарганцевые корочки. Этот биотоп выявлен на двух газогидратных станциях (ст. 1 и 6) и в зоне “факела” (ст. 14). Плотность поселения на газогидратных станциях варьировала от 585 до 3313 экз./м², в зоне “факела” она достигала 25000 экз./м² (Доп. мат. табл. S1). Количество видов здесь было одинаковым (по четыре) на ст. 1 и ст. 14 и существенно меньше, чем на ст. 6 — 16 видов, (шесть из них рода *Eutobrilus*). В этом биотопе на каждой из трех станций доминировали нематоды рода *Paratrilobus* (80, 69 и 55% соответственно).

Биотоп 3. Толщина окисленного слоя 5–10 мм, присутствовали нити серных бактерий и копеподный детрит, отсутствовали железомарганцевые корочки, этот биотоп находился на газогидратном участке сипа (ст. 4, 7 и 8). Плотность поселения изменялась от 876 до 10126 экз./м², наибольшие значения зарегистрированы на ст. 8, здесь доминировали черви рода *Tripyla* (56%) и субдоминировали два вида рода *Tobrilus* (17%), доля червей рода *Paratrilobus* была 16%. На этой станции зарегистрировано 12 видов нематод и выявлена самая высокая плотность поселения хищников рода *Hofmaenneria* (709 экз./м²).

Каждый из трех других биотопов (4–6) находился только на одной станции.

Биотоп 4. Толщина окисленного слоя варьировала от 1 до 10 мм, присутствовал копеподный детрит, отсутствовали нити серных бактерий и железомарганцевые корочки (ст. 12, фоновая). Плотность поселения нематод была 1425 экз./м², обнаружены четыре вида, доминировали черви рода *Paratrilobus* (до 67%).

Биотоп 5. Толщина окисленного слоя 10 мм, присутствовали нити серных бактерий и железомарганцевые корочки, отсутствовал копеподный детрит (ст. 10, фоновая). Плотность поселения достигала 1993 экз./м², обнаружено восемь видов, доминировали представители рода *Paratrilobus* (45%).

Биотоп 6. Толщина окисленного слоя 5 мм, в осадке присутствовали нити серных бактерий, копеподный детрит, а также железомарганцевые корочки (ст. 11 газогидратная), плотность поселения нематод — 3155 экз./м², найдены пять видов, доминировал род *Paratrilobus* (75%).

Несмотря на тотальное доминирование нематод рода *Paratrilobus*, минимальная плотность по-

селения (0–439 экз./м²) этих червей выявлена только на биотопе 1, где в донном осадке отсутствовали нити серных бактерий, копеподный детрит и железомарганцевые корочки. Максимальное значение (2366 экз./м²) зарегистрировано в осадке, в котором все эти компоненты присутствовали (биотоп 6). Использование коэффициента корреляции Спирмена показало, что плотность поселения *Paratrilobus* статистически достоверно зависит от наличия в осадке нитей серных бактерий ($SP = 0.60, p < 0.1$) и копеподного детрита ($SP = 0.50, p < 0.1$). Согласно критерию Уилкоксона, средняя плотность поселения нематод этого рода (исключая нулевые значения из выборок) достоверно выше на станциях с копеподным детритом ($p = 0.046$) и менее значима на грунте с нитями серных бактерий ($p = 0.1$) (рис. 3а, 3б).

Плотность поселения червей другого доминирующего рода *Tripyla* статистически достоверно выше на осадке, содержащем копеподный детрит ($p = 0.04$), при этом корреляция была статистически достоверной ($SP = 0.58, p < 0.1$) (рис. 3в).

Только плотность поселения представителей рода *Eutobrilus* коррелировала с присутствием в осадке железомарганцевых корочек ($SP = 0.67, p < 0.1$), но повышенные значения на железомарганцевых корочках оказались не достоверными по критерию Уилкоксона ($p = 0.28$) (рис. 3г). Другие связи между плотностью поселения нематод и рассмотренными факторами среды не выявлены.

Типы питания. На всем участке исследований детектированы нематоды с различным типом питания: бактерио-детритоядные представлены пятью родами, всеядные — восемью, хищники — четырьмя родами. На всех биотопах присутствовали черви каждой из трофических групп (рис. 4), доминировали всеядные *Paratrilobus*, *Tobrilus* и *Eutobrilus*, а также бактерио-детритоядные *Tripyla*. Из хищников на сиповых и глубоководных станциях по плотности поселения преобладал род *Hofmaenneria*, на мелководной контрольной ст. 16 — хищники рода *Paramononchus*.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Видовой состав. Видовой состав нематодофауны оз. Байкал включает в настоящее время >120 видов. Из обнаруженных на метановом сипе Посольская Банка, 81% видов населяют другие районы озера, и только пять видов нематод (*Mononchus amplus*, *Eutobrilus obesus*, *Paratrilobus granulosus*, *Tobrilus longisetosus* и *Hofmaenneria longispiculata*) можно считать сиповыми специалистами. Первые два из перечисленных видов обнаружены пока только на метановом сипе Посольская Банка, три последних найдены также на нефте-метановом сипе Горевой Утес (средняя котловина озера) (Naumova et al., 2012). Возможно, у этих видов

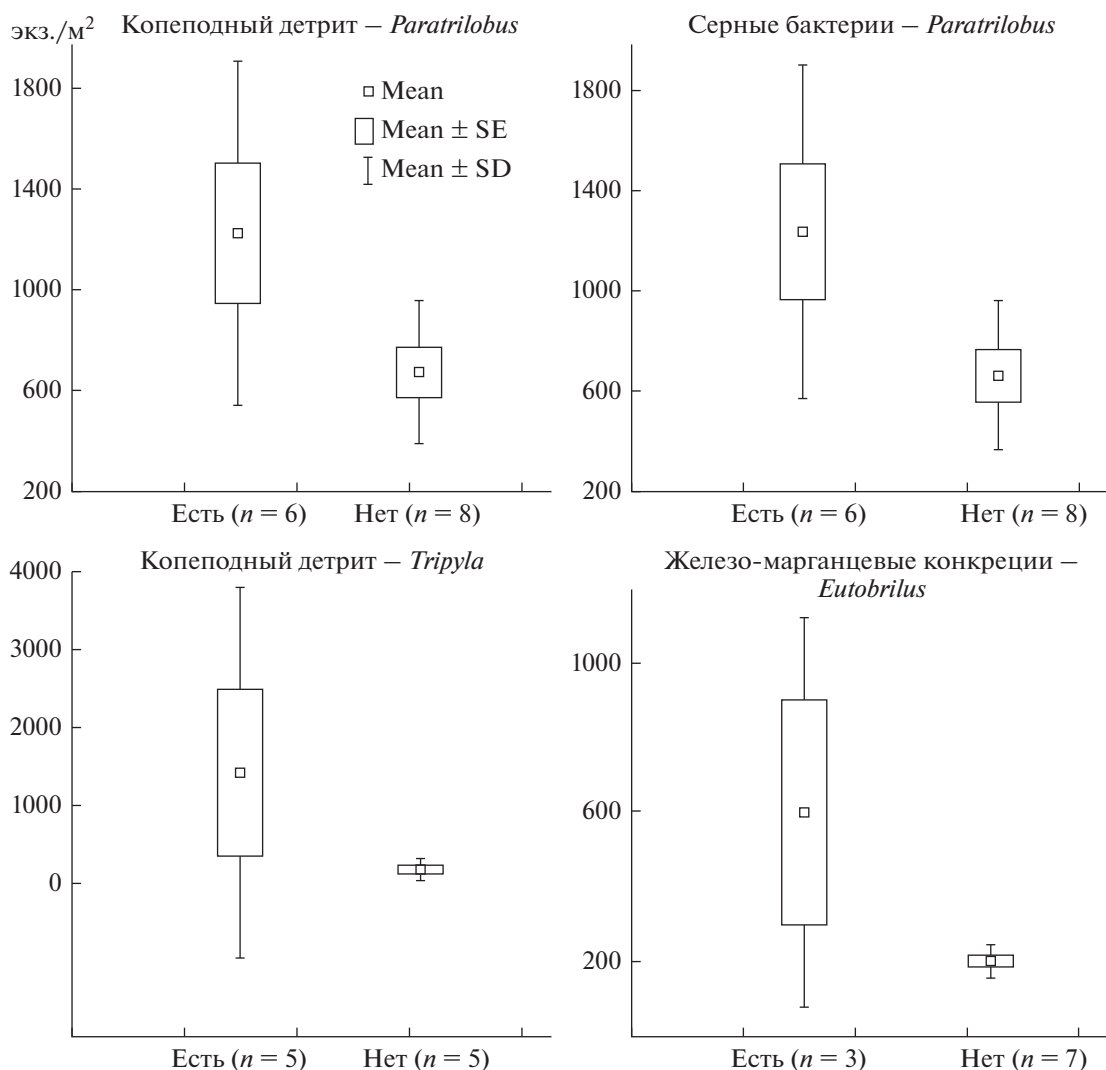


Рис. 3. Бокс-плоты плотности поселения нематод родов *Paratrilobus*, *Tripyla* и *Eutobrilus* на донных осадках с наличием (Есть) и отсутствием (Нет) нитей серных бактерий, копеподного детрита и железомарганцевых корочек.

есть набор приспособлений к обитанию в таких специфических условиях. Например, для вида *Paratrilobus granulatus*, доминирующего на обоих сипах, характерно наличие кристаллов, плотно заполняющих всю полость тела червя, но физиологическая роль кристаллов пока не ясна.

Преобладание в сиповой нематодофауне Посольской Банки неспецифичных для сипа видов не уникально, аналогичные сведения получены и для нефте-метанового сипа Горевой Утес, где доля байкальских эндемичных и сибирско-палеарктических видов достигала 77%. Всего для нефтяного сипа Горевой Утес и метанового сипа Посольской Банки выявлено 11 общих видов, из них, не считая выше перечисленных, три — байкальские эндемики (*Hofmaenneria obesa*, *Paratrilobus expugnator* и *Paramononchus baikalensis*) и четыре вида — сибирско-палеарктические или космопо-

литы (*Tripyla dybowskii*, *Paratrilobus grandipapilloides*, *Paramphidelus paludicola* и *Ethmolaimus revaliensis*). Нахождение сибирско-палеарктических видов в глубоководной зоне метанового сипа Посольская банка (~300–500 м) и нефте-метанового сипа Горевой Утес (~900 м), вероятно, свидетельствует о высокой экологической толерантности этих видов. На фоновых мелководных станциях обоих сипов доля сибирско-палеарктических видов >25%, с глубиной количество эндемичных видов уменьшается, однако их доля на метановых сипах остается высокой (до 14–16%). Следует отметить, что для обоих сипов максимальная глубина обитания сибирско-байкальского *Tripyla dybowskii* достигает 1400 м. Лишь палеарктический вид *Prodorylaimus longicaudatoides* Alther, 1968, найденный на глубинах от 44 до 1520 м

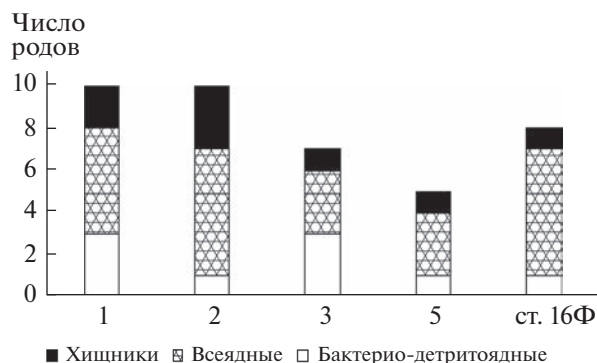


Рис. 4. Соотношения родов бактерио-детритоядных, всеядных и хищных нематод на основных биотопах 1–3, 5 и ст. 16Ф (4 и 6 исключены из-за малых выборок).

(Шошин, Цалолихин, 2001), превосходит по ширине батиметрического ареала *Tripyla dybowskii*.

Отсутствие различий в видовом составе сиповой фауны нематод между зонами “факела” и залежами газовых гидратов объяснимо двумя причинами — малым количеством проб и тем, что верхний слой донных осадков на исследованном участке сипа не был нарушен редкими пузырьками газа-метана.

Плотность поселения. На видеоматериалах дна метанового сипа Посольская Банка, полученных с помощью глубоководных обитаемых аппаратов “Мир”, редкие и небольшие пузырьки метана существенно не нарушали целостность верхнего окисленного слоя донных осадков (Sitnikova et al., 2022). Этим фактом, а также присутствием вне сипа нитей серных бактерий в осадке объясняется отсутствие различий в плотности поселения нематод между сиповыми участками (“факел” и газогидрат), а также глубоководными фоновыми станциями. Биотоп 5 (фоновая ст. 10) при отсутствии видимых выделений метана по наличию нитей серных бактерий сходен с сиповыми станциями, что, вероятно, связано с поступлением диффузного метана по горизонтальным слоям донных осадков (Naudts et al., 2012), а также поступлением сероводородных флюидов (Kalmuchkov et al., 2017).

Выявленное неравномерное распределение плотности поселения нематод на метановом сипе Посольская Банка не уникально, гетерогенность распределения численности мейозообентоса отмечена для большинства морских сипов (Bernardino et al., 2012; Sergeeva, Gulin, 2007; Ritt et al., 2011 и др.). Но на сипах оз. Байкал не зарегистрирована плотность поселения нематод, превышающая 11 000 экз./см², как на бактериальных матах метанового сипа у берегов Норвегии (Van Gaever et al., 2009). Гетерогенное распределение беспозвоночных на сипах объясняют неоднородностью топографии дна и донных осадков (Zeppilli et al., 2011).

По наличию в донных осадках сипа нитей серных бактерий, копеподного детрита и железомарганцевых корочек донные осадки метанового сипа Посольская Банка также неоднородны, выделенные на сипе биотопы частично совпадают с биотопами фоновых станций, а также некоторых сипов оз. Байкал. Отмечена сходная плотность поселения нематод на сипах. Так, на метановом сипе Санкт-Петербург (глубина 1396–1464 м) плотность поселения нематод варьировала от 260–764 экз./м² на участках дна со слоем окисленного ила и диатомовыми скоплениями детрита до 2278–31 552 экз./м² на участках, покрытых бактериальными матами. В районе Грязевого вулкана Маленький (глубина 1357–1368 м) плотность поселения нематод зарегистрирована в пределах 1414–3030 экз./м² (Zemskaya et al., 2012). На нефте-метановом сипе Горевой Утес плотность поселения нематод была максимальной (5417 экз./м²) на грунте с пятнами нефти и кусками битума (Naumova et al., 2012). На низкотемпературном гидротермальном венте Фролиха (глубина 404–473 м) численность нематод изменялась от 1300 до 116 109 экз./м², максимальные значения приходились на бактериальные маты (Zemskaya et al., 2012). Сходные значения (>130 тыс. экз./м²) зарегистрированы на одной станции сипа Посольская Банка, характеризующейся приповерхностным залеганием газовых гидратов (Sitnikova et al., 2022).

Наибольшие значения плотности поселения нематод до 3155 экз./м² зарегистрированы нами на биотопах с наличием в донных осадках нитей серных бактерий и копеподного детрита.

Трофика нематод. Выявленная статистически достоверная связь между плотностью поселения доминирующих групп нематод *Paratrilobus* и *Tripyla* свидетельствует о включении бактерий и копеподного детрита в пищу нематод наряду с диатомовым детритом, присутствовавшим в осадке всех станций. Молекулярно-филогенетический анализ показал, что микробиом нематод рода *Paratrilobus* населяющих метановый сип Посольская Банка, включал, главным образом бактерий, обнаруженных в донных осадках сипа и/или других участков оз. Байкал, в том числе в его водной толще, и участвующих в деградации различных органических компонентов; внутриклеточные симбионты не обнаружены (Chernitsyna et al., 2021). Среди бактерий, общих для микробиомов нематод Посольской Банки и нефте-метанового сипа Горевой Утес, выявлены представители *Actinobacter*, *Deinococcus-Thermis*, *Sphingomonas*. Микробиом нематод Посольской Банки включал также фототрофных нитроген-фиксаторов (*Rhodospseudomonas*) и бактерий рода *Variovorax*, ассоциированных с серными бактериями. Всего в микробиоме нематод детектированы бактерии семи фи-

лумов (Chernitsyna et al., 2016, 2021). Эти данные свидетельствуют о широком спектре питания всеядных нематод.

Наличие богатых пищевых ресурсов на сипе Посольская Банка, в том числе бактерий, специфичных только для метановых сипов, вероятно, способствовало обитанию нематод различных трофических уровней — бактерио-детритоядных, всеядных и хищных.

Выводы. Метановый сип Посольская Банка населен на 81% байкальскими эндемичными и сибирско-палеарктическими видами нематод, известными из других районов оз. Байкал, лишь пять видов отнесены к сиповым специалистам. Слабая пузырьковая разгрузка метана, не нарушающая целостность верхнего слоя грунта, и глубокое залегание газовых гидратов не влияют на плотность поселения нематод. Гетерогенное распределение нематод связано с неоднородностью состава донных осадков — наличием нитей серных бактерий, копеподного детрита и железомарганцевых корочек. Плотность поселения доминирующих групп нематод зависит от пищевых объектов, разнообразие которых приводит к сосуществованию червей с различным типом питания.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны команде НИС “Г.Ю. Верещагин” за помощь при отборе проб, а также рецензенту за ценные замечания к рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках госбюджетных тем РАН 121032300180-7, 121032300223-1 и 121051100109-1.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ МАТЕРИАЛ

Дополнительный материал (Доп. мат. табл. S1) публикуется только в электронном формате на сайтах <https://link.springer.com> и <https://www.elibrary.ru>.

Табл. S1. Характеристика точек отбора проб в районе поднятия дна Посольская банка и плотность поселения нематод (экз./м²).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кузьмин М.И., Калмычков Г.В., Гелетий В.Ф. 1998. Первая находка газогидратов в осадочной толще озера Байкал // ДАН. Т. 362. № 4. С. 541.
- Макаров М.М. 2016. Пузырьковые выходы метана из донных отложений озера Байкал: географические исследования: Дис. ... канд. геогр. наук: 25.00.28. Иркутск. 116 с.
- Ситникова Т.Я., Сиделева В.Г., Кияшко С.И. и др. 2017. Сравнительный анализ сообществ макробеспозвоночных и рыб, ассоциированных с метановым и нефте-метановым сипами в абиссали оз. Байкал // Успехи соврем. биологии. Т. 137. № 4. С. 373. <https://doi.org/10.7868/S0042132417040056>
- Шошин А.В., Цалолыхин С.Я. 2001. Свободноживущие нематоды (Nemathelminthes: Nematoda) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т. I. Озеро Байкал. Кн. 1. Новосибирск: Наука. С. 305.
- Bernardino A.F., Levin L.A., Thurber A.R., Smith C.R. 2012. Comparative composition, diversity and trophic ecology of sediment macrofauna at vents, seeps and organic falls // PLOS ONE V. 7, № 4. P. e33515.
- Bezrukova E.A. 2005. New quaternary record of regional tectonic, sedimentation and paleoclimate changes from drill core BDP-99 at Posolskaya Bank, Lake Baikal. Baikal Drilling Project members // Quaternary International. V. 136. № 1. P. 105.
- Chernitsyna S.M., Mamaeva E.V., Lomakina A.V. et al. 2016. Phylogenetic diversity of microbial communities of the Posolsk Bank bottom sediments, Lake Baikal // Microbiology. V. 85, № 6. P. 652.
- Chernitsyna S.M., Khalzov I.A., Sitnikova T.Ya. et al. 2021. Microbial communities associated with benthic invertebrates of Lake Baikal // Current Microbiol. V. 78. P. 3020.
- Chertoprud M.V., Krylenko S.V., Lukinykh A.I. et al. 2021. Specific features of the macrozoobenthic communities of small Arctic Lakes in Eurasia // Inland Water Biol. V. 14. № 4. P. 401.
- Granin N.G., Makarov M.M., Kucher K.M., Gnatovsky R.Y. 2010. Gas seeps in Lake Baikal — detection, distribution, and implications for water column mixing // Geo-Marine Letters. V. 30. № 3–4. P. 399.
- Hutchinson D.R., Golmshtok A.J., Zonenshain L.P. et al. 1992. Depositional and tectonic framework of the rift basins of Lake Baikal from multichannel seismic data // Geology. V. 20. № 7. P. 589.
- Hodda M. 2011. Phylum Nematoda Cobb 1932. Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness // Zootaxa. V. 3148. P. 63.
- Kalmychikov G.V., Pokrovsky B.G., Hachikubo A., Khlystov O.M. 2017. Geochemical characteristics of methane from sediments of the underwater high Posolsky Bank (Lake Baikal) // Lithol. Min. Res. V. 52. № 2. P. 102.
- Klerkx J.M., De Batist J., Poort R. et al. 2006. Tectonically controlled methane escape in Lake Baikal. Advances in the Geological Storage of Carbon Dioxide. NATO Science Series, IV // Earth Environ. Sci. Springer: IOS Press. V. 65. P. 203.
- Khlystov O.M., De Batist M., Shoji H. et al. 2013. Gas hydrate of Lake Baikal: Discovery and varieties // J. Asian Earth Sci. V. 62. P. 162.
- Khlystov O.M., Khabuev A.V., Minami H. et al. 2018. Gas hydrates in Lake Baikal // Limnol. and Freshw. Biol. V. 1. P. 66. <https://doi.org/10.31951/2658-3518-2018-A-1-66>
- Khodzher T.V., Domysheva V.M., Sorokovikova L.M., Golobokova L.P. 2016. Part II. Method and case studies for understanding and monitoring the landscapes of Siberia. Chapter 3. Methods for monitoring the chemical composition of Baikal water // Novel Methods for Monitoring and Managing Land and Water Resources in Siberia. P. 113.

- Levin L. 2005. Ecology of cold seep sediments: interactions of fauna with flow, chemistry and microbes // *Oceanography and Marine Biology // Annual Review*. V. 43. P. 1.
- Levin L.A., Baco A.R., Bowden D.A. et al. 2016. Hydrothermal vents and methane seeps: rethinking the sphere of influence // *Frontiers in Marine Science*. V. 3. № 3. P. 1.
- Naudts L., Khlystov O., Granin N. et al. 2012. Stratigraphic and structural control on the distribution of gas hydrates and active gas seeps on the Posolsky Bank, Lake Baikal // *Geo-Marine Letters*. V. 32. P. 395.
- Naumova T.V., Sitnikova T.Ya., Gagarin V.G. 2012. The species composition and distribution of free-living Nematodes (Nematoda) in an area of natural oil and gas seeps in Lake Baikal // *Inland Water Biol.* V. 5. № 2. P. 161. <https://doi.org/10.1134/S1995082912020113>
- Pogodaeva T.V., Lopatina I.N., Khlystov O.M. et al. 2017. Background composition of pore waters in Lake Baikal bottom sediments // *J. Great Lakes Res.* V. 43. P. 1030.
- Ritt B., Pierre C., Gauthier O. et al. 2011. Diversity and distribution of cold-seep fauna associated with different geological and environmental settings at mud volcanoes and pockmarks of the Nile Deep-Sea Fan // *Mar. Biol.* V. 158. P. 1187.
- Sergeeva N.G., Gulin M.B. 2007. Meiobenthos from an active methane seepage area in the NW Black Sea // *Mar. Ecol.* V. 28. P. 152.
- Sitnikova T.Ya., Zemskaya T.I., Chernitsyna S.M. et al. 2015. Structure of Biocenoses formed on Bitumen Mounds in the Abyssal Zone of Lake Baikal // *Russ. J. Ecol.* № 3. P. 292.
- Sitnikova T.Ya., Naumova T.V., Mekhanikova I.V. et al. 2022. Sluggish methane discharge and biological traits of benthic invertebrates in Lake Baikal // *Hydrobiologia*. V. 849. P. 1947. <https://doi.org/10.1007/s10750-022-04837-5>
- Van Gaever S., Olu K., Derycke S., Vanreusel A. 2009. Meta-zoan meiofaunal communities at cold seeps along the Norwegian margin: Influence of habitat heterogeneity and evidence for connection with shallow-water habitats // *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*. V. 56(5). P. 772.
- Van Rensbergen P., De Batist M., Klerkx J. et al. 2002. Sub-lacustrine mud volcanoes and methane seeps caused by dissociation of gas hydrates in Lake Baikal // *Geology*. V. 30(7). P. 631.
- Zemskaya T.I., Sitnikova T.Ya., Kiyashko S.I. et al. 2012. Faunal communities at sites of gas- and oil-bearing fluids in Lake Baikal // *Geo-Marine Letters*. V. 32. P. 437. <https://doi.org/10.1007/s00367-012-0297-8>
- Zeppilli D., Mea M., Corinaldesi C., Danovaro R. 2011. Mud volcanoes in the Mediterranean Sea hot spots of exclusive meiobenthic species // *Progress in Oceanography*. V. 91. P. 260.
- Zeppilli D., Leduc D., Fontanier Ch. et al. 2018. Characteristics of meiofauna in extreme marine ecosystems: a review // *Mar. Biodiversity*. V. 48. P. 35.

The Species Composition and Distribution of Free-Living Nematodes (Nematoda) in the Area of the Methane Seep Posolskaya Bank of Lake Baikal

T. V. Naumova^{1, *}, V. G. Gagarin², D. Yu. Cherbakov¹, and T. Ya. Sitnikova¹

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

²*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia*

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

The Posolskaya Bank methane seep (southern Baikal, depths of ~300–500 m) is characterized by weak methane discharge and the deep occurrence of gas hydrates. The species composition and distribution of nematodes from 44 samples of meiozoobenthos on the seeps (gas unloading point and gas hydrate) and background stations were analyzed. 31 species of nematodes from 12 genera, 8 families and 6 orders were identified; 94% of them were found at background stations and/or in other areas of the lake. The ratio of Baikal endemic and Siberian-Palearctic species was 6 : 1. Endemic species of the genera *Paratrilobus* and *Tripyla* dominated occurrence frequency and population density. The data obtained on the heterogeneous distribution of nematodes, the relationship between the density of their population and the presence of filaments of sulfur bacteria, copepod detritus, and ferromanganese crusts in the bottom sediments, as well as the habitation of worms with different types of food. These data are discussed.

Keywords: fauna of nematodes, composition, population density, nutrition