

Микрокутикулярные несенсорные структуры байкальских амфипод (Crustacea: Amphipoda), их таксономическое и адаптивное значение

И.В. Механикова¹, В.В. Тахтеев²

¹*Лимнологический институт СО РАН, ул. Улан-Баторская, 3, Иркутск 664033, Россия.
e-mail: irinam@lin.irk.ru*

²*Иркутский государственный университет, ул. Сухэ-Батора, 4, Иркутск 664003, Россия.
e-mail: Amphipoda@yandex.ru*

РЕЗЮМЕ: Впервые методом сканирующей электронной микроскопии исследованы несенсорные микроструктуры интегумента у 59 видов и подвидов байкальских эндемичных амфипод из 32 родов и 6 семейств. Изучена микроструктура кутикулы головы и сегментов мезосомы в центрально-латеральной части, характеризующаяся стабильным строением поверхности у всех исследованных видов. Показано, что микрокутикулярные структуры имеют приспособительное значение, возможность использования их в качестве таксономических признаков ограничена. Важнейшими функциями микроструктур интегумента, по нашим предположениям, являются гидродинамическая, защитная и обменная.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: Микрокутикулярные структуры, Amphipoda, Байкал.

Cuticular nonsensory microstructures of amphipods from Lake Baikal (Crustacea: Amphipoda), their taxonomic and adaptive significance

I.V. Mekhanikova¹, V.V. Takhteev²

¹*Limnological Institute SB RAS, Ulan-Batorskaya St., 3, Irkutsk, 664033, Russia.
e-mail: irinam@lin.irk.ru*

²*Irkutsk State University, Sukhe-Batora St., 4, Irkutsk, 664003, Russia.
e-mail: Amphipoda@yandex.ru*

ABSTRACT: Nonsensory cuticular microstructures of 59 endemic species and subspecies of Baikal amphipods from 32 genera and 6 families have been examined by scanning electron microscopy for the first time. Cuticular microstructures of the head and mesosomal segments in the central-lateral part are characterized by stable surface structure in all investigated species. Cuticular microstructures are shown to be adaptive, and have a limited value as taxonomic characters. We believe that these integument microstructures, have hydrodynamic, protective and exchange functions.

KEY WORDS: Cuticular microstructures, Amphipoda, Baikal.

Введение

На протяжении последних десятилетий методом сканирующей электронной микроскопии были исследованы разнообразные микрокутикулярные структуры амфипод, в основном сенсорные. Морфология последних, несмотря на консервативность их устройства, может быть важным признаком в филогенетических построениях (Barnard, 1969; Bousfield, 1978; Lincoln, Hurley, 1981; Steele, Steele, 1993).

Несенсорные микрокутикулярные структуры амфипод исследованы гораздо слабее. Они чрезвычайно обильно встречаются на поверхности интегумента и отличаются от сенсорных органов по своим морфологическим характеристикам и отсутствию иннервации (Halcrow, Bousfield, 1987). Их изучали, в основном, у морских и наземных видов (Graf, Sellem, 1970; Halcrow, 1978, 1993; Duncan, 1985; Halcrow, Bousfield, 1987; Martin et al., 1993; Bradbury et al., 1998). Таксономическая значимость эпикутикулярных несенсорных образований на теле и придатках амфипод обсуждается в ряде работ. Так, показано, что микровыросты видоспецифичны у амфипод сем. Neoniphargidae (Bradbury et al., 1998), плотность, локализация и структурные детали макропор — у наземных талитрид (Duncan, 1985); различия на уровне видов обнаружены в эпикутикулярных образованиях гнатоподов у разных представителей рода *Orchestia* (Graf, Sellem, 1970). Даже наличие или отсутствие перегородки у некоторых типов щетинок ракообразных оказалось полезным признаком в диагностике родов и особенно семейств (Jacques, 1989).

Среди пресноводных водоемов Байкал не имеет себе равных по разнообразию амфипод (272 вида и 76 подвидов из 41 рода и 6 семейств) (Тахтеев, 2000). Они поражают исследователей многообразием жизненных форм, окраски, кутикулярных выростов тела, широким диапазоном размеров — от карликов (1,5–2 мм) до гигантов (до 90 мм). Среди жизненных форм амфипод Байкала есть пе-

лагические планктофаги, бентопелагические стервятники, бентосные, симбиотические и паразитические виды. Класс бентосных амфипод содержит большое количество подклассов и групп (Тахтеев, 2000).

Несенсорные микрокутикулярные структуры байкальских амфипод до сих пор не изучались, если не считать краткого упоминания о наличии рядов пор, ассоциированных с короткими зубцевидными микротрихами, на голове и второй коксальной пластинке у *Macrohectopus branickii* (Dybowsky, 1874), *Micruropus* sp., *Garjajewia* sp. (Halcrow, Bousfield, 1987).

Многообразие несенсорных микрокутикулярных структур у эндемичных амфипод Байкала было обнаружено нами при исследовании их органов боковой линии (Механикова и др., 1995). Было замечено сходство структур поверхности интегумента у близких видов, а также у видов далеких таксономически, но ведущих сходный образ жизни.

В задачи настоящего исследования входило изучение разнообразия несенсорных микрокутикулярных структур байкальских амфипод, их сравнение с аналогичными структурами у представителей морской фауны, оценка возможности использования микроморфологических признаков в систематике байкальских амфипод, а также оценка их функциональной роли.

Материал и методы

Список выбранных для исследования видов достаточно полно отражает таксономическое и экологическое разнообразие байкальских амфипод (Табл. 1). В нем есть представители всех семейств и почти всех родов (за исключением очень редких); крупные роды представлены несколькими видами. Всего исследовано 59 видов и подвидов амфипод, относящихся к 32 родам и 6 семействам. У всех видов, кроме одного (*Heterogammarus sophianosii* (Dybowsky, 1874)), исследовали половозрелых особей. Обычно использовали по 1–3 экземпляра каждого вида, при очень сильном загрязнении повер-

хности тела — больше. При описании и сравнении микроструктур интегумента использовали только образцы головы и сегментов мезосомы в центрально-латеральной части (но в удалении от сенсилл любого типа), так как у каждого из исследованных видов индивидуальная изменчивость в пределах этих участков не обнаружена. Микрокутикулярные структуры других частей тела (стержни антенн, базиподиты переоподов, когти гнатоподов) и участков кутикулы в дорсальной, нижней и задней части сегментов отличаются от таковых головы и мезосомы (Механикова, Тахтеев, 2001).

После фиксации 4%-ном формалином или 70%-ном этанолом амфипод проводили через серию спиртов от 75 до 96°; формалиновые образцы вначале промывали дистиллированной водой. У крупных видов и у видов с твердыми кутикулярными покровами удаляли мышечные ткани, чтобы избежать деформации образцов при высушивании. Сильно загрязненные образцы перед проводкой в спиртах сутки выдерживали в растворе детергента (2%-ный додецилсульфат натрия или 0,12%-ный тритон X-100 в 70%-ном этаноле). От обработки ультразвуком образцов, помещенных в 96°-ный этанол, пришлось отказаться, так как это вызывало повреждение микроструктур. Мелкие экземпляры высушивали целиком на воздухе, крупные разрезали на части. Сухие образцы приклеивали к алюминиевым столикам, напыляли серебром и изучали сканированием в электронном микроскопе Tesla BS-300.

Измерения микрокутикулярных структур (микротрих, пор, полигонов) сделаны под бинокулярным микроскопом на микрофотопленках, и только на тех, где плоскость, в которой структуры лежали во время съемки под электронным микроскопом, располагалась перпендикулярно оси зрения.

В статье используется следующая терминология. *Микротрихи* — любые выросты кутикулярной поверхности, независимо от того, содержат ли они цитоплазматическую нить, идущую от нижележащего эпидермиса (Richards, 1951). Они имеют размеры ме-

нее 25 мкм и могут быть исследованы только с помощью сканирующей электронной микроскопии. Кутикулярные выросты с размерами более 25 мкм (*макротрихи*) можно изучать и с использованием светового микроскопа. Те и другие имеют общие формы с постепенными переходами в размерах (Oshel, Steele, 1988). Термин “*чешуйка*” следует использовать только для обозначения микрокутикулярных несенсорных выростов с широким основанием (Watling, 1989). Существуют переходные формы между истинными чешуйками и структурами в виде расширенной в основании щетинки. Термин “*пора*” применяется к любым выемкам и отверстиям в кутикуле, будь то даже простое понижение кутикулы по отношению к остальной поверхности тела. Но в большинстве случаев, как показано с помощью трансмиссионной электронной микроскопии, пора — это наружное окончание порового канала (Halcrow, Bousfield, 1987; Halcrow, 1993). *Полигоны* представляют собой границы между соседними эпидермальными клетками, образовавшимися во время отложения эпикутикулы (Hinton, 1970). Они всегда имеют два измерения (Halcrow, Bousfield, 1987). *Кутикулярные блоки*, или *призмы*, имеют три измерения (Dennell, 1960).

Таксономия амфипод, диагностические признаки семейств и подсемейств, а также жизненные формы амфипод даны по В.В. Тахтееву (2000). В классификации жизненных форм (Тахтеев, 2000) учтены как образ жизни, так и морфологические особенности им обусловленные.

Результаты

Основные типы микротрих байкальских амфипод — простые зубцевидные, шишковидные, ланцетовидные, заостренные, стержневидные, стилетовидные, щетинковидные, а также разнообразные сложные микротрихи, образовавшиеся путем слияния простых одинаковой или разной длины. У некоторых видов сложные микротрихи образуют кутикулярные структуры типа “пчелиных сот”

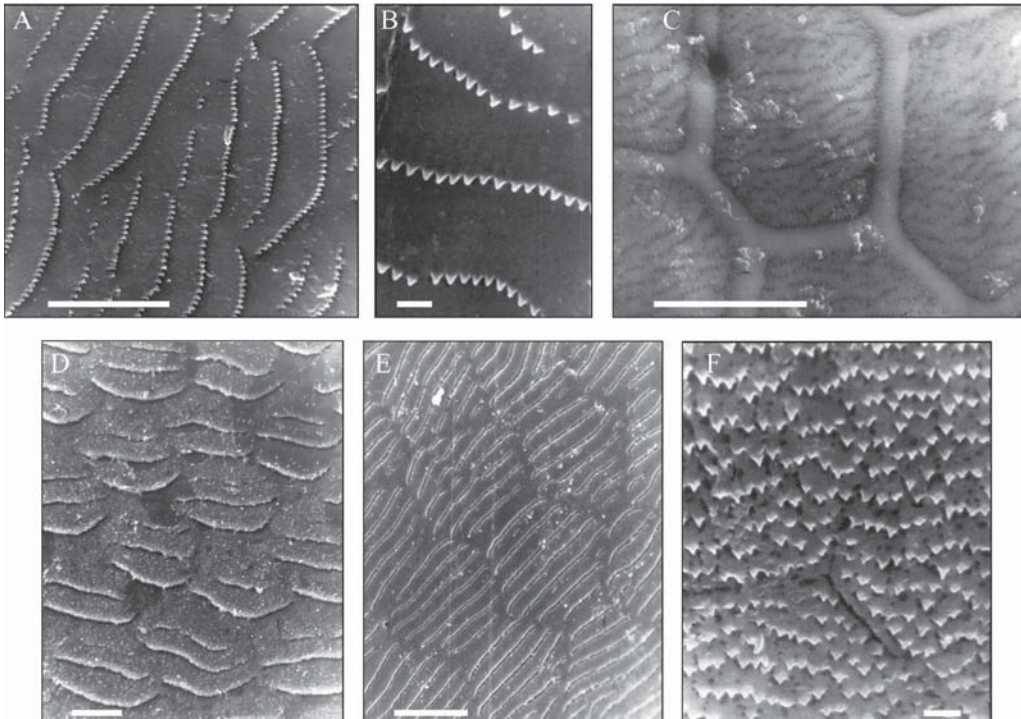


Рис. 1. Зубцевидные простые микротрихи.

A, B — *Ceratogammarus cornutus* (Sowinsky, 1915); C — *Eulimnogammarus capreolus* (Dybowsky, 1874); D — *Poekilogammarus semenkewitschi* (Sowinsky, 1915); E — *Poekilogammarus unguisetosus* (Sowinsky, 1915); F — *Plesiogammarus zienkoviczii* (Dybowsky, 1874). Масштаб (мкм): A, C, D, E — 10; B, F — 1.

Fig. 1. Dentate simple microtrichs.

A, B — *Ceratogammarus cornutus* (Sowinsky, 1915); C — *Eulimnogammarus capreolus* (Dybowsky, 1874); D — *Poekilogammarus semenkewitschi* (Sowinsky, 1915); E — *Poekilogammarus unguisetosus* (Sowinsky, 1915); F — *Plesiogammarus zienkoviczii* (Dybowsky, 1874). Scale bars (μm): A, C, D, E — 10; B, F — 1.

или “рыбьей чешуи”. Сочетание микротрих разного типа и размера, особенности их расположения по краям и внутри полигонов создают неповторимый рисунок микрокультиры кутикулы (Табл. 1, Рис. 1–7).

К группе видов с простыми зубцевидными микротрихами относится более трети исследованных видов из пяти семейств (Табл. 1, Рис. 1A–F). В основном это виды с гладким телом, без выростов и килей, и всего несколько вооруженных (*Macrohectopus branickii* (Dybowsky, 1874) имеет выросты заднего края сегментов метасомы у самок, *Garjajewia cabanisii* (Dybowsky, 1874) — срединные кили на всех сегментах тела, *Ceratogammarus cornutus* (Sowinsky, 1915), *Garjajewia sarsi* Sowinsky, 1915, *Plesiogam-*

marus zienkoviczii (Dybowsky, 1874), *Polyacanthisca calceolata* Bazikalova, 1937 — кутикулярные возвышения и шипы). Почти все виды этой группы — хорошие пловцы. Среди них пелагический *M. branickii*, нектобентические *Poekilogammarus semenkewitschi* (Sowinsky, 1915), *P. unguisetosus* (Sowinsky, 1915), *Ceratogammarus dybowskii* Sowinsky, 1915, *C. cornutus* и представители родов *Garjajewia* и *Abyssogammarus*, бентопелагический стервятник (специализированный на питании падалью) *P. calceolata*, бентические *Eulimnogammarus*. Но есть также и зарывающийся *Macropereiopus albulus* (Dybowsky, 1874), и виды с переменным образом жизни (*Micruropus wohlii wohlii* (Dybowsky, 1874), *M. wohlii platycercus* (Dybow-

Таблица 1. Исследованные виды байкальских амфипод, их экологическая характеристика и кутикулярные структуры. Обозначения: м. — микротрихи, П — песок, ИП — илистый песок, И — ил, ИД — ил с детритом, ЖК — железомарганцевые корочки, К — камни, Г — глина, Ш — щебень. Глубины даны по: Takhteev, 1995, 1997; Takhteev, Механикова, 1996; Bekman et al., 1998; Takhteev, 1999, 2000. Table 1. Investigated species of Lake Baikal amphipods, their ecological characteristics and cuticular microstructures.

Таксоны	Грунт; глубина обитания, м	Жизненная форма (по Тактееву, 2000)	Тип кутикулярных структур	
			Зубцевидные простые микротрихи	
Macrohectopodidae				
1. <i>Macrohectopus branickii</i> (Dybowski, 1874)	0–1600	Комаролодობный пелагобионт	Ряды зубцевидных заостренных простых м.; асимметричные пяти- или шестиугольные полигоны (по: Тимошкин и др., 1995, Рис. 26, 4а, б).	
Gammaridae				
2. <i>Abyssogammarus sarmatus</i> (Dybowski, 1874)	И; 300–1323	Собственно нектобентическая форма	Ряды зубцевидных простых м.; асимметричные полигоны с четкими границами.	
3. <i>A. swarschewskii</i> Sowinsky, 1915	И; (180) 230–1300	Собственно нектобентическая форма	Ряды зубцевидных простых м. длиной 0,1–0,3 мкм; асимметричные полигоны с четкими границами.	
4. <i>Corophiomorphus macrophthalms</i> (Bazikalova, 1945)	И; 9–800	Прогонистый пелофил	Ряды зубцевидных простых м.	
5. <i>Eulimnogammarus capreolus</i> (Dybowski, 1874)	П, К; 7–200	Переменный образ жизни	Ряды зубцевидных простых м.; асимметричные полигоны с четкими границами в виде полосы гладкой кутикулы, приподнятой над остальной поверхностью интегумента (Рис. 1С).	
6. <i>E. cyaneus</i> (Dybowski, 1874)	К; 0–20	Гладкотельный плавающий литофил	Ряды зубцевидных простых м.; асимметричные 6-угольные полигоны с четкими границами в виде гладких участков кутикулы.	
7. <i>Eulimnogammarus verrucosus</i> (Gerstfeldt, 1858)	К; 0–12	Гладкотельный плавающий литофил	Короткие ряды зубцевидных простых м.; асимметричные полигоны с четкими границами.	
8. <i>Macroporeiopus albulus</i> (Dybowski, 1874)	И; 4–1615	Компактный пелофил	Ряды зубцевидных простых м.; асимметричные полигоны с четкими границами.	
9. <i>Micruropus wohltii wohltii</i> (Dybowski, 1874)	П; 0–42	Переменный образ жизни	Ряды зубцевидных простых м.; асимметричные полигоны с четкими границами.	
10. <i>M. wohltii platycercus</i> (Dybowski, 1874)	П, К, И; 0–77	Переменный образ жизни	Ряды зубцевидных простых м.; асимметричные полигоны с четкими границами.	

Таблица 1 (продолжение).
Table 1 (continuing).

Acanthogammaridae: Garjajewiinae				
11. <i>Garjajewia cabanisii</i> (Dybowski, 1874)	И; 20–1250	Собственно нектобентическая форма	Ряды зубцевидных простых м.; асимметричные полигоны с нечеткими границами.	
12. <i>G. dogieli</i> Bazikalova, 1945	И; 300–950	Собственно нектобентическая форма	Изолированные зубцевидные простые м.	
13. <i>G. sarsi</i> Sowinsky, 1915	И; 250–1240	Собственно нектобентическая форма	Ряды зубцевидных простых м.; асимметричные полигоны с нечеткими границами.	
14. <i>Plesiogammarus gerstaeckeri</i> (Dybowski, 1874)	И, редко П; до 200–300	Прогонистый пелофил	Ряды зубцевидных простых м.; асимметричные полигоны с четкими границами.	
15. <i>P. zienkiewiczii</i> (Dybowski, 1874)	И, П, ЖК; 112–1350	Собственно нектобентическая форма	Зубцевидные заостренные простые м. в коротких рядах и изолированные; асимметричные полигоны с четкими границами (Рис. 1F).	
Pallaseidae				
16. <i>Poecilogammarus semenkewitschi</i> (Sowinsky, 1915)	И; 93–1200	Собственно нектобентическая форма	Ряды зубцевидных простых м.; асимметричные полигоны с нечеткими границами (Рис. 1D).	
17. <i>P. unguisetosus</i> (Sowinsky, 1915)	И; (47) 200–1240	Собственно нектобентическая форма	Ряды зубцевидных простых м.; асимметричные полигоны с четкими границами (Рис. 1E).	
Pallaseidae, условно				
18. <i>Ceratogammarus cornutus</i> (Sowinsky, 1915)	И; 82–1240	Плоскотелая нектобентическая форма	Ряды зубцевидных треугольных простых м. длиной 0,2–0,4 мм, ассоциированных с крупными порами; полигоны без четких границ (Рис. 1A, B).	
19. <i>C. dybowskii</i> Sowinsky, 1915	П, И; 82–1370	Плоскотелая нектобентическая форма	Ряды зубцевидных треугольных простых м., ассоциированных с крупными порами; полигоны без четких границ.	
20. <i>Polyacanthisca calceolata</i> Bazikalova, 1937	1195–1640	Бентопелагический стервятник	Ряды зубцевидных простых м. (закругленные на голове и 1–2 сегментах мезосомы, вытянутые и заостренные на 5 сегменте мезосомы).	
Carinogammaridae				
21. <i>Echtiropus macronychus</i> Sowinsky, 1915	П; 2–165	Переменный образ жизни	Ряды зубцевидных простых м.	
Gammaridae		Шипковидные простые микротрихи		
22. <i>Microtopus fixenii</i> (Dybowski, 1874)	ИП; 2–110	Стройнотелый псаммофил	Шипковидные простые м. распределены равномерно; асимметричные полигоны с четкими границами.	

Таблица 1 (продолжение).
Table 1 (continuing).

23. <i>Odontogammarus bektanae</i> Tschteew, 1999	И; 475–1300	Плоскотелая нектобентическая форма	Ряды шишковидных простых м. ассоциированных с порами; асимметричные полигоны с четкими границами (Рис. 2В).
Acanthogammaridae:			
Garjajewiinae			
24. <i>Paragarijewia petersii</i> (Dybowski, 1874)	И; 85–1580	Собственно нектобентическая форма	Ряды, группы, и изолированные шишковидные простые м. длиной 0,2–0,3 мкм, ассоциированные с порами (Рис. 2С).
Pachyschesiidae			
25. <i>Pachyschesis acanthogammarii</i> Tschteew, 2000	100–980	Паразит амфипод	Шишковидные простые м., ассоциированные с порами (диаметр пор 0,08–0,13 мкм, длина м. 0,2–0,3 мкм), распределены равномерно; асимметричные полигоны (Рис. 2А).
26. <i>P. bazikalovae</i> G. Karaman, 1976	100–1050	Паразит амфипод	Шишковидные простые м., ассоциированные с порами (диаметр пор 0,1–0,2 мкм), распределены равномерно; асимметричные полигоны.
Кутикулярные призмы			
Pallaseidae			
27. <i>Hakonboeckia strauchii</i> (Dybowski, 1874)	К, П; 1–15	Фитофильная форма	Кутикулярные призмы (Рис. 3А, В); ряды из 2–4 крупных пор, ассоциированных с шишковидными м., расположены упорядоченно (Рис. 3С).
Простые (стержневидные, ланцетовидные, заостренные, щетинковидные и др.) и сложные микротрихи от слияния простых			
Gammaridae			
28. <i>Cryptoropus inflatus</i> (Dybowski, 1874)	П, И; 2–800	Компактный пелофил	Длинные (до 17 мкм) с широким основанием щетинковидные и короткие (около 4,5 мкм) зубцевидные м. (Рис. 4I).
29. <i>Heterogammarus sophianosii</i> (Dybowski, 1874)	К, П; 1–100	Жизненная форма не установлена	Сложные м. от слияния нескольких простых ланцетовидных (длина 7–9 мкм) (Рис. 4А).
30. <i>Homocerisca perltoides</i> Bazikalova, 1945	И; 6–1450	Компактный пелофил	Ряды заостренных м. разной длины, длинные щетинковидные м.
31. <i>Microropus parvulus</i> Bazikalova, 1945	ИП; 6–680	Пело- и псаммофил	Короткие стержневидные (ряды, группы, изолированные) и длинные с широким основанием щетинковидные м.
Acanthogammaridae:			
Acanthogammarinae			
32. <i>Brandtia parasitica</i> (Dybowski, 1874)	Губки; 1–60 (200)	Эпибионт губок	Сложные м. от слияния двух простых (часто их дистальные концы не слиты); полигоны различимы на отдельных поверхностях (Рис. 4К).

Таблица 1 (продолжение).
Table 1 (continuing).

33. <i>Coniurus palmatus</i> Sowinsky, 1915	И; 282–980	Панцирный пелофил	Ланцетовидные сложные м. (0,8–2 мкм).
34. <i>Hyalellopsis latipes</i> Bazikalova, 1945	П; 28–270	Псаммофил	Сложные и простые длинные шестиконические м. (и макротрихи) по краям асимметричных полигонов; длина центральных макротрих до 42 мкм (Рис. 4I).
35. <i>H. variabilis</i> Dorogostajsky, 1930	К, П; 2–40	Вооруженный ходячий литофил	Короткие плотно сидящие по краям асимметричных полигонов (иногда несколькими рядами) стержневидные и очень длинные и немногочисленные шестиконические м. Иногда ряды м. расположены внутри полигонов (Рис. 4G, H).
36. <i>Propachygammarus maximus</i> (Garjajew, 1901)	К, Ц, П; 3–160	Нектобентический прямоглав	Группы сложных м. (центральная до 3–5 мкм), часто м. слиты лишь основаниями.
Acanthogammaridae:			
Garjajewinae			
37. <i>Plestogammarus brevis mazerovae</i> Tachteev, 1997	И, П; 7–950	Прогонистый пелофил	Группы длинных шестиконических и коротких зубцевидных м.
38. <i>Koshovia mirabilis</i> Bazikalova, 1975	И; 28–810	Прогонистый пелофил	Ланцетовидные сложные м. (2–5 мкм).
Pallaseidae			
39. <i>Poekilogammarus pictus</i> (Dybowski, 1874)	И, П; 4–350 (1000)	Собственно нектобентическая форма	Группы простых стилетовидных утолщенных в основании м. по краям асимметричных полигонов с нечеткими границами.
40. <i>P. sukaczewi</i> Sowinsky, 1915	И, ИД, ЖК, П, К; 0–1050	Плоскотелая нектобентическая форма	Группы из 2–4-х длинных (11–11,5 мкм) ланцетовидных, коротких (1,7–2,6 мкм) сливающихся основаниями ланцетовидных и зубцевидных (0,7–1 мкм) м.
Pallaseidae, условно			
41. <i>Parapallasea lagowskii</i> (Dybowski, 1874)	И, ИП, Г; (5) 50–1350	Плоскотелая нектобентическая форма	Сложные структуры из слившихся длинных м. в центре (до 15 мкм) и коротких по бокам, короткие м. (заостренные простые и сложные) в промежутках между ними (Рис. 4A, B).
42. <i>P. puzyllii</i> (Dybowski, 1874)	П, И, реже К; 7–540	Плоскотелая нектобентическая форма	Сложные структуры из слившихся длинных м. в центре (до 29 мкм) и коротких по бокам, короткие м. (заостренные простые и сложные) в промежутках между ними.
Carinogammaridae			
43. <i>Carinogammarus cinnamomeus</i> (Dybowski, 1874)	П, ИП, К; 3–>200	Псаммофил (?)	Сложные м. от слияния многих простых разной длины (центральные до 9 мкм, боковые около 3 мкм).

Таблица 1 (продолжение).
Table 1 (continuing).

44. <i>C. wagii</i> (Dybowski, 1874)	П, К; 16–284	Плоскотелая нектобентгическая форма	Ланцетовидные простые и сложные м.; полигоны на отдельных участках различимы по расположению м. (Рис. 4D, E).
45. <i>Echiuropsus seidlitzii</i> (Dybowski, 1874)	ИП, И; 6–1131	Компактный пелофил	Многочисленные короткие м. (от 3–4 до 7–8 мкм) и очень длинные и более редкие шетинковидные макротрихи (до 47 мкм); те и другие с широким основанием.
46. <i>Gmelinoidea fasciatus</i> (Stebbing, 1899)	К, П, И; 0–192	Переменный образ жизни	Короткие плотно сидящие стержневидные и длинные менее многочисленные шетинковидные м.; асимметричные полигоны четко различимы (Рис. 4F).
Чешуйчатые структуры			
Acanthogammaridae:			
Acanthogammarinae			
47. <i>Acanthogammarus grewingkii</i> (Dybowski, 1874)	И; 100–1380	Нектобентгический прямошлав	Асимметричные полигоны, ограниченные слившимися м. (иногда срастание неполное) (“рыбья чешуя”) (Рис. 5C).
48. <i>Brandtia latissima lata</i> (Dybowski, 1874)	К, П; 1–65	Вооруженный ходячий литофил	Округлые полигоны, ограниченные сложными слившимися м. (“подсолнухи”), часть м. слиты только основаниями (Рис. 5E).
49. <i>Carinurus amentatus</i> G. Karaman, 1976	И; 136–800	Панцирный пелофил	Асимметричные полигоны, ограниченные кутикулярными валиками (“рыбья чешуя”) (Рис. 5D).
50. <i>Hyalellopsis carpenterii</i> (Dybowski, 1874)	ИП; 2–530	Панцирный пелофил	Асимметричные полигоны, ограниченные кутикулярными валиками (“тчелиные соты”).
51. <i>H. taczanowskii</i> (Dybowski, 1874)	П, К; 30–150 (1200)	Вооруженный ходячий литофил	Асимметричные полигоны, ограниченные слившимися м. (“рыбья чешуя”); длина центральных м. до 8 мкм.
52. <i>Propachygammarus dryschenkoi</i> (Gajajew, 1901)	И, К, П; 10–1300	Нектобентгический прямошлав	Асимметричные 5–6-угольные полигоны, ограниченные кутикулярными валиками (“тчелиные соты”) (Рис. 5B).
Pallaseidae			
53. <i>Pallasea grubii</i> (Dybowski, 1874)	П, ИП, редко К; 1–175	Псаммофил	Сложные углощенные в основании м. от слияния м. разной длины с самыми длинными в центре.
54. <i>P. viridis</i> (Gajajew, 1901)	И, П; 0–63	Фитофил	Асимметричные полигоны, ограниченные кутикулярными валиками из слившихся м. (“рыбья чешуя”) (Рис. 5A).
55. <i>Poekilogammarus rostratus</i> Sowinsky, 1915	И, редко К; 33–790	Собственно нектобентгическая форма	Асимметричные 4–6-угольные полигоны, ограниченные кутикулярными валиками (“рыбья чешуя”); ряды пор ассоциированных с зубцевидными м. внутри полигонов.

Таблица 1 (продолжение).
Table 1 (continuing).

Гребневидные структуры			
Pallaseidae, условно			
56. <i>Parapallasea borowskii</i> (Dybowski, 1874)	И, П, Г, реже К, П; 10– 1176	Плоскотелая нектобентгическая форма	Гребневидные образования из слившихся стержневидных м. одной длины (около 1 мкм) (Рис. 6А, В).
Бороздчатые структуры			
Gammaridae			
57. <i>Baicalogammarus pultus</i> (Dybowski, 1874)	К, П; 0–50	Переменный образ жизни	Щелевидные углубления в кутикуле; асимметричные полигоны.
Pallaseidae, условно			
58. <i>Ceratogammarus acerus</i> Bazikalova, 1937	И; 210–1370	Плоскотелая нектобентгическая форма	Стержневидные короткие слившиеся м., ассоциированные с крупными порами в щелевидных углублениях кутикулы (Рис. 7А, В)
Тип структур не определен			
Gammaridae			
59. <i>Ommatogammarus albinus</i> (Dybowski, 1874)	47–1313	Бентопелагический стервятник	Микротрихи не видны; асимметричные полигоны.

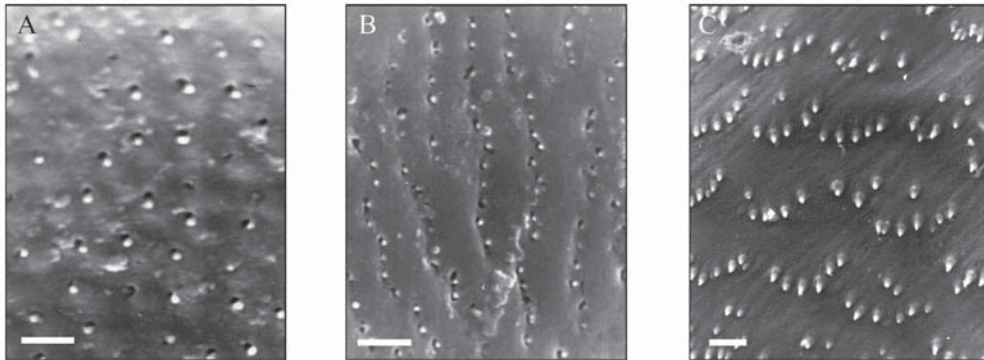


Рис. 2. Шишковидные простые микротрихи.

А — *Pachyschesis acanthogammarii* Tachteew, 2000; В — *Odontogammarus bekmanae* Tachteew, 1999; С — *Paragarjajewia petersii* (Dybowsky, 1874). Масштаб (мкм): А, В — 1; С — 10.

Fig. 2. Knobbed simple microtrichs.

А — *Pachyschesis acanthogammarii* Tachteew, 2000; В — *Odontogammarus bekmanae* Tachteew, 1999; С — *Paragarjajewia petersii* (Dybowsky, 1874). Scale bars (μm): А, В — 1; С — 10.

sky, 1874), *Echiuropus macronychus* Sowinsky, 1915), т.е. те, которые могут попеременно зарываться, жить среди водорослей и вести нектобентический образ жизни. Зубцевидные микротрихи различаются по форме (треугольные с заостренным или закругленным концом, удлиненные), располагаются длинными или короткими, прямыми или изогнутыми рядами, а также группами и изолированно. Количество рядов микротрих внутри полигонов у разных видов варьирует. Как правило, у одного вида микротрихи имеют одну длину или различаются в размерах незначительно. Полигоны всегда асимметричной формы, их границы могут быть четкими (в виде более или менее широкой полосы кутикулы без микротрих) или плохо различимыми. Зубцевидные микротрихи нами также отмечены у эвритопного палеарктического вида *Gammarus lacustris* Sars, 1863 (сборы из оз. Севан). Они встречаются и у морских прибрежных видов амфипод: зарывающейся в песок *Megalorchestia pugetensis* (Dana, 1853–1855), эвритопной *Platorchestia platensis* Krøyer, 1845 (часто встречается среди травы и детрита прибрежной полосы и даже выше линии прилива), обитателей пляжной полосы *Traskorchestia georgiana* (Bousfield, 1958) и *T. traskiana* (Stimpson, 1857) и др. (Halcrow, Bousfield,

1987; Halcrow, 1993).

Группу видов с шишковидными микротрихами образуют виды как паразитические, так и свободноживущие, из них один зарывающийся (*Micruropus fixenii* (Dybowsky, 1874)) (Табл. 1, Рис. 2А–С), все они без выростов и килей. Шишковидные микротрихи всегда ассоциированы с крупными порами (диаметр до 0,3 мкм); у некоторых видов они распределены равномерно на поверхности интегумента (два вида рода *Pachyschesis*, *M. fixenii*), у других рядами (*Odontogammarus bekmanae* Tachteew, 1999). У *Paragarjajewia petersii* (Dybowsky, 1874) встречаются все варианты расположения шишковидных микротрих (ряды, группы, изолированные). Среди морских видов этим типом микротрих обладают *Allorchestes angusta* Dana, 1854, *Eohaustorius washingtonianus* (Thorsteinson, 1941), *Paramoera columbiana* Bousfield, 1958 (Halcrow, Bousfield, 1987; Halcrow, 1993). При этом живущая в свежих выбросах морской травы *A. angusta* обнаруживает большое сходство с паразитическими *Pachyschesis*, а *P. columbiana* — с плоскотелой нектобентической формой *O. bekmanae*.

Кутикулярные блоки, или призмы, отмечены лишь у одного из всех исследованных байкальских видов — *Hakonboeckia strauchii*

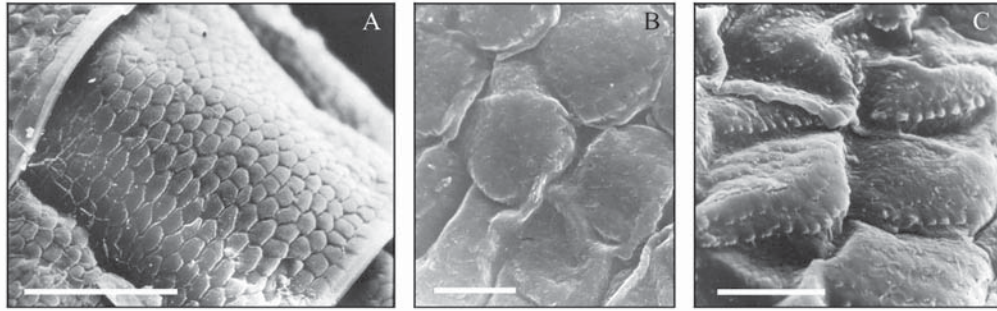


Рис. 3. Кутикулярные призмы у *Hakonboeckia strauchii* (Dybowsky, 1874). Масштаб (мкм): А — 100; В, С — 10.

Fig. 3. Cuticular prisms in *Hakonboeckia strauchii* (Dybowsky, 1874). Scale bars (μm): А — 100; В, С — 10.

(Dybowsky, 1874) (см. Табл. 1, Рис. 3А–С). Этот вид имеет уникальные образования и на макроуровне: нижние края 1–5 сегментов мезосомы у него оттянуты вниз и в стороны. По типу микротрих он примыкает к предыдущей группе видов с шишковидными микротрихами.

В обширную группу видов с разнообразными простыми и сложными микротрихами (см. Табл. 1, Рис. 4А–К) входят как гладкие, так и вооруженные формы. У большинства из них представлены и простые, и сложные микротрихи, а границы полигонов скрыты густыми микротрихами. Под электронным микроскопом поверхность интегумента у них выглядит мохнатой, а у *Parapallasea puzillii* (Dybowsky, 1874) даже под бинокляром видно, что поверхность тела покрыта мельчайшими волосками. Большинство видов этой группы ведут бентический образ жизни, среди них есть также и зарывающиеся, и несколько нектобентических. Из морских видов большое сходство со многими изученными байкальскими обнаруживает *Podocerus* sp. со сложными микротрихами. У него каждая микротриха образована слиянием центральной длинной микротрихи с более короткими боковыми (Halcrow, Bousfield, 1987).

Микрокутикулярные чешуйчатые структуры типа “пчелиных сот” и “рыбьей чешуи” характерны для ряда бентических и нектобентических видов (почти все вооруженные)

(Табл. 1, Рис. 5А–Е). У всех видов этой группы четко различимые полигоны окружены сложными микротрихами, образовавшимися путем слияния простых одинаковой или разной длины. Эти виды занимают промежуточное положение между типичными нектобентическими видами (характерный признак — ряды зубцевидных микротрих) и типичными обитателями дна с густыми и сложными микротрихами. Среди морских видов сотообразные структуры отмечены у талитрид, но, в отличие от байкальских видов, полигоны талитрид однородны по форме и размерам (Halcrow, Bousfield, 1987). Язычковидные микротрихи, не обнаруженные пока у амфипод из Байкала, окружают несколькими рядами полигоны у *Megalorchestia columbiana* (Bousfield, 1957) (Halcrow, 1993) и двойными рядами у *M. californiana* (Brandt, 1851) (Halcrow, Bousfield, 1987). Несмотря на различия, и у байкальских, и у морских видов бросается в глаза эффект “пчелиных сот”.

Некоторые байкальские виды обладают уникальными структурами, не имеющими аналогов среди других исследованных байкальских, а также небайкальских амфипод. Например, гребневидные образования из слившихся микротрих у *Parapallasea borowskii* (Dybowsky, 1874) (см. Табл. 1, Рис. 6А–В) и щелевидные углубления с крупными порами и ассоциированными с ними стержневидными короткими микротрихами у

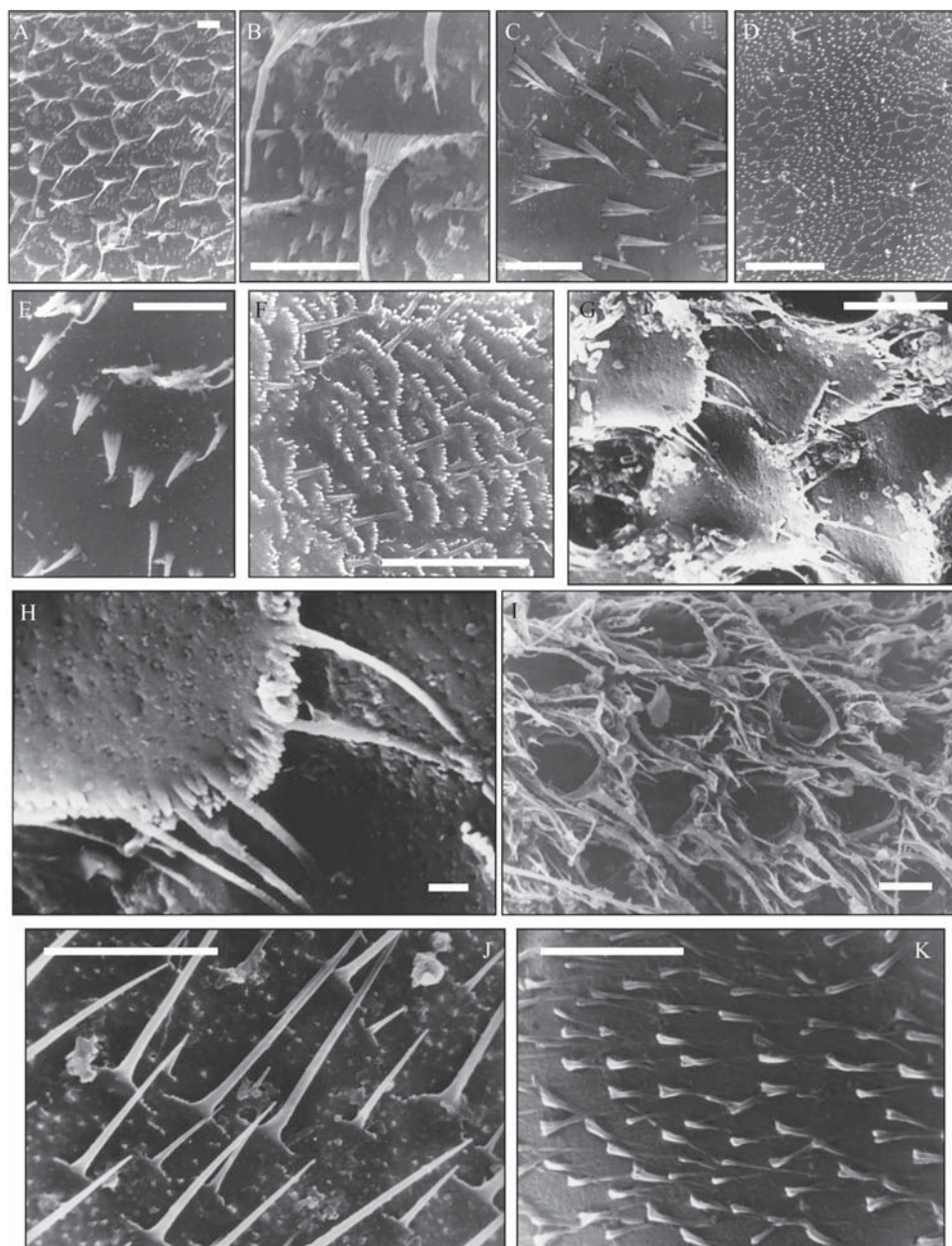


Рис. 4. Простые и сложные микротрихи.

A, B — *Parapallasea lagowskii* (Dybowsky, 1874); C — *Heterogammarus sophianosii* (Dybowsky, 1874); D, E — *Carinogammarus waggii* (Dybowsky, 1874); F — *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899); G, H — *Hyalellopsis variabilis* Dorogostajsky, 1930; I — *Hyalellopsis latipes* Bazikalova, 1945; J — *Crypturopus inflatus* (Dybowsky, 1874); K — *Brandtia parasitica* (Dybowsky, 1874). Масштаб (мкм): A, B, C, E, F, G, I, J, K — 10; D — 100; H — 1.

Fig. 4. Simple and compound microtrichs.

A, B — *Parapallasea lagowskii* (Dybowsky, 1874); C — *Heterogammarus sophianosii* (Dybowsky, 1874); D, E — *Carinogammarus waggii* (Dybowsky, 1874); F — *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899); G, H — *Hyalellopsis variabilis* Dorogostajsky, 1930; I — *Hyalellopsis latipes* Bazikalova, 1945; J — *Crypturopus inflatus* (Dybowsky, 1874); K — *Brandtia parasitica* (Dybowsky, 1874). Scale bars (μm): A, B, C, E, F, G, I, J, K — 10; D — 100; H — 1.

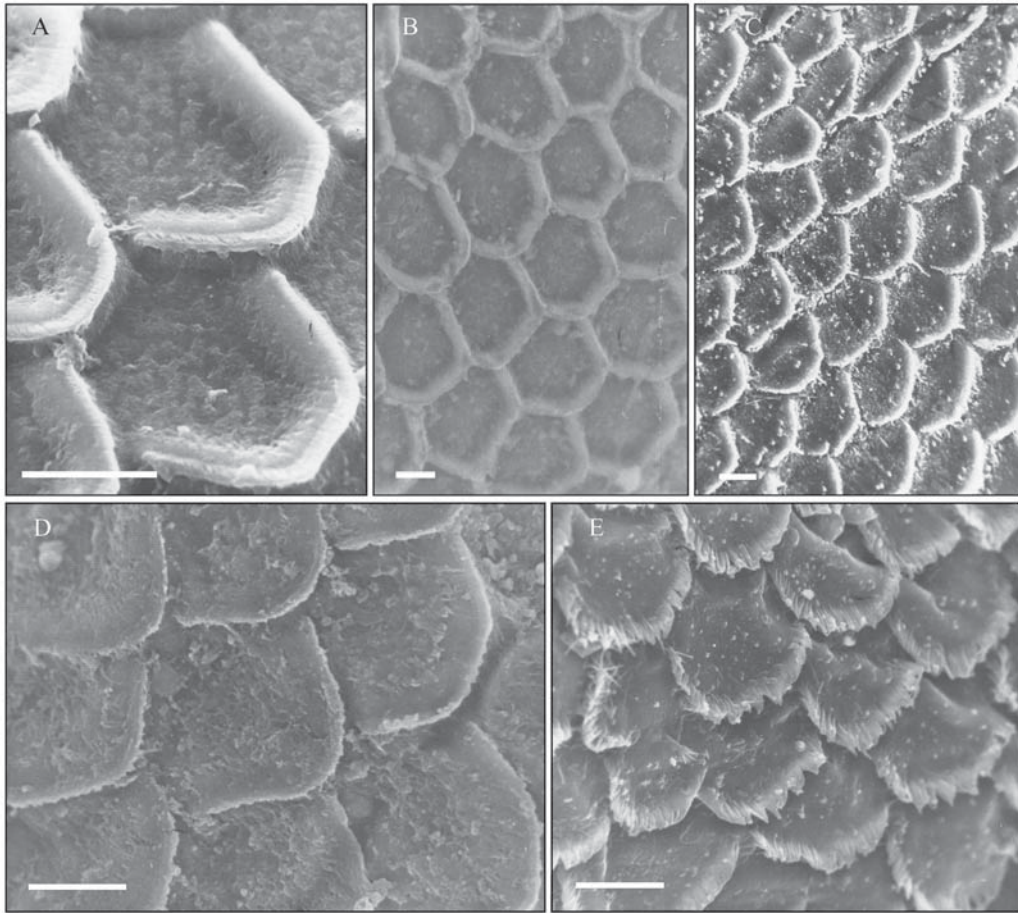


Рис. 5. Чешуйчатые структуры.

A — *Pallasea viridis* (Garjajew, 1901); B — *Propachygammarus dryschenkoi* (Garjajew, 1901); C — *Acanthogammarus grewingkii* (Dybowsky, 1874); D — *Carinurus amentatus* G. Karaman, 1976; E — *Brandtia latissima lata* (Dybowsky, 1874). Масштаб: 10 мкм.

Fig. 5. Scaly microstructures.

A — *Pallasea viridis* (Garjajew, 1901); B — *Propachygammarus dryschenkoi* (Garjajew, 1901); C — *Acanthogammarus grewingkii* (Dybowsky, 1874); D — *Carinurus amentatus* G. Karaman, 1976; E — *Brandtia latissima lata* (Dybowsky, 1874). Scale bars: 10 μ m.

Ceratogammarus acerus Bazikalova, 1937 (см. Табл. 1, Рис. 7А–В). Также и у морских амфипод описаны структуры (Halcrow, Bousfield, 1987), подобные которым не встречены пока у видов из Байкала (язычковидные микротрихи).

У облигатного некрофага *Ommatogammarus albinus* (Dybowsky, 1874) кутикулярные покровы настолько пропитаны жиром, что от него не удалось освободиться с помощью всех использованных способов очистки. На

некоторых снимках едва видны асимметричные полигоны. Можно лишь предполагать, что у этого вида кутикула либо гладкая, либо с очень короткими микротрихами.

У одного вида на голове и сегментах мезосомы встречается один тип микрокутикулярных структур. Тем не менее, вариабельность этих структур у некоторых видов можно наблюдать даже на небольшой поверхности интегумента. Это проявляется в размерах, взаимном расположении микротрих, форме

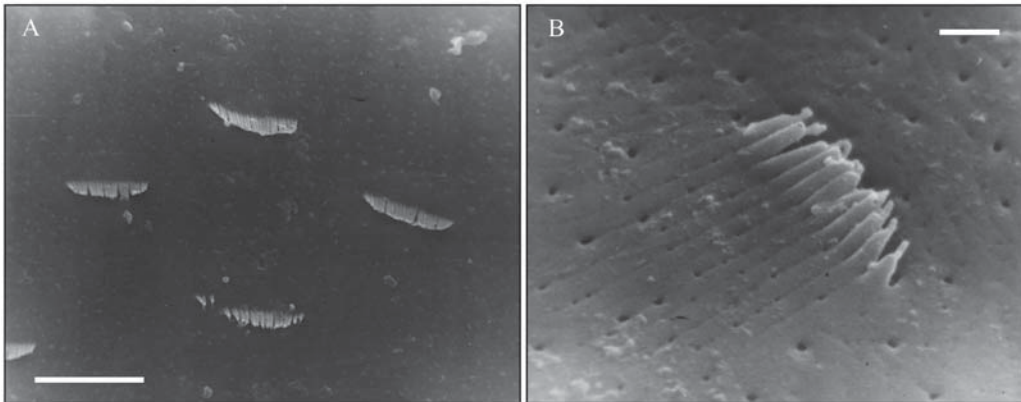


Рис. 6. Гребневидные структуры *Parapallasea borowskii* (Dybowsky, 1874). Масштаб (мкм): А — 10; В — 1.

Fig. 6. Comb-shaped microstructures in *Parapallasea borowskii* (Dybowsky, 1874). Scale bars (μm): А — 10; В — 1.

и количестве сторон полигонов. В пределах вида изменчивости структур не обнаружено. Различий в строении кутикулярных структур головы и сегментов мезосомы между самцами и самками не было отмечено.

Визуальное отсутствие пор у некоторых видов байкальских амфипод, в основном у видов с чешуйчатыми структурами и сложными длинными микротрихами, объясняется тем, что последние закрывают собой поры. Разнообразные варианты взаимного расположения пор и микротрих хорошо проиллюстрированы микрофотографиями срезов кутикулы представителей разных надсемейств амфипод (в основном морских), исследованных с помощью метода трансмиссионной электронной микроскопии (Halcrow, 1993). Показано, что микротрихи могут выходить из глубины поры (*Hyale nilssoni* (Rathke, 1843), *Orchestia gammarellus* (Pallas, 1766)), прикрепляясь к ее периметру и располагаясь над порами (*Megalorchestia minor* (Bousfield, 1957)). Иногда микротрихи как бы являются продолжением верхнего слоя кутикулы, они плотно прилегают к поверхности и полностью закрывают собой поры (*Tiron tropakis* Barnard, 1972, *Pardaliscasp.*) (Halcrow, 1993).

Полигоны у байкальских видов, как правило, асимметричные и могут различаться по количеству сторон, форме и размерам

даже у одного экземпляра (и даже на соседних участках кутикулы). Абсолютно правильных, симметричных полигонов, как, например, у талитрид (Halcrow, Bousfield, 1987; Halcrow, 1993), у байкальских амфипод не обнаружено. Любопытно, что из всей обширной группы амфипод только у талитрид кутикулярные покровы некальцифицированные (Halcrow, 1993). Может быть, асимметрия полигонов байкальских и небайкальских неталитридных амфипод объясняется неравномерным отложением солей кальция? Или при высушивании образцов у видов с кальцифицированными покровами происходит неравномерное стягивание кутикулы? У многих байкальских видов полигоны не имеют четких границ, у некоторых они скрыты густыми микро- и макротрихами. Также встречаются аполигональные кутикулярные поверхности, как и у морских видов. Размеры полигонов у разных видов варьируют в нешироких пределах (диаметр порядка 10–30 мкм). Прослеживается зависимость величины полигонов от размеров особей (например, у мелкого *Hyalellopsis latipes* Bazikalova, 1945 — около 13 мкм в диаметре, у крупного *Acanthogammarus grewingkii* (Dybowsky, 1874) от 20 до 30 мкм).

Для кутикулярных призм также характерна асимметрия и варибельность разме-

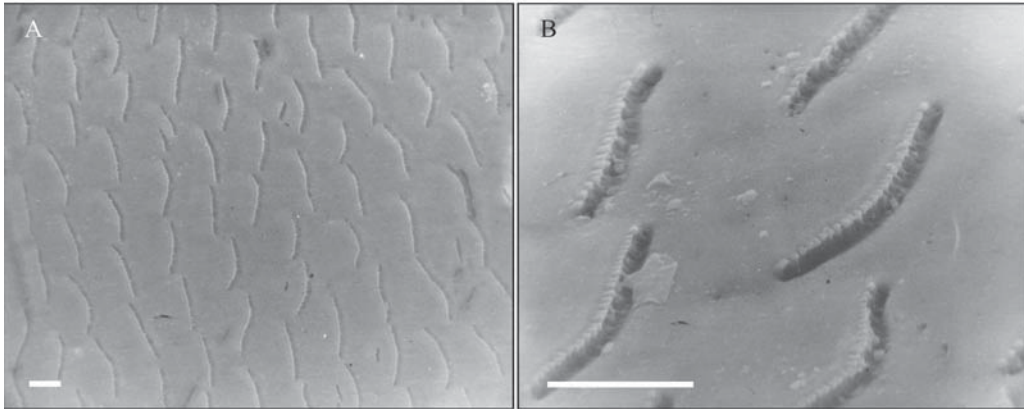


Рис. 7. Бороздчатые структуры *Ceratogammarus acerus* Bazikalova, 1937). Масштаб (мкм): А, В — 10.
Fig. 7. Grooved microstructures in *Ceratogammarus acerus* Bazikalova, 1937. Scale bars (μm): А, В — 10.

ров. Так, у *H. strauchii* встречаются почти квадратные ($16 \times 17,5$ мкм) и удлиненные призм (от 9×14 до 12×24 мкм).

Размеры микротрих, напротив, очень варьируют и не коррелируют с длиной тела. Зубцевидные микротрихи взрослого *Abyssogammarus swartschewskii* Sowinsky, 1915 (длина тела 35 мм) измеряются десятными долями микрона ($0,1-0,2$ мкм), а сложные микротрихи ювенильного *Heterogammarus sophianosii* (Dybowsky, 1874) (длина тела 9,9 мм) достигают 7–9 мкм. Длина центральных макротрих в сложных кутикулярных образованиях может достигать и большей величины (42 мкм у *H. latipes* и 47 мкм у *Echiuropsus seidlitzii* (Dybowsky, 1874)).

Обсуждение

Большинство исследованных представителей семейства Gammaridae обладают микрокутикулярными структурами в виде простых микротрих (зубцевидных, стержневидных, щетинковидных и, иногда, шишковидных) и лишь немногие виды имеют сложные микротрихи (например, *Heterogammarus sophianosii*). У видов этого семейства тело гладкое, стройное, без кутикулярных выростов.

В семейство Acanthogammaridae входят виды с твердыми покровами тела и кутикулярным вооружением в виде килей, зубцов и

обширных вздутий. Представители подсемейства Acanthogammarinae снабжены срединными возвышениями в виде хорошо развитых зубцов или килей, краевые ряды также в виде сильных зубцов, килей или сильно выраженных вздутий, а боковые развиты слабо или отсутствуют. Исследованные виды этого подсемейства имеют сложные микротрихи, они часто образуют структуры типа “пчелиных сот” и “рыбьей чешуи”. У представителей подсемейства Garjajewiinae срединный ряд возвышений в виде килей, краевые ряды в виде неясных вздутий, боковые отсутствуют. У всех исследованных видов подсемейства, за исключением *Koshovia mirabilis* Bazikalova, 1975, микрокутикулярное вооружение представлено простыми микротрихами (зубцевидными, шишковидными, щетинковидными).

Семейство Pallaseidae объединяет виды, у которых срединный ряд возвышений отсутствует или развит слабо, а боковые и краевые ряды в виде зубцов или хорошо заметных килей. У видов этого семейства отмечены как сложные (чешуйчатые) так и простые (стилентовидные, ланцетовидные, зубцевидные) микротрихи, а у вида *Nakonboeckia strauchii* кутикулярные блоки с шишковидными микротрихами.

Большинство представителей семейства Carinogammaridae имеют слабое срединное

вооружение в виде продольных килей или бугорков, боковые ряды отсутствуют, краевые же в виде слабых вздутий или отсутствуют. У исследованных видов семейства отмечены простые (зубцевидные, щетинковидные, ланцетовидные) и сложные микротрихи, и ни разу — сотообразные структуры, характерные для вооруженных форм.

У единственного представителя семейства Macrohectopodidae — *Macrohectopus branickii* — микротрихи простые зубцевидные.

Гладкие формы семейства Pachychesiidae имеют простые шишковидные микротрихи, ассоциированные с крупными порами.

Единую группу образуют роды *Pallasea* и *Poekilogammarus* (часть) семейства Pallaseidae; к ним примыкают *Acanthogammarus grewingkii*, *Carinurus amentatus* G. Karaman, 1976, *Brandtia latissima lata* (Dybowsky, 1874), роды *Hyalellopsis* и *Propachygammarus* семейства Acanthogammaridae. Внутри группы наблюдается постепенный переход от чешуйчатых структур (полигоны, ограниченные по периметру слившимися микротрихами) к кутикуле с неясными полигонами и разьединенными микротрихами (*Pallasea grubii* (Dybowsky, 1874), *Poekilogammarus pictus* (Dybowsky, 1874), *P. sukaczewi* Sowinsky, 1915), с одной стороны, и к укорочению (редукции) микротрих — с другой стороны (*Poekilogammarus semenkewitschii*, *P. unguisetosus*). Строение микрокутикулярных структур подтверждает справедливость объединения родов *Hyalellopsis* и *Boeckaxelia* в один род *Hyalellopsis* и слияния родов *Brandtia* и *Spinacanthus* (Базикалова, 1948).

Другую группу образуют виды родов *Eulimnogammarus*, *Micruropus*, *Abyssogammarus*, *Heterogammarus*, *Corophiomorphus*, *Macropereiopis* семейства Gammaridae. В нее же входят представители небайкальского пресноводного рода *Gammarus* из этого же семейства: *Gammarus lacustris* (наши данные), *G. palustris* Bousfield, 1969 (Halcrow, 1993), *G. pseudolimnaeus* Bousfield, 1958 (Olyslager, Williams, 1993). Они характери-

зуются неясными полигонами с рядами зубцевидных микротрих.

Микрокутикулярные структуры двух видов рода *Parapallasea*, условно относимого к семейству Pallaseidae, *Parapallasea lagowskii* (Dybowsky, 1874) и *P. puzillii*, сходны между собой, что может послужить доводом против выделения *P. puzillii* в отдельный род *Palicarinus* (Barnard, Barnard, 1983). Ранее нецелесообразность этого выделения была показана на основе макроморфологических признаков (Тахтеев, 2000). Однако третий вид рода — *Parapallasea borowskii* — характеризуется совершенно иными, гребневидными структурами, хотя также образованными из слившихся микротрих. Эти структуры имеют сходство с таковыми у *Ceratogammarus acerus* — представителя рода, наиболее близкого к *Parapallasea* из этого же семейства.

На основании полученных данных сложно сделать вывод о возможности применения микроморфологических признаков в таксономии байкальских амфипод. Их значимость в определенной степени прослеживается на уровне семейств и подсемейств, иногда родов и реже видов.

Устройство микротрих у байкальских видов, как мы считаем, в большей степени обусловлено условиями обитания амфипод и их поведением, чем филетическим сходством. В Байкале амфиподы населяют все зоны глубин, вплоть до максимальных, и все биотопы. Это потребовало выработки самых разнообразных приспособлений к условиям среды обитания (морфологических, физиологических, поведенческих). Строение микрокутикулярных структур является одной из адаптаций к разнообразным условиям среды. Бентосные амфиподы, в особенности обитатели каменистых грунтов прибрежной зоны, нуждаются в защите от твердого и, зачастую, подвижного субстрата. И действительно, литоральные виды имеют более твердые и прочные покровы по сравнению с глубоководными видами, а их микрокутикулярные структуры у многих представлены чешуйками и длинными сложны-

ми микротрихами. Кроме того, для больших глубин Байкала характерен высокий уровень растворимости карбоната в связи с повышенным содержанием CO_2 (устное сообщение И.Б. Мизандронцева), что выражается в меньшей минерализации кутикулярных покровов глубоководных амфипод. Специальных исследований на эту тему не проводилось, но визуальные наблюдения подтверждают эту гипотезу.

Как и щетинки у олигохет (Семерной, 2004), длинные волоски и обильные микротрихи у зарывающихся амфипод выполняют защитную функцию, предохраняя тело от сдавливания частицами грунта. Способность к плаванию также накладывает отпечаток на строение микрокутикулярных структур: у планктонного и многих нектобентических видов покровы гладкие с короткими простыми микротрихами, плотно прилегающими к поверхности тела. По данным Putz и Buchholz (1991), бентосные и планктонные виды также различаются по степени минерализации, хитинизации и толщине слоев интегумента. У пелагических видов интегумент слабо минерализован, и с ростом животного его толщина не увеличивается. Напротив, интегумент бентических видов более толстый и сильно минерализованный, а его толщина увеличивается по мере роста животного (Putz, Buchholz, 1991). Сложно сказать, какие факторы были определяющими в формировании тех или иных микроморфологических признаков, тем более что достоверных знаний о функциях микрокутикулярных структур недостаточно. Поэтому нельзя не согласиться с мнением Halcrow и Bousfield (1987), что “на филогенетически значимые микроструктурные сходства накладываются сходства, отражающие похожие внешние условия и (или) стиль жизни”.

Однако далеко не все сходства и особенности можно объяснить родством форм, или похожими условиями обитания, или их сочетанием. Как показано выше, аналогичные кутикулярные структуры наблюдаются у некоторых байкальских и морских амфипод. Естественно, здесь не может быть и

речи о близком родстве между ними. Эти виды относятся к очень далекому семейству, сформировавшимся в разное время в удаленных водоемах. Это сходство также не может быть обусловлено конвергенцией, так как исследованные морские и байкальские виды со сходной поверхностью кутикулы относятся к разным жизненным формам и обитают в совершенно различных условиях среды. Очевидно, это не что иное, как проявление на микроуровне номогенетических параллелизмов. Сходство внешней морфологии байкальских и небайкальских амфипод на макроуровне, например, одинаковый характер кутикулярного вооружения тела, неоднократно отмечалось ранее (Базикалова, 1940; Andres, 1990; De Broeyer, Klages, 1991; Dejoux, 1992; Martens, 1997; Тахтеев, 2000).

Функциональное значение микрокутикулярных структур обсуждается в ряде публикаций. Из этих работ следует, что основная функция пор — транспортная, а микровыростов — защитная и гидродинамическая. Особенно много работ посвящено поровым каналам. У декапод (Crustacea, Decapoda) через поровый канал обеспечивается транспорт между кутикулой и эпидермальной цитоплазмой материалов резорбции старой кутикулы в предлиночный период и карбоната кальция в течение послелиночной кальцификации (Roer, Dillaman, 1984; Halcrow, 1985; Halcrow, Bousfield, 1987). Несомненно, такие же функции выполняет поровый канал амфипод, за исключением транспорта кальция у талитрид с неминерализованной кутикулой (Halcrow, 1993). Посредством поровых каналов через кутикулу также происходит газообмен (Dennell, 1960), рассеивание феромонов (Halcrow, Bousfield, 1987), перенос различных субстанций, смазывающих и защищающих кутикулу (Halcrow, 1985; Halcrow, Bousfield, 1987), проведение воды и восковидного вещества (Moore, Francis, 1985). Предполагается, что секрет, выделяемый поровыми каналами, препятствует поселению организмов на поверхности тела (Halcrow, 1978, 1985). Макропоры являются выходами слизистых желез (Shyamasundaru,

Hanumatha Rao, 1974, цит. по: Duncan, 1985). Меньше известно о функциях микротрих. По мнению разных авторов, они предохраняют кутикулярные покровы от поселений микроорганизмов и различных сессильных организмов (Cuadras, 1982; Powell, Halcrow, 1982; Halcrow, Bousfield, 1987), защищают сенсиллы от повреждения (Halcrow, 1987) и выполняют гидродинамические функции: замедление погружения, изменение потока воды вокруг тела (Halcrow, Bousfield, 1987).

Наиболее важной функцией микротрих нам представляется гидродинамическая. У видов с сильно развитым вооружением тела микрокутикулярные структуры представлены в основном сложными микротрихами, что подтверждает предположение об их гидродинамической роли. Самое большое разнообразие сложных микротрих наблюдается у вооруженных представителей семейств Acanthogammaridae (подсем. Acanthogammarinae) и Pallaseidae. Как и макровыросты (зубцы, кили), микровыросты облегчают парение в воде и замедляют погружение, увеличивая площадь поверхности тела. В качестве примера можно указать на наличие удлиненных центральных микротрих в сложных микротрихах срединного ряда возвышений у *A. grewingkii* (по сравнению с другими участками кутикулы). У гладких и слабовооруженных видов, многие из которых являются хорошими пловцами, в основном развиты ряды простых микротрих, прилегающих к поверхности интегумента и не мешающих продвижению в толще воды.

Несомненно, что микротрихи также играют важную роль в упрочении экзоскелета и предохранении тела от повреждений. Наружный скелет ракообразных построен, главным образом, из хитина с отложениями солей кальция в виде кристаллов кальцита и аморфного карбоната кальция. Прочность экзоскелета амфипод, как мы считаем, обеспечивается комбинацией разных факторов: толщиной кутикулы, степенью отложения солей кальция, формой микротрих и их обилием. Кутикулярные структуры типа “сот” и “рыбьей чешуи” образуют у многих видов

амфипод настоящую строительную арматуру, подобную металлическим конструкциям при строительстве кирпичных домов. Эту группу видов с прочным наружным скелетом составляют панцирные пелофилы (*Carinurus*, *Coniurus*), эпибентические вагильные прямоплавцы, способные ходить по дну и плавать (*Acanthogammarus*), некоторые фитофильные формы (*Pallasea*), вооруженные ходячие формы с расширенным телом (*Hyalellopsis*, *Brandtia*) и некоторые другие. Сложные множественные микротрихи также служат для упрочения экзоскелета и предохранения тела от повреждений частицами грунта (бентические и зарывающиеся виды). Например, у мелкого рачка *Hyalellopsis latipes* (5 мм), тело покрыто очень длинными и густыми макротрихами (до 42 мкм), что сопоставимо с длиной центральных макротрих (до 47 мкм) более крупного (около 9 мм) *Echiuropus seidlitzii*.

Вероятно, микротрихи защищают поровые каналы от засорения частицами грунта. Как показывают наши исследования, у многих видов, живущих на дне и зарывающихся в грунт, наружное окончание поровых каналов закрыто микротрихами (например, *E. seidlitzii*, *K. mirabilis*, *H. latipes* и др.). Наоборот, у паразитических амфипод рода *Pachyschysis*, живущих в течение всей жизни в марсупиуме или жаберной полости крупных амфипод-хозяев, а также у некоторых нектобентических видов (*C. acerus*, *P. borowskii* и др.) крупные поры микротрихами не скрыты.

Репеллентная роль микротрих по отношению к микроорганизмам на нашем материале не подтвердилась. Как у видов с гладкой кутикулой, так и у видов, имеющих плотно расположенные сложные микротрихи (как неповрежденные, так и обломанные), поверхность интегумента зачастую была покрыта колониями микроорганизмов.

Настоящая работа представляет собой лишь первый шаг в изучении несенсорных микрокутикулярных структур байкальских амфипод. Дальнейшие исследования, проведенные на большем числе видов, в том

числе близкородственных, и с использованием образцов от разных частей тела и его придатков, могут дать интересную и полезную дополнительную информацию.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю признательность А.В. Курьлеву за обеспечение работы на электронном микроскопе, Г. Шапеллю (G. Charelle) за присланные отгиски статей, Г.Ф. Мазеповой и И.Б. Мизандронцеву за просмотр рукописи и критические замечания, М.М. Масленниковой за изготовление фотографий, А.А. Широкой за оформление рисунков.

Литература

- Базикалова А.А. 1940. Каспийские элементы в фауне амфипод Байкала // Труды Байкальской лимнологической станции. Т.10. С.357–367.
- Базикалова А.А. 1948. Заметки об амфиподах Байкала // Труды Байкальской лимнологической станции. Т.12. С.20–32.
- Механикова И.В., Тахтеев В.В., Тимошкин О.А. 1995. Исследование органов боковой линии у амфипод (Crustacea, Amphipoda). 2. Сравнительный анализ органов боковой линии у различных представителей бокоплавов // Зоологический журнал. Т.74. №3. С.43–53.
- Механикова И.В., Тахтеев В.В. 2001. Индивидуальная изменчивость микрокутикулярных структур некоторых видов байкальских амфипод // Исследования фауны водоемов Восточной Сибири: Сборник научных трудов. Иркутск: Иркутский университет. С.71–87.
- Семерной В.П. 2004. Олигохеты (Annelida: Clitellata, Oligochaeta) озера Байкал (морфологические, экологические, фаунистические и исторические аспекты исследования). Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук. 47 с.
- Тахтеев В.В. 1999. Ревизия рода *Odontogammarus* (Crustacea Amphipoda Gammaridea) // Зоологический журнал. Т.78. №7. С.796–810.
- Тахтеев В.В. 2000. Очерки о бокоплавах озера Байкал (систематика, сравнительная экология, эволюция). Иркутск: Изд-во Иркутского университета. 355 с.
- Тахтеев В.В., Механикова И.В. 1996. Распределение эндемичных нектобентических бокоплавов в озере Байкал // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. Т.101. №4. С.39–48.
- Тимошкин О.А., Механикова И.В., Тахтеев В.В. 1995. Исследование органов боковой линии у амфипод (Crustacea, Amphipoda). 1. Локализация, возрастная и индивидуальная изменчивость органов боковой линии у байкальской пелагической амфиподы *Macrohectopus branickii* // Зоологический журнал. Т.74. №3. С.35–42.
- Andres H.G. 1990. Amphipoda (Flohkrebe) // Sieg J., Wdigele J.W. (Hrsg.). Fauna der Antarktis. Berlin und Hamburg: Verlag Paul Parey. S.133–143.
- Barnard J.L. 1969. The families and genera of marine gammaridean Amphipoda // Bulletin of United States National Museum. Vol.271. P.1–535.
- Barnard J.L., Barnard C.M. 1983. Freshwater Amphipoda of the world. Virginia: Mt. Vernon. 830 p.
- Bekman M.Yu., Kamal'tynov R.M., Mekhanikova I.V., Takhteev V.V. 1998. List of Gammaridae species // Kozhova O.M., Izmet'eva L.R. (eds.). Lake Baikal: Evolution and Biodiversity. Leiden: Backhuys Publ. P.388–397.
- Bousfield E.L. 1978. A revised classification and phylogeny of amphipod crustaceans // Transaction of the Royal Society of Canada. Ser.4. Vol.16. P.343–390.
- Bradbury M.R., Bradbury J.H., Williams W.D. 1998. Scanning electron microscope studies of rugosities, cuticular microstructures of taxonomic significance of the Australian amphipod family Neoniphargidae // Crustaceana. Vol.71. No.6. P.603–614.
- Cuadras J. 1982. Microtrichs of amphipod Crustacea. Morphology and distribution // Marine Behavior Physiology. Vol.8. P.333–343.
- De Broyer C., Klages M. 1991. A new *Epimeria* (Crustacea, Amphipoda, Paramphithoidae) from the Weddell Sea // Antarctic Science. Vol.3. No.2. P.159–166.
- Dejoux C. 1992. The Mollusca // Lake Titikaka: a synthesis of limnological knowledge. Dordrecht/Boston/London: Kluwer Academic Publ. P.346–356.
- Dennell R. 1960. Integument and exoskeleton // Waterman T.H. (ed.). The physiology of Crustacea. Vol. 1. New York: Academic Press. P.449–472.
- Duncan K.W. 1985. Cuticular microstructures of terrestrial Amphipoda (Crustacea, Family Talitridae) // Zoologischer Anzeiger. Vol.215. P.140–146.
- Graf F., Sellem E. 1970. Les formations épicuticulaires des gnathopodes d'*Orchestia* (Crustacé, Amphipode): étude morphologique et topographique au cours du développement post-embryonnaire // Comptes rendus de l'Académie des Sciences. Vol.270. P.1472–1475.
- Halcrow K. 1978. Modified pore canals in the cuticle of *Gammarus* (Crustacea: Amphipoda); a study by scanning and transmission electron microscopy // Tissue and Cell. Vol.10. P.659–670.
- Halcrow K. 1993. Pore canal systems and associated cuticular microstructures in amphipod crustaceans // Horst M.N., Freeman J.A. (eds.). The Crustacean integument: morphology and biochemistry. P.39–77.
- Halcrow K., Bousfield E.L. 1987. Scanning electron microscopy of surface microstructure of some gammaridean amphipod crustaceans // Journal of Crustacean Biology. Vol.7. No.2. P.274–287.
- Hinton H.R. 1970. Some little known surface structure // H.R. Hepburn (ed.). Insect ultrastructure. Oxford: Blackwell Scient. Publ. P.41–58.

- Jacques F. 1989. The setal system of crustaceans: Types of setae, groupings, and functional morphology // Felgenhauer B., Watling L., Thistle A.B. (eds). Functional morphology of feeding and grooming in Crustacea. Rotterdam: A.A.Balkema Publ. P.1–13.
- Lincoln R.J., Hurley D.E. 1981. The calceolus, a sensory structure of gammaridean amphipods (Amphipoda: Gammaridea) // Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology. Vol.40. P.103–116.
- Martens K. 1997. Speciation in ancient lakes // Trends in Ecology and Evolution. Vol.12. No.5. P.177–182.
- Martin J.W., France S.C., Van Dover C.L. 1993. *Halice hesmonectes*, a new species of pardaliscid amphipod (Crustacea, Peracarida) from hydrothermal vents in the eastern Pacific // Canadian Journal of Zoology. Vol.71. P.1724–1732.
- Moore P.G., Francis C.H. 1985. On the water relations and osmoregulation of the beach-hopper *Orchestia gammarellus* (Pallas) (Crustacea: Amphipoda) // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. Vol.94. P.131–150.
- Olyslager N.J., Williams D.D. 1993. Function of the type II microtrich sensilla on the lotic amphipod, *Gammarus pseudolimnaeus* Bousfield // Hydrobiologia. Vol.259. P.17–31.
- Oshel P.E., Steele D.H. 1988. Comparative morphology of amphipod setae, and a proposed classification of setal types // Crustaceana. Vol.13. P.90–99.
- Powell C.V.L., Halcrow K. 1982. The surface micro-structure of marine and terrestrial Isopoda (Crustacea, Peracarida) // Zoomorphology. Vol.101. P.151–164.
- Рытз К., Buchholz F. 1991. Comparative ultrastructure of the cuticle of some pelagic, nektobentic and benthic malacostracan crustaceans // Marine Biology. Vol.110. P.49–58.
- Richards A.G. 1951. The integument of arthropods. Minneapolis: Univ. of Minnesota Press. 411 p.
- Roer R., Dillaman R. 1984. The structure and calcification of the crustacean cuticle // American Zoologist. Vol.24. P.893–909.
- Steele V.J., Steele D.H. 1993. Presence of two types of calceoli on *Gammarus angoulosus* (Amphipoda: Gammaridea) // Journal of Crustacean Biology. Vol.13. No.3. P.538–543.
- Takhteev V.V. 1995. The gammarid genus *Poekilogammarus* Stebbing, 1899, in Lake Baikal, Siberia (Crustacea Amphipoda Gammaridea) // Arthropoda Selecta. Vol.4. No.1. P.7–64.
- Takhteev V.V. 1997. The gammarid genus *Plesiogammarus* Stebbing, 1899, in Lake Baikal, Siberia (Crustacea Amphipoda Gammaridea) // Arthropoda Selecta. Vol.6. No.1/2. P.31–54.
- Watling L. 1989. A classification system for crustacean setae based on the homology concept // Functional morphology of feeding and grooming in Crustacea / Felgenhauer B., Watling L., Thistle A.B. (eds). Rotterdam: A.A.Balkema. P.15–26.