

Correlation between body length and habitat depth in endemic amphipods of Lake Baikal

Original Article

LIMNOLOGY
FRESHWATER
BIOLOGYYudinceva A.V.^{1*}, Bukin Yu.S.^{1,2}, Romanova E.V.¹¹Limnological Institute of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Ulan-Batorskaya st., 3, Irkutsk, 664033, Russia²Irkutsk State University, Faculty of Biology and Soil Science, Sukhe-Batora St., 5, Irkutsk, 664011, Russia

ABSTRACT. Amphipods (Crustacea, Amphipoda) are among the most ancient and taxonomically diverse invertebrate groups in Lake Baikal, comprising over 350 morphological species and subspecies. This group of Baikal endemics has remarkably divergent morphological features and occupies various biotopes and depths of the lake (from shallow waters to the deepest zones). This study examines the relationship between maximum body length and habitat depth in Baikal amphipods. The analysis of the literature data has shown that most species have a body length that does not exceed 40 mm. Amphipod species are unevenly distributed by depth, with most of them inhabiting the littoral (0 – 20 m) and sublittoral (20 – 70 m) zones. We show that both dwarf forms of Baikal amphipods (body length < 5 mm) and giant forms (body length > 50 mm) occupy deep-water zones of Lake Baikal, but the dwarf forms mainly inhabit the littoral and sublittoral zones. Statistical analysis revealed a moderate positive correlation between amphipod body length and habitat depth. The removal of the parasitic genus *Pachyschysis* Bazikalova, 1945 from the dataset led to an increase in the correlation strength.

Keywords: Amphipoda, adaptation, body length, habitat depth, dwarf species, giant species, Baikal

For citation: Yudinceva A.V., Bukin Yu.S., Romanova E.V. Correlation between body length and habitat depth in endemic amphipods of Lake Baikal // Limnology and Freshwater Biology. 2025. - № 4. - P. 761-779. DOI: 10.31951/2658-3518-2025-A-4-761

1. Introduction

Amphipods (order Amphipoda, subphylum Crustacea) are one of the most ancient and taxonomically diverse groups of invertebrates in Lake Baikal, comprising over 350 described morphological species and subspecies (Kamaltynov, 2001; Sherbakov, 1999). More than 30 million years of evolution in Lake Baikal have led to the formation of a large ecological and morphological diversity of amphipods. Amphipods occupy different habitats and differ in body size, coloration, and armament patterns (Bazikalova, 1945). One of the features of Baikal amphipods is the existence of giant and dwarf forms (Bazikalova, 1945; Takhteev, 2000). Baikal amphipods are classified into five groups depending on body size: dwarf (< 5 mm), small (5 – 10 mm), medium (10 – 20 mm), large (20 – 50 mm), and giant (> 50 mm) (Sherbakov et al., 1998). Researchers have put forward many hypotheses about the appearance of dwarf and giant amphipod forms in Lake Baikal. Gigantism in Baikal amphipods was explained

by adaptation to predator defense (Bazikalova and Taliev, 1948) and to high concentrations of oxygen in the water (Chapelle and Peck, 1999; 2004). The dwarfism of the amphipods was explained by a lack of nutrition, adaptation to the effects of predators (Bazikalova, 1962), or parasitism by microsporidia (Takhteev, 2000). Lake Baikal's fauna includes both dwarf and giant forms of organisms from different taxonomic groups. Researchers have recorded giant forms in mollusks (Sitnikova and Shimaraev, 2001), algae (Meyer, 1922; Kozhov, 1947), rotifers (Yaschnov, 1922), and fish (Svetovidov, 1931). Dwarf forms are also present in mollusks (Sitnikova and Shimaraev, 2001), ciliates, fish, polychaetes, and isopods (Bazikalova, 1948).

Baikal amphipods have different types of food sources: some species (e.g., *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) and *Eulimnogammarus verrucosus* (Gerstfeldt, 1858)) are predominantly herbivorous, while there are carnivores, scavengers, and parasites (Takhteev, 2000; Morino et al., 2000). Recent research has shown that Baikal amphipods are predominantly

*Corresponding author.

E-mail address: yudinceva.a@yandex.ru (A.V. Yudinceva)

Received: April 07, 2025; **Accepted:** August 13, 2025;

Available online: August 31, 2025

© Author(s) 2025. This work is distributed under the Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License.



omnivorous (Takhteev et al., 2003; Mekhanikova, 2010; Mekhanikova et al., 2023). Species of the genus *Pachyschesis* Bazikalova, 1945 exhibit pronounced ecological and trophic specialization. They are parasites of large amphipod species, feeding on their eggs in the marsupium (brood chamber) (Takhteev, 2000). Their small body length (6 – 17.6 mm) is a consequence of the limited size of the host's marsupium and the available food sources (Takhteev, 2000).

The following deep zones are recognized in Lake Baikal: the littoral (0 – 20 m), sublittoral (20 – 70 m), supra-abyssal (70 – 250 m), and abyssal (depths > 250 m) zones (Kozhov, 1962). Remarkably, Lake Baikal's amphipod fauna includes true deep-sea (abyssal) species inhabiting depths > 500 m (Bazikalova, 1945). Baikal amphipods include both stenobathic (narrow depth-range) and eurybathic (wide depth-range) species (Bazikalova, 1945). *Macrohectopus branickii* (Dybowsky, 1874) is a unique pelagic amphipod species in Lake Baikal. This species has morphological and physiological adaptations that allow it to inhabit the entire water column of the lake (Bazikalova, 1945; Timoshkin et al., 1995). Shallow-water and deep-water amphipod species exhibit morphological differences. Shallow-water species usually have dense bodies, short appendages, and bright coloration. In contrast, deep-water species typically have pale pigmentation on their body and eyes (sometimes complete loss of eyes), elongated appendages, and lateral body compression (Bazikalova, 1945).

Thus, amphipods inhabit all depths and biotopes of Lake Baikal, from littoral rock and sand substrates to abyssal soft sediments. These findings raise a question regarding the relationship between amphipod body size and habitat depth. Prior studies on this topic (Chapelle and Peck, 1999; Chapelle, 2002) relied on limited sampling (226 species), suggesting that results could differ with expanded taxonomic coverage. Over the past 25 years, numerous new amphipod species have been described, including 12 species of *Pachyschesis* (Takhteev, 2000), 3 species of *Acanthogammarus* (Takhteev, 2000), 3 species of *Eulimnogammarus* (Bedulina et al., 2014; Moskalenko et al., 2020), and 4 subspecies of *Dorogostaiskia* (Daneliya and Väinölä, 2014).

In this study, we analyze the correlation between habitat depths (defined as the depth range where a species occurs most frequently) and maximum body length in 336 amphipod taxa (species and subspecies) from Lake Baikal. Analyses were performed separately on both the complete species set (for overall patterns) and a subset excluding parasitic species from the genus *Pachyschesis* (for free-living species relationships). This study also examines variations in both amphipod body length distributions and species diversity across depth gradients.

2. Materials and methods

Body length and depth distributions data for Lake Baikal amphipods were compiled from published literature sources (Dorogostaisky, 1930; Bazikalova,

1945; 1948; 1959; 1962; 1975; Bekman et al., 1998; Takhteev, 2000; 2021; Kamaltynov, 2001; Daneliya and Väinölä, 2014; Bedulina et al., 2014; Moskalenko et al., 2020; Mekhanikova et al., 2001). For species with reported body length ranges, the maximum recorded value was used in all analyses. To account for discrepancies in reported habitat depths across sources, we selected the most frequently recorded depth range for each species. When sources reported only a single depth value or lacked frequency data, that value was used in analyses. We excluded from the dataset the records with incomplete length/depth information and all Angara River endemic species.

Following these exclusions, the dataset included comprehensive body length and habitat depth data for 336 species and subspecies of Baikal amphipods (Additional file 1). Where available, both species-level and subspecies-specific data were retained to maximize the dataset. Species names were standardized in accordance with the World Register of Marine Species (WoRMS) database (Horton et al., 2024). The dataset additionally incorporated categorical body size classifications (dwarf, small, medium, large, giant) for each taxon, as detailed in Additional file 1.

Analyses were conducted on the complete dataset of 336 Baikal amphipod taxa, and a subset of 320 taxa excluding *Pachyschesis* species. For each taxon, we generated 100 depth values by random sampling from a uniform distribution bounded by its minimum and maximum reported habitat depths.

The body length-depth relationship was analyzed using generalized additive models (GAMs) implemented in the «mgcv» package (Wood, 2011). Depth was modeled as a smoothed term with restricted cubic splines ($k = 3$ basis functions), balancing flexibility to capture nonlinear patterns against model simplicity.

Normality of body length distributions was evaluated using Shapiro-Wilk tests (Shapiro and Wilk, 1965). Both observed and simulated depth distributions were evaluated for normality using Lilliefors tests implemented in the «nortest» package (Gross et al., 2015).

Body length and species depth distributions were visualized as histograms, generated with the «ggplot2» package (Wickham and Sievert, 2009).

Length-depth relationships were represented as a scatterplot using the «ggplot2» package. Local regression (LOESS) was applied to fit a trend line with 95% confidence intervals to the scatterplot. Outliers were identified as taxa exhibiting absolute GAM residuals > 2 from the mean residual value. Both the LOESS regression analysis and outlier detection procedures used dataset included empirically observed depth records and uniformly generated depth values, to comprehensively represent each taxon's bathymetric distribution. To improve plot interpretability, taxa points were randomly jittered within their reported bathymetric distributions.

All correlations were calculated using Spearman's method (Spearman, 1961) implemented in the «coin» package (Hothorn et al., 2006).

All statistical analyses and data visualizations were conducted in R (version 4.3.3).

3. Results

The Shapiro-Wilk test indicated significant deviation from normality for maximum body length across all Baikal amphipod taxa ($W = 0.83$, $p\text{-value} < 2.2e^{-16}$). The majority (91%) of Lake Baikal amphipod taxa exhibited body lengths < 40 mm (Additional file 1), with a pronounced length frequency peak between 2 – 20 mm (Fig. 1A). Across all analyzed amphipod taxa, the mean maximum body length was 19.4 mm with a median of 15 mm, revealing significant right-skewness in the length distribution. Body length classification (Sherbakov et al., 1998) revealed the following composition of Lake Baikal's amphipod assemblage: dwarf species (34 – 39), small species (75 – 83), medium species (108 – 115), large species (88 – 93), and giant species (18 – 19) (Additional file 1). The variation in species counts across size categories reflects intentional inclusion of borderline cases where maximum recorded lengths fell precisely at class boundaries. These threshold specimens were conservatively counted in both adjacent categories.

Depth distribution analysis across all 336 amphipod taxa revealed significant non-normality (Lilliefors test: $D = 0.25$, $p\text{-value} < 2.2e^{-16}$) with pronounced right-skewness (Fig. 1B), with a median depth of 62 m and mean of 213 m. (Fig. 1B). The majority of Baikal amphipod species occur predominantly ≤ 300 m. Below this threshold, species richness remained stable from 300 m to maximum depth.

After excluding *Pachyschesis* specimens from the dataset, the distributions of body length and depth retained their fundamental characteristics. Both variables showed strong non-normality: body lengths (Shapiro-Wilk $W = 0.84$, $p\text{-value} < 2.2e^{-16}$) and habitat depths (Lilliefors $D = 0.26$, $p\text{-value} < 2.2e^{-16}$). Notably, deviations from normality were more pronounced in the *Pachyschesis*-excluded subset than in the full dataset.

Spearman's correlation analysis revealed a moderate positive relationship between body length and habitat depth in Baikal amphipods ($r = 0.317$ and $p\text{-value} < 1e^{-4}$). This statistically significant association suggests a progressive increase in amphipod body size with greater habitat depth.

The correlation between body length and habitat depth strengthened after excluding *Pachyschesis* species, revealing a more pronounced positive relationship ($r = 0.357$ and $p\text{-value} < 1e^{-4}$).

The scatter plot of body length versus habitat depth corroborates the correlation analysis results (Fig. 2). Body length exhibits a sharp increase from surface waters to 100 m depth, followed by a more gradual increase between 100 and 500 m. Amphipod body length shows minimal variation between 500 – 650 m depth. Below 650 m to the maximum recorded depths, body length exhibits a gradual increase (Fig. 2A). The largest-bodied amphipod species consistently appear as statistical outliers in the body length-depth relationship (Fig. 2A). The 19 outlier species (Additional file 2) included *Brachyuropus grewingkii* (Dybowsky, 1874), *Cornugammarus maximus* (Garajeff, 1901) (Fig. 3A), *Acanthogammarus* (*Ancyracanthus*) *lappaceus* Takhteev,

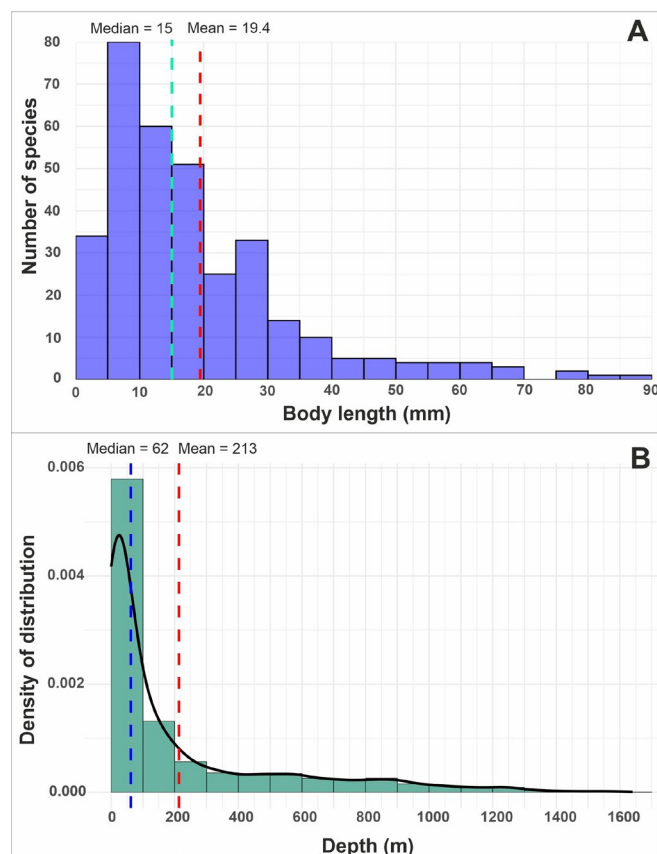


Fig.1. Body length (A) and habitat depth (B) distributions in Baikal amphipods.

2001, *Acanthogammarus* (*Acanthogammarus*) *gracilispinus* Takhteev, 2001 (Fig. 3B), and *Acanthogammarus* (*Ancyracanthus*) *victorii* (Dybowsky, 1874) (Fig. 3C), among others.

Excluding *Pachyschesis* species reveals a more pronounced triphasic depth-length relationship: amphipod body length increases steeply from surface waters to 110 m, undergoes gradual decline to 210 m, and stabilizes below this threshold (Fig. 2B). Below 210 m depth, amphipod body length shows a gradual increase continuing to the maximum depth. Outlier species identification remained consistent between both the full dataset and the *Pachyschesis*-excluded subset.

The body length-depth distribution (Fig. 2) shows dwarf forms predominantly inhabit littoral and sublittoral zones, while giant forms are distributed across all depth strata. Nevertheless, dwarf forms also occur in abyssal depths (Fig. 2).

4. Discussion

Correlation analysis demonstrated a significant positive relationship between body length and habitat depth in Lake Baikal amphipods. This association strengthened when excluding species of the parasitic genus *Pachyschesis* revealing a more pronounced depth-length relationship among free-living amphipods. The exclusion was justified as *Pachyschesis* exhibits distinct size constraints from its parasitic lifestyle, where body length is limited by host dimensions rather than environmental depth gradients.

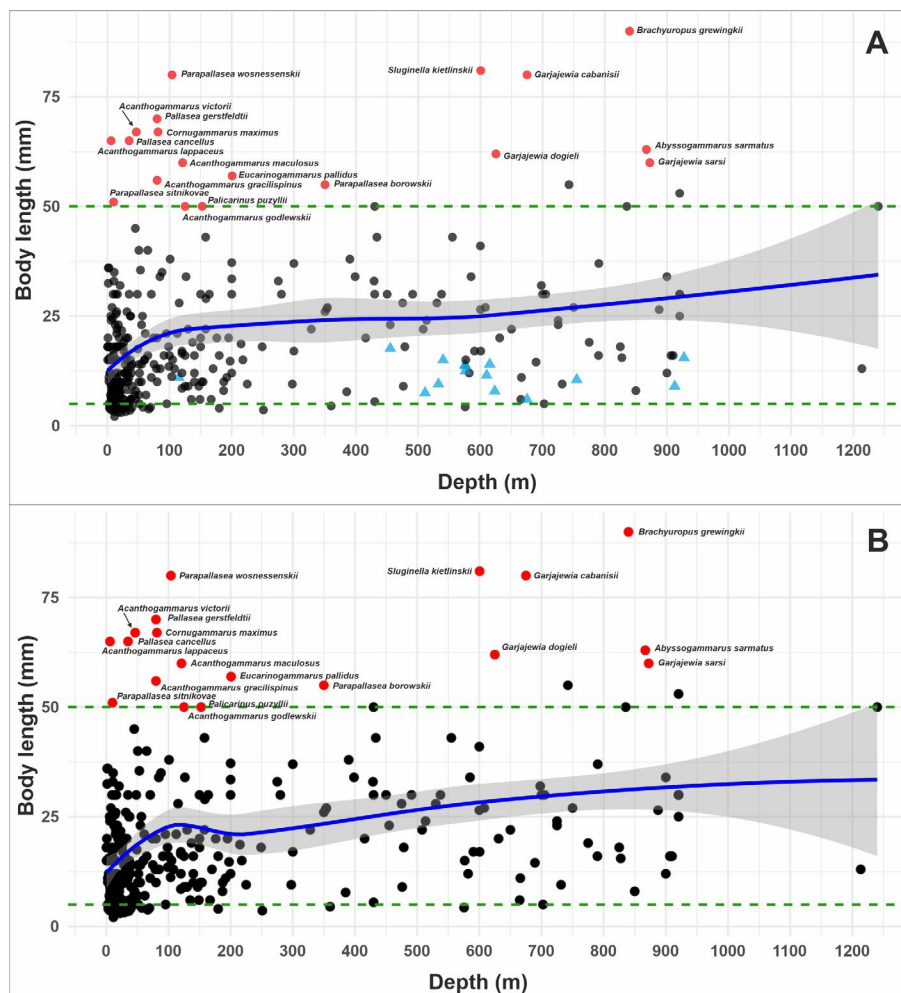


Fig.2. Body length distribution across habitat depths in Lake Baikal amphipods

A – Body length distribution across habitat depths for all sampled Baikal amphipods.

B – Distribution of body length across habitat depths for amphipod species excluding *Pachyschesis* spp.

Note: Red points represent statistical outliers. The blue trend line shows LOESS local regression, with gray shading indicating the 95% confidence interval. Green dotted lines mark length thresholds for dwarf species (< 5 mm) and giant species (> 50 mm). Jittered points show individual specimens (blue triangles = *Pachyschesis*).

Early research consistently classified *Dorogostaiskia parasitica* (Dybowski, 1874) as a parasite of Lubomirskiidae Weltner, 1895 sponges in Lake Baikal. However, gut content analyses have revealed its polyphagous nature, with food bolus examinations showing mixed plant and animal material (Mekhanikova, 2001; Mekhanikova and Vorobyeva, 2018). Contrary to historical reports, *D. parasitica* shows no evidence of parasitic behavior toward Lubomirskiidae sponges. Although frequently associated with sponge habitats, its diet consists primarily of algae, with no observable damage to sponge tissues. These findings justify including *D. parasitica* and its subspecies in our analysis, unlike the truly parasitic *Pachyschesis* species whose size is constrained by host morphology.

The analysis revealed that the majority species of the dataset had average body lengths ranging from 10 to 20 mm, encompassing both the mean (19.4 mm) and median (15 mm) values of the body length distribution (Fig. 1A). The histogram further indicated that most Baikal amphipod species (91 %) exhibit body lengths below 40 mm (Fig. 1A). Species diversity was highest in the littoral and sublittoral zones of Lake Baikal, with lower diversity observed in the supraabyssal and abyssal zones (Fig. 1B). The higher biological productivity

and diverse substrates characteristic in littoral and sublittoral zones provide amphipods with stable food resources, while environmental heterogeneity facilitates diverse morpho-ecological adaptations (Rusinek et al., 2012).

Our analysis revealed that dwarf forms are predominantly concentrated in littoral and sublittoral zones (Fig. 2), although some species extend into abyssal habitats, for instance *Aspretus puer* (Bazikalova, 1975) (36 – 1115 m depth range), *Micruropus parvulus* Bazikalova, 1945 (40 – 680 m), and *Profundalia tenuis* (Bazikalova, 1945) (5 – 1400 m) (Additional file 1). Giant forms are also present in littoral and sublittoral zones (Fig. 2). Representative species include: *A. victorii* (Fig. 3B) (3 – 90 m), *Parapallasea sitnikovae* Tachteev, 2001 (5 – 15 m), *Pallasea cancellus* (Pallas, 1772) (2 – 10 m), and *A. lappaceus* (10 – 60 m) (Additional file 1).

The evolutionary drivers of dwarfism and gigantism in Lake Baikal amphipods remain debated. Multiple competing hypotheses have been proposed to explain these extreme size variations. Bazikalova suggested both giant and dwarf amphipod forms represent adaptive responses to predation pressure, primarily from Cottoidei fishes (Bazikalova, 1948). Supporting evidence comes from littoral zone studies demonstrating

active predation by cottoid fishes on multiple amphipod genera, including *Eulimnogammarus*, *Pallasea* Bate, 1863, *Brandtia* Bate, 1863, *Micruropus* Stebbing, 1899, and *Crypturopus* Sowinsky, 1915 (Tolmacheva, 2007). Notably, the maximum body length of consumed amphipod species measures 35 mm (Tolmacheva, 2007), suggesting size-selective predation pressure. Deep-water fish in Lake Baikal show distinct trophic preferences, with pelagic amphipod *M. branickii* (Dzyuba, 2004; Sideleva and Kozlova, 2010). Earlier work by Bazikalova and Taliev (1948) demonstrated that cottoid fishes preferentially consume smooth-bodied amphipods, with armored species appearing predominantly as juveniles in their gut contents. Their research also revealed significant spatial overlap between cottoid fishes' distributions and habitats occupied by smooth amphipods. This interpretation was later challenged by Takhteev (2000), who maintained that while extreme body size (largest amphipod species) might offer secondary anti-predator benefits, it likely evolved primarily through other selective pressures rather than as a direct predator defense mechanism.

The origins of dwarfism in Lake Baikal amphipods have been extensively documented in Bazikalova's papers (1951; 1962). Her research hypothesized that fetalization (the retention of juvenile characteristics in adults) characterizes all *Micruropus* species, proposing this phenomenon occurred through two distinct phases. The first phase was driven by enhanced predator avoidance through improved burrowing capability, and intense interspecific competition (Bazikalova, 1962). The second phase of fetalization resulted from both exposure to cold temperatures and chronic food limitation (Bazikalova, 1962). This secondary fetalization wave was particularly pronounced in the genera *Micruropus* and *Pseudomicruropus* (Bazikalova, 1962). Bazikalova and other researchers hypothesized that environmental stressors could promote sexual dimorphism through dwarf male development, thereby optimizing resource allocation toward female fecundity and offspring survival (Bazikalova, 1962; Bekman, 1958).

An alternative hypothesis implicates parasitic infections, particularly microsporidian pathogens, as potential drivers of dwarfism in Baikal amphipods (Takhteev, 2000; Takhteev et al., 2003). Previous study confirmed that microsporidian infections can induce intersexuality (the simultaneous development of male and female characteristics) via endocrine disruption (Ginsburger-Vogel, 1991). Takhteev's research documented an intersexual specimen of *B. grewingkii*, leading to the hypothesis that microsporidian infections may explain both male dwarfism in certain species, and the marked female-biased sex ratios observed in some *Pseudomicruropus* populations (Takhteev, 2000; Takhteev et al., 2003). Molecular evidence confirms microsporidian presence in multiple Baikal amphipod species (Dimova et al., 2018), though current data remain limited to littoral and sublittoral taxa. The causal relationship between microsporidian infection and body size reduction requires rigorous experimental validation, representing a critical direction for future research.

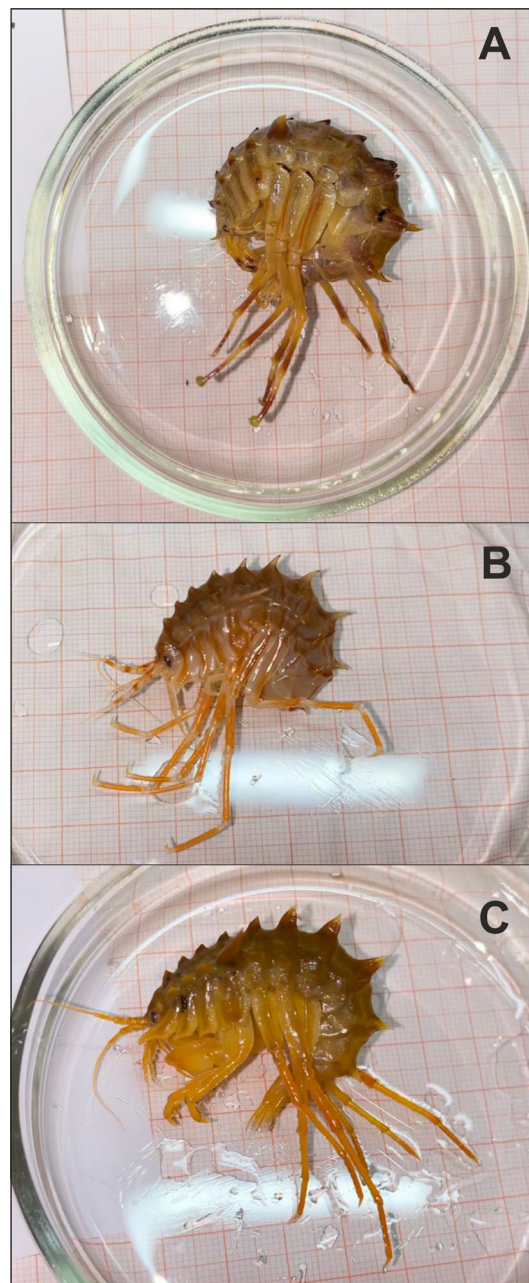


Fig.3. Baikal amphipods. A – *Cornugammarus maximus*. B – *Acanthogammarus (Acanthogammarus) gracilispinus*. C – *Acanthogammarus (Ancyracanthus) victorii*. Photo by A.V. Yudinceva.

Abiotic factors have been extensively hypothesized to drive gigantism in Lake Baikal's endemic fauna. This phenomenon has been documented across multiple taxonomic groups, including algae (genus *Draparnaldioides* C.Meyer & Skabichevskij, 1976) (Meyer, 1922; Kozhov, 1947), Rotifera (Yaschnov, 1922), and Cottoidei fishes (Svetovidov, 1931). Early researchers proposed several abiotic mechanisms: Yaschnov (1922) advocated a thermal hypothesis, attributing gigantism solely to the lake's perpetually cold waters, Kozhov (1947) expanded this framework, incorporating Baikal's unique dissolved gas regime, Vereshchagin (1940) proposed the impact of two factors: the lake's anomalous water density profiles and distinctive ionic composition with atypical solute concentrations.

These abiotic hypotheses, however, cannot explain the occurrence of dwarfism in multiple Lake Baikal taxa, including ciliates, polychaetes, isopods, and fishes (Bazikalova, 1948). Bazikalova (1948) argued that biotic factors – particularly predator-prey dynamics – rather than physicochemical conditions drove the evolution of both giant and dwarf amphipod forms. While resource availability is frequently associated with large body size evolution (Peters, 1986), Baikal's littoral zone presents a paradox: despite exhibiting the lake's highest productivity, it is dominated by small-bodied amphipods under continuous predation pressure. Bazikalova (1948) hypothesized that pan-Baikal distribution and morphological diversification in amphipods were driven by predator-mediated selection that led to streamlined body plans enhancing escape performance and accelerated life history traits such as early maturation, rapid embryogenesis and increased annual reproductive cycles.

While both dwarf and giant amphipod morphotypes occur across all depth zones of Lake Baikal, this ubiquitous distribution pattern does not extend to other benthic fauna. The distribution of giant morphotypes within the gastropod subfamily Benedictiinae (Clessin, 1880) shows distinct bathymetric and habitat preferences. These large-bodied forms predominantly occupy soft sublittoral sediments (40 – 200 m depth), proximal zones near river inflows, and steep underwater slope environments (Sitnikova and Shimaraev, 2001). Dwarf morphotypes of Benedictiinae exhibit a distinct bathymetric distribution, predominantly occupying depths exceeding 200 – 300 m and hard substrate environments, underwater elevated features (Sitnikova and Shimaraev, 2001). This bathymetric and substrate segregation reflects fundamental reproductive adaptations of gastropods. Giant mollusks deposit their egg capsules either on their own shells or on those of other large conspecifics, while dwarf mollusks lack this ability and must attach capsules to hard substrates (Sitnikova and Shimaraev, 2001). The substrate preference appears linked to calcium acquisition, as hard substrates may serve as crucial mineral sources (Piggott and Dussart, 1995) in Baikal's ion-poor waters (total dissolved ions ≈ 96 mg/L; Khodzher et al., 2017). This dependency manifests differently across morphotypes. Lightweight yet robust shells of giant mollusks provide stability on soft-bottom habitats, whereas reduced shell size and absence of periostracal extensions in dwarf Benedictia forms decrease stability on soft sediments. Trophic ecology further differentiates these morphotypes. Giant mollusks dominate the productive sublittoral zone (40 – 200 m), whereas dwarf forms persist in deeper aphotic zones (> 300 m), where food supply depends largely on sinking detritus (Sitnikova and Shimaraev, 2001).

Recent research on Stomatopoda (Crustacea) has identified substrate type as a key determinant of body size variation (Reaka, 2017). The study revealed that soft substrate specialists (inhabiting silt/sand environments) exhibit significantly larger body sizes and hard substrate dwellers (occupying rocky/coral habitats) are consistently smaller in length.

De Broyer's comprehensive analysis of 1215 benthic amphipod species revealed a distinct latitudinal gradient in body size distribution (De Broyer, 1977). The study showed that giant species (body length $\geq 2 \times$ average length) had significantly higher representation in polar regions compared to temperate and tropical zones. The author proposed a multifactorial explanation for polar gigantism, including low water temperatures, limited food availability, and predation pressure (De Broyer, 1977).

Chapelle and Peck's (1999) large-scale analysis of 1853 marine and freshwater amphipod species demonstrated a positive correlation between body length and dissolved oxygen concentration (Chapelle and Peck, 1999; 2004). They interpreted this relationship as reflecting both improved oxygen availability (enabling effective whole-body gas exchange) in oxygenated waters and reduced metabolic demands under low-temperature conditions (Chapelle and Peck, 1999; 2004). This oxygen-gigantism hypothesis gained widespread recognition and was later corroborated by several independent studies (McClain and Rex, 2001; Spicer and Morley, 2019; Chapelle, 2002). An alternative explanation suggests that cold-water conditions – through reduced oxygen diffusion rates and increased viscosity (Verberk and Atkinson, 2013) – may decrease oxygen bioavailability, potentially favoring larger body sizes in organisms with less efficient respiratory regulation (Verberk et al., 2011). Notably, research on Antarctic pycnogonids (Pycnogonida) found no correlation between body size and oxygen concentration (Woods et al., 2009), challenging the oxygen hypothesis's universality. Takhteev acknowledged the oxygen hypothesis as a plausible explanation for Baikal amphipod gigantism, while emphasizing that the lake's high oxygen levels likely represent just one contributing factor among others (Takhteev, 2000).

Analysis of body size-depth relationships across marine ecosystems reveals taxon-specific patterns. Most marine taxa demonstrate a negative correlation between body size and depth (size reduction with increasing depth). However, notable exceptions exist – Ophiuroidea (brittle stars) and Porifera (sponges) exhibit a positive size-depth relationship (Van der Grint and Rogers, 2015). Intriguingly, even within the same taxonomic class, divergent patterns emerge. For example, among crustaceans, Malacostraca show decreasing body size with depth, while Maxillopoda display no significant size-depth relationship (Van der Grint and Rogers, 2015).

Notably, the giant amphipod *Alicella gigantea* Chevreux, 1899 (body length 240 – 340 mm) (Barnard and Ingram, 1986; De Broyer and Thurston, 1987) was found on abyssal plains of the Northern Hemisphere at depths of 4850 – 7000 m (with one specimen recorded at 1720 m) (Barnard and Ingram, 1986; Jamieson et al., 2013), specifically in the North Atlantic Ocean and near the Hawaiian Islands (Barnard and Ingram, 1986; De Broyer and Thurston, 1987). In this amphipod species, researchers identified genes under positive selection associated with «glycerolipid metabolism», «response to starvation», and «meiosis». Additionally, they dis-

covered genes involved in inositol phosphate metabolism, insulin signaling, and glycogenesis signaling (Li et al., 2021). These genetic modifications in *A. gigantea* may constitute an adaptive response to extreme abyssal conditions, simultaneously conferring resistance to high hydrostatic pressure and enhancing survival under food-limited environments (Li et al., 2021).

Jeffery et al. (2017) hypothesized that the enlarged genome size in giant Baikal amphipod species is associated with their increased cell size. Additionally, they proposed that the observed positive genome size-depth correlation could reflect underlying developmental constraints, as larger genomes are typically associated with reduced cell division rates.

The observed body length variation in Baikal amphipods likely results from multiple interacting biotic and abiotic factors, with differential effects across species. Lake Baikal's dynamic geological history – characterized by major climatic oscillations (Qiu et al., 1993), sedimentation regime shifts (Kalmychikov et al., 2007), and tectonic activity (Horiuchi et al., 2000; Mats et al., 2011) – created selective pressures that may have driven morphological adaptations. During glacial periods, reduced primary productivity (Qiu et al., 1993) probably selected for energy conservation strategies, potentially influencing body size evolution. Predation represents another critical selective force, as evidenced by the ecological advantage of large body size and robust armor – the largest amphipod species experience significantly lower predation pressure from fish (Bazikalova and Taliev, 1948). This suggests a complex interplay between: abiotic drivers (climate-mediated resource availability) and biotic factors (predator-prey dynamics) in shaping the amphipod size spectrum.

While microsporidian infections are known to alter body length in non-Baikal amphipod species (particularly males; Ginsburger-Vogel, 1991), their potential role in Lake Baikal is not entirely defined despite the detection of microsporidian DNA in several endemic species (Dimova et al., 2018). This warrants further investigation into parasite-mediated size effects. Our findings challenge the oxygen-size hypothesis for Baikal amphipods. We observed a positive body length-depth correlation despite decreasing oxygen concentrations with depth (Khodzher et al., 2017) and co-occurrence of dwarf and giant forms at identical depths. Considering persistently high dissolved oxygen levels throughout the water column of Lake Baikal (9.5 – 14.5 mg/L; Khodzher et al., 2017), we assume that oxygen availability alone cannot explain size variation. The simultaneous occurrence of dwarf and giant amphipods at identical depths in Lake Baikal indicates that body size diversification likely emerged through temporal fluctuations in selective pressures in the ecosystem provided by both biotic and abiotic factors.

5. Conclusions

The study reveals that most Lake Baikal amphipods have body lengths under 40 mm, with mean and median maximum lengths of 19.4 mm and 15 mm, respectively. Species diversity is highest in the littoral

(0 – 20 m) and sublittoral (20 – 70 m) zones, declining significantly below 300 m depth. Correlation analysis showed a moderate positive relationship between body length and habitat depth ($r = 0.317$), which strengthened ($r = 0.357$) when the parasitic genus *Pachyschysis* was excluded. Notably, both giant and dwarf amphipod species occur across all depth zones, including the abyssal.

While a body length-depth relationship was observed, the potential influence of additional abiotic and biotic factors indicates that future studies should incorporate comprehensive environmental data to fully elucidate the underlying mechanisms.

Acknowledgements

The work was supported by budget funding topic No. 0279-2021-0010 of the Federal State Budgetary Scientific Institution Limnological Institute of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences.

Conflict of interest

The authors declare no competing interest.

References

- Barnard J.L., Ingram C.L. 1986. The supergiant amphipod *Alicella gigantea* Chevreux from the North Pacific gyre. *Journal of Crustacean Biology* 6(4): 825–839. DOI: [10.1163/193724086X00613](https://doi.org/10.1163/193724086X00613)
- Bazikalova A.Ya. 1945. Amphipods of Lake Baikal. *Proceedings of the Baikal Limnological Station*. (in Russian)
- Bazikalova A.Ya. 1948. Notes on the amphipods of Baikal. *Trudy Baikalskoi limnologicheskoi stantsii* [Proceedings of the Baikal Limnological Station] 12: 20–32. (in Russian)
- Bazikalova A.Ya. 1951. Morphological features of juvenile stages of Baikal amphipods. *Trudy Baikalskoi limnologicheskoi stantsii* [Proceedings of the Baikal Limnological Station] 13: 120–205. (in Russian)
- Bazikalova A.Ya. 1959. New species of amphipods from Maloye More. *Trudy Baikalskoi limnologicheskoi stantsii* [Proceedings of the Baikal Limnological Station] 17: 512–519. (in Russian)
- Bazikalova A.Ya. 1962. Taxonomy, ecology, and distribution of the genera *Micruropus* Stebbing and *Pseudomicruropus* nov. gen. (Amphipoda, Gammaridea). *Sistematika i ekologiya rakoobraznykh Baikala* [Taxonomy and Ecology of Baikal Crustaceans]. *Trudy Limnologicheskogo instituta* [Transactions of the Limnological Institute] 2(22): 3–140. (in Russian)
- Bazikalova A.Ya. 1975. On the taxonomy of Baikal amphipods (Genera *Carinogammarus* Stebbing, *Eucarinogammarus* (Sow.), and *Asprogammarus* gen. n.). In: *New Data on the Fauna of Baikal*. Novosibirsk: Nauka, pp. 31–81. (in Russian)
- Bazikalova A.Ya., Taliev D.N. 1948. On some dependencies of divergent evolution of Amphipoda and Cottoidei in Lake Baikal. (in Russian)
- Bedulina D.S., Takhteev V.V., Pogrebnyak S.G. et al. 2014. On *Eulimnogammarus messerschmidii*, sp. n. (Amphipoda: Gammaridea). *Zootaxa*, 3838(5), 518–544. DOI: [10.11646/zootaxa.3838.5.2](https://doi.org/10.11646/zootaxa.3838.5.2)
- Bekman M.Y., Kamal'tynov R.M., Mekhanikova I.V. et al. 1998. List of Gammaridae species. In: Kozhova O. M., L. R. Izmet'seva (Eds.), *Lake Baikal, Evolution and Biodiversity*. Leiden: Backhuys Publ., pp. 388–397.

- Bekman M.Yu. 1958. On dwarf males in Baikal endemics. Doklady AN SSSR [Reports of the USSR Academy of Sciences] 120(1): 208. (in Russian)
- Chapelle G. 2002. Antarctic and Baikal amphipods: a key for understanding polar gigantism. Ph. D. thesis, Unviersite Catholique de Louvain, Belgium.
- Chapelle G., Peck L.S. 1999. Polar gigantism dictated by oxygen availability. Nature 399(6732): 114–115. DOI: [10.1038/20099](https://doi.org/10.1038/20099)
- Chapelle G., Peck L.S. 2004. Amphipod crustacean size spectra: new insights in the relationship between size and oxygen. Oikos 106(1): 167–175. DOI: [10.1111/j.0030-1299.2004.12934.x](https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12934.x)
- Daneliya M.E., Väinölä R. 2014. Five subspecies of the *Dorogostaiskia parasitica* complex (Dybowsky) (Crustacea: Amphipoda: Acanthogammaridae), epibionts of sponges in Lake Baikal. Hydrobiologia 739: 95–117. DOI: [10.1007/s10750-013-1671-x](https://doi.org/10.1007/s10750-013-1671-x)
- De Broyer C., Thurston M.H. 1987. New Atlantic material and redescription of the type specimens of the giant abyssal amphipod *Alicella gigantea* Chevreux (Crustacea). Zoologica Scripta 16(4): 335–350. DOI: [10.1111/j.1463-6409.1987.tb00079.x](https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.1987.tb00079.x)
- De Broyer C. 1977. Analysis of the gigantism and dwarfness of Antarctic and Subantarctic Gammaridean Amphipoda. In: Adaptations within Antarctic ecosystems, pp. 327–334.
- Dimova M., Madyarova E., Gurkov A. et al. 2018. Genetic diversity of Microsporidia in the circulatory system of endemic amphipods from different locations and depths of ancient Lake Baikal. PeerJ 6: e5329. DOI: [10.7717/peerj.5329](https://doi.org/10.7717/peerj.5329)
- Dorogostaisky V.Ch. 1930. New materials for the carcinological fauna of Lake Baikal. Trudy Komissii po izucheniyu ozera Baikala [Proceedings of the Commission for the Study of Lake Baikal] 2: 49–76. (in Russian)
- Dzyuba E.V. 2004. Study of feeding strategies of pelagic fishes in Baikal. Doctoral dissertation, Papanin Institute for Biology of Inland Waters, RAS, Russia. (in Russian)
- Ginsburger-Vogel T. 1991. Intersexuality in *Orchestia mediterranea* Costa, 1853, and *Orchestia aestuarensis* Wildish, 1987 (Amphipoda): a consequence of hybridization or parasitic infestation?. Journal of Crustacean Biology 11(4): 530–539. DOI: [10.2307/1548522](https://doi.org/10.2307/1548522)
- Gross J., Ligges U., Ligges M.U. 2015. Package 'nortest'. Five omnibus tests for testing the composite hypothesis of normality. DOI: [10.32614/CRAN.package.nortest](https://doi.org/10.32614/CRAN.package.nortest)
- Horiuchi K., Minoura K., Hoshino K. et al. 2000. Palaeoenvironmental history of Lake Baikal during the last 23000 years. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 157(1–2): 95–108. DOI: [10.1016/S0031-0182\(99\)00156-X](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(99)00156-X)
- Horton T., Lowry J., De Broyer C. et al. 2024. World Amphipoda Database. Accessed at URL: <https://www.marinespecies.org/amphipoda> on yyyy-mm-dd. (No Title). DOI: [10.14284/368](https://doi.org/10.14284/368)
- Hothorn T., Hornik K., Van De Wiel M.A. et al. 2006. A lego system for conditional inference. The American Statistician 60(3): 257–263. DOI: [10.1198/000313006X118430](https://doi.org/10.1198/000313006X118430)
- Jamieson A.J., Lacey N.C., Lörz A.N. et al. 2013. The supergiant amphipod *Alicella gigantea* (Crustacea: Alicellidae) from hadal depths in the Kermadec Trench, SW Pacific Ocean. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 92: 107–113. DOI: [10.1016/j.dsr2.2012.12.002](https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2012.12.002)
- Jeffery N.W., Yampolsky L., Gregory T.R. 2017. Nuclear DNA content correlates with depth, body size, and diversification rate in amphipod crustaceans from ancient Lake Baikal, Russia. Genome 60(4): 303–309. DOI: [10.1139/gen-2016-0128](https://doi.org/10.1139/gen-2016-0128)
- Kalmychikov G.V., Kuz'Min M.I., Pokrovskii B.G. et al. 2007. Oxygen isotopic composition in diatom algae frustules from Lake Baikal sediments: annual mean temperature variations during the last 40 Ka. In Doklady Earth Sciences 413(1): 206. DOI: [10.1134/S1028334X07020158](https://doi.org/10.1134/S1028334X07020158)
- Kamaltynov R.M. 2001. Amphipods (Amphipoda: Gammaroidea). Annotirovannyi spisok fauny ozera Baikal i ego vodosbornogo basseina [Annotated List of the Fauna of Lake Baikal and Its Drainage Basin] 1(1): 573. (in Russian)
- Khodzher T.V., Domysheva V.M., Sorokovikova L.M. et al. 2017. Current chemical composition of Lake Baikal water. Inland Waters 7(3): 250–258. DOI: [10.1080/20442041.2017.1329982](https://doi.org/10.1080/20442041.2017.1329982)
- Kozhov M.M. 1947. Zhivotnyi mir ozera Baikal [Animal World of Lake Baikal]. Irkutsk: OGIZ. (in Russian)
- Kozhov M.M. 1962. Biologiya ozera Baikal [Biology of Lake Baikal]. Moscow: Nauka. (in Russian)
- Li W., Wang F., Jiang S. et al. 2021. The adaptive evolution and gigantism mechanisms of the hadal "supergiant" amphipod *Alicella gigantea*. Frontiers in Marine Science 8: 743663. DOI: [10.3389/fmars.2021.743663](https://doi.org/10.3389/fmars.2021.743663)
- Mats V.D., Shcherbakov D.Yu., Efimova I.M. 2011. Late Cretaceous–Cenozoic history of the Baikal Basin and the formation of its unique biodiversity. Stratigrafiya. Geologicheskaya korrelyatsiya [Stratigraphy. Geological Correlation] 19(4): 40–61. (in Russian)
- McClain C., Rex M. 2001. The relationship between dissolved oxygen concentration and maximum size in deep-sea turrid gastropods: an application of quantile regression. Marine Biology 139: 681–685. DOI: [10.1007/s002270100617](https://doi.org/10.1007/s002270100617)
- Mekhanikova I.V. 2010. Morphology of mandible and lateral alia in six endemic amphipods (Amphipoda, Gammaridea) from Lake Baikal, in relation to feeding. Crustaceana 83(7): 865–887. DOI: [10.1163/001121610X504289](https://doi.org/10.1163/001121610X504289)
- Mekhanikova I.V., Chapelle G., De Broyer C. 2001. *Echiurops bekmanae* n. sp. (Crustacea, Amphipoda, Carinogammaridae) from Lake Baikal, retrieved by a new deep-water sampling device. Hydrobiologia 462: 241–251. DOI: [10.1023/A:1013184331101](https://doi.org/10.1023/A:1013184331101)
- Mekhanikova I.V., Sitnikova T.Y., Khanaev I.V. 2023. Composition and distribution of macroinvertebrates associated with *Lubomirskia baikalensis* sponges (Spongillida, Lubomirskiidae) during an ecological crisis in lake baikal. Zoologicheskij zhurnal 102(9): 963–979. DOI: [10.31857/S0044513423080081](https://doi.org/10.31857/S0044513423080081)
- Mekhanikova I.V. 2001. Composition and seasonal dynamics of the diet of *Brandtia parasitica* (Dyb.) from Lake Baikal. In: Studies of the Fauna of Water Bodies in Eastern Siberia. Irkutsk: Irkutsk State University, pp. 62–70. (in Russian)
- Mekhanikova I.V., Vorobyeva S.S. 2018. On the diet of symbiotic amphipods *Brandtia parasitica parasitica* (Crustacea, Amphipoda) on diseased Baikal sponges of the family Lubomirskiidae in Southern Baikal. Zoologicheskii zhurnal [Zoological Journal] 97(2): 131–135. DOI: [10.7868/S0044513418020010](https://doi.org/10.7868/S0044513418020010) (in Russian)
- Meyer K.I. 1922. New species of green algae from Lake Baikal. Botanicheskie materialy / Institut sporovykh rastenii Glavnogo botanicheskogo sada RSFSR [Botanical Materials / Institute of Spore Plants of the Main Botanical Garden of the RSFSR] 1(1): 13–15. (in Russian)
- Morino H., Kamaltynov R.M., Nakai K. et al. 2000. Phenetic analysis, trophic specialization and habitat partitioning in the Baikal amphipod genus *Eulimnogammarus* (Crustacea). Advances in Ecological Research 31: 355–376. DOI: [10.1016/S0065-2504\(00\)31019-4](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(00)31019-4)
- Moskalenko V.N., Neretina T.V., Yampolsky L.Y. 2020. To the origin of lake baikal endemic gammarid radiations, with description of two new *Eulimnogammarus* spp. Zootaxa 4766(3): 457–471. DOI: [10.11646/zootaxa.4766.3.5](https://doi.org/10.11646/zootaxa.4766.3.5)
- Peters R.H. 1986. The ecological implications of body size (Vol. 2). Cambridge university press.

Piggott H., Dussart G. 1995. Egg-laying and associated behavioural responses of *Lymnaea peregra* (Müller) and *Lymnaea stagnalis* (L.) to calcium in their environment. *Malacologia* 37: 13–21.

Qiu L., Williams D.F., Gvozdkov A. et al. 1993. Biogenic silica accumulation and paleoproductivity in the northern basin of Lake Baikal during the Holocene. *Geology* 21(1): 25–28. DOI: [10.1130/0091-7613\(1993\)021<0025:BSAPI>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(1993)021<0025:BSAPI>2.3.CO;2)

Reaka M.L. 2017. Biogeographic patterns of body size in stomatopod Crustacea: ecological and evolutionary consequences. In: *Crustacean biogeography*. Routledge, pp. 209–235.

Rusinek O.T., Takhteev V.V., Khodzer T.V. et al. 2012. *Baikal Studies*. Novosibirsk: Nauka. (in Russian)

Shapiro S.S., Wilk M.B. 1965. An analysis of variance test for normality (complete samples) *Biometrika* 52(3–4): 591–611. DOI: [10.1093/biomet/52.3-4.591](https://doi.org/10.1093/biomet/52.3-4.591)

Sherbakov D.Y. 1999. Molecular phylogenetic studies on the origin of biodiversity in Lake Baikal. *Trends in ecology & evolution* 14(3): 92–95. DOI: [10.1016/S0169-5347\(98\)01543-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01543-2)

Sherbakov D.Y., Kamaltynov R.M., Ogarkov O.B. et al. 1998. Patterns of evolutionary change in Baikalian gammarids inferred from DNA sequences (Crustacea, Amphipoda) *Molecular Phylogenetics and Evolution* 10(2): 160–167. DOI: [10.1006/mpev.1997.0482](https://doi.org/10.1006/mpev.1997.0482)

Sideleva V.G., Kozlova T.A. 2010. Comparative study of endemic cottoid fishes (Cottidae, Comephoridae) in relation to their adaptation to pelagic life in Lake Baikal. *Trudy Zoologicheskogo instituta RAN [Proceedings of the Zoological Institute, RAS]* 314(4): 433–447. (in Russian)

Sitnikova T.Ya., Shimaraev M.N. 2001. On deep-water “dwarfs” and “giants” among Baikal endemic gastropods. *Zhurnal obshchei biologii [Journal of General Biology]* 62(3): 226–238. (in Russian)

Spearman C. 1961. The proof and measurement of association between two things. DOI: [10.2307/1412159](https://doi.org/10.2307/1412159)

Spicer J.I., Morley S.A. 2019. Will giant polar amphipods be first to fare badly in an oxygen-poor ocean? Testing hypotheses linking oxygen to body size. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 374(1778): 20190034. DOI: [10.1098/rstb.2019.0034](https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0034)

Svetovidov A.N. 1931. Materials on the taxonomy and biology of graylings in Lake Baikal. *Trudy Baikalskoi limnologicheskoi stantsii [Proceedings of the Baikal Limnological Station]* 1: 19–199. (in Russian)

Takhteev V.V. 2000. *Ocherki o bokoplavakh ozera Baikal: sistematika, sravnitel'naya ekologiya, evolyutsiya [Essays on the Amphipods of Lake Baikal: Taxonomy, Comparative Ecology, Evolution]*. Irkutsk: Irkutsk State University. (in Russian)

Takhteev V.V. 2021. On the taxonomy and ecology of the genus *Leptostenus* (Crustacea, Amphipoda) from Lake Baikal, with the description of two new species. *Zoologicheskii zhurnal [Zoological Journal]* 100(9): 984–1001. DOI: [10.31857/S0044513421070126](https://doi.org/10.31857/S0044513421070126) (in Russian)

Takhteev V.V., Mekhanikova I.V., Govorukhina E.B. 2003. Ecological mechanisms of endemic evolution of amphipods (Crustacea: Amphipoda) in Lake Baikal. *Sibirskii ekologicheskii zhurnal [Siberian Ecological Journal]* 10(3): 305–310. (in Russian)

Timoshkin O.A., Mekhanikova I.V., Shubenkov S.G. 1995. Morphological features of *M. branickii*. (in Russian)

Tolmacheva Yu.P. 2007. Comparative characteristics of the diet of sculpins (Cottoidei) in the littoral zone of Southern Baikal. Doctoral dissertation. (in Russian)

Van der Grient J.M., Rogers A.D. 2015. Body size versus depth: regional and taxonomical variation in deep-sea meio- and macrofaunal organisms. In *Advances in marine biology* 71: 71–108. DOI: [10.1016/bs.amb.2015.07.002](https://doi.org/10.1016/bs.amb.2015.07.002)

Verberk W.C., Atkinson D. 2013. Why polar gigantism and Palaeozoic gigantism are not equivalent: effects of oxygen and temperature on the body size of ectotherms. *Functional Ecology* 27(6): 1275–1285. DOI: [10.1111/1365-2435.12152](https://doi.org/10.1111/1365-2435.12152)

Verberk W.C., Bilton D.T., Calosi P. et al. 2011. Oxygen supply in aquatic ectotherms: partial pressure and solubility together explain biodiversity and size patterns. *Ecology* 92(8): 1565–1572. DOI: [10.1890/10-2369.1](https://doi.org/10.1890/10-2369.1)

Vereshchagin G.Yu. 1940. Origin and history of Baikal, its fauna and flora. *Trudy Baikalskoi limnologicheskoi stantsii AN SSSR [Proceedings of the Baikal Limnological Station, USSR Academy of Sciences]* 10. (in Russian)

Wickham H., Sievert C. 2009. *ggplot2: elegant graphics for data analysis* 10. New York: Springer, pp. 978–980.

Wood S.N. 2011. Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. *Journal of the Royal Statistical Society Series B: Statistical Methodology* 73(1): 3–36. DOI: [10.1111/j.1467-9868.2010.00749.x](https://doi.org/10.1111/j.1467-9868.2010.00749.x)

Woods H.A., Moran A.L., Arango C.P. et al. 2009. Oxygen hypothesis of polar gigantism not supported by performance of Antarctic pycnogonids in hypoxia. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276(1659): 1069–1075. DOI: [10.1098/rspb.2008.1489](https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1489)

Yaschnov V.A. 1922. Plankton of Lake Baikal based on materials from the Baikal Expedition of the Zoological Museum of Moscow University in 1917. (in Russian)

Корреляция длины тела и глубины обитания у эндемичных амфипод озера Байкал

Оригинальная статья

LIMNOLOGY
FRESHWATER
BIOLOGYЮдинцева А.В.^{1*}, Букин Ю.С.^{1,2}, Романова Е.В.¹¹ Лимнологический институт Сибирского отделения Российской академии наук, ул. Улан-Баторская, 3, Иркутск, 664033, Россия² Иркутский Государственный Университет, Биолого-почвенный факультет, ул. Сухэ-Батора, 5, Иркутск, 664011, Россия

АННОТАЦИЯ. Амфиподы (Crustacea, Amphipoda) являются одной из наиболее древних и таксономически разнообразных групп беспозвоночных озера Байкал, которая включает свыше 350 морфологических видов и подвидов. Особенности этой группы байкальских эндемиков являются их большое морфологическое разнообразие, а также обитание на различных глубинах (от уреза до максимальных глубин) и в разнообразных биотопах озера. В данной работе исследовалась взаимосвязь максимальной длины тела и глубины обитания байкальских амфипод. Анализ литературных данных показал, что длина тела большинства описанных видов не превышает 40 мм. Распределение видов по глубинам озера неоднородно: большая часть видового разнообразия амфипод сконцентрирована в литоральной (0 – 20 м) и сублиторальной (20 – 70 м) зонах. Показано, что карликовые и гигантские формы байкальских амфипод встречаются во всех глубинных зонах Байкала, однако, карликовые формы распространены преимущественно в литоральной и сублиторальной зонах. Статистический анализ выявил умеренную положительную корреляцию между длиной тела амфипод и глубиной их обитания. При исключении из анализа данных о представителях паразитического рода *Pachyschysis* Bazikalova, 1945, сила корреляции возросла.

Ключевые слова: амфиподы, адаптация, длина тела, карликовые виды, гигантские виды, глубина, Байкал

Для цитирования: Юдинцева А.В., Букин Ю.С., Романова Е.В. Корреляция длины тела и глубины обитания у эндемичных амфипод озера Байкал // Limnology and Freshwater Biology. 2025. - № 4. - С. 761-779. DOI: 10.31951/2658-3518-2025-A-4-761

1. Введение

Бокоплавы или амфиподы (отряд Amphipoda, п\тип Crustacea) являются наиболее древней и таксономически разнообразной группой (более 350 морфологических видов и подвидов) беспозвоночных животных, обитающих в озере Байкал (Камалтынов, 2001; Sherbakov, 1999). Длительная эволюция (более 30 млн лет) в условиях Байкала привела к появлению большого экологического и морфологического разнообразия амфипод. Амфиподы обитают в различных биотопах озера и различаются размером тела, окраской, типом вооружения и др. (Базикалова, 1945). Одной из морфологических особенностей амфипод Байкала является наличие гигантских и карликовых форм (Базикалова, 1945; Тахтеев, 2000). По длине тела байкальских амфипод подразделяют на пять групп: карликовые (менее 5 мм), мелкие (5 – 10 мм), средние (10 – 20 мм), крупные

(20 – 50 мм), и гигантские (более 50 мм) (Sherbakov et al., 1998). Исследователями выдвигались различные гипотезы для объяснения существования карликовых и гигантских форм амфипод Байкала. В качестве возможных причин гигантизма у байкальских амфипод назывались адаптации для защиты от хищников (Базикалова и Талиев, 1948) и к высокой концентрации кислорода в воде (Chapelle and Peck, 1999; 2004), а среди причин карликовости – адаптации к существованию в периоды нехватки пищевых ресурсов, к давлению хищников (Базикалова, 1962), а также паразитарные инвазии, главным образом микроспоридиями (Тахтеев, 2000). Стоит отметить, что наличие карликовых и гигантских форм было обнаружено и у других групп байкальских организмов: гигантские формы были отмечены у моллюсков (Ситникова и Шимараев, 2001), водорослей (Мейер, 1922; Кожов, 1947), коловраток (Яшнов, 1922), рыб (Световидов, 1931), в то время как карликовые

*Автор для переписки.

Адрес e-mail: udinceva.a@yandex.ru (А.В. Юдинцева)

Поступила: 07 апреля 2025; **Принята:** 13 августа 2025;

Опубликована online: 31 августа 2025

© Автор(ы) 2025. Эта работа распространяется под международной лицензией Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0.



формы встречаются среди моллюсков (Ситникова и Шимараев, 2001), инфузорий, рыб, полихет, изопод (Базикалова, 1948).

Спектр питания амфипод Байкала достаточно широк: некоторые виды (например, *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899), *Eulimnogammarus verrucosus* (Gerstfeldt, 1858)) являются преимущественно фитофагами, однако, среди амфипод встречаются хищники, падальщики, паразиты и др. (Тахтеев, 2000; Morino et al., 2000). В недавних работах показано, что байкальские амфиподы являются главным образом полифагами (Тахтеев и др., 2003; Mekhanikova, 2010; Mekhanikova et al., 2023). Виды рода *Pachyschesis* Bazikalova, 1945, имеют выраженную экологическую и трофическую специализацию. Они являются паразитами крупных амфипод, питаются их яйцами в марсупиуме (выводковой камере) (Тахтеев, 2000). Представители данного рода имеют небольшую длину тела (6 – 17,6 мм), что связано с размерами марсупиума вида хозяина, а также ограниченностью пищевого ресурса (Тахтеев, 2000).

В Байкале выделяют четыре глубинных зоны: литоральная (0 – 20 м), сублиторальная (20 – 70 м), супраабиссальная (70 – 250 м) и абиссальная (глубже 250 м) (Кожов, 1962). Особенностью фауны амфипод Байкала является наличие глубоководных (абиссальных) форм, обитающих на глубине более 500 м (Базикалова, 1945). Среди байкальских амфипод встречаются как стенобатные (обитающие в узком диапазоне глубин), так и эврибатные (обитающие в широком диапазоне глубин) виды (Базикалова, 1945). Уникальным по своей морфологии и экологии является пелагический вид *Macrohectopus branickii* (Dybowsky, 1874), который встречается на всех глубинах озера (Базикалова, 1945; Тимошкин и др., 1995). Мелководные виды амфипод отличаются от глубоководных, как правило, плотным телом, короткими конечностями и яркой окраской, тогда как глубоководные виды чаще всего имеют бледную окраску тела и глаз (иногда глаза отсутствуют), длинные конечности и сжатое с боков тело (Базикалова, 1945).

Таким образом, байкальские амфиподы встречаются на всех глубинах и во всех биотопах озера Байкал: – от уреза воды на каменистых и песчаных грунтах до илистого дна озера. В связи с этим возникает задача исследования зависимости между глубиной обитания и длиной тела амфипод. Данный вопрос изучался в ранних работах (Chapelle and Peck, 1999; Chapelle, 2002). Однако набор данных, который анализировался в указанных исследованиях, состоял из неполного списка байкальских видов (226 видов), и поэтому включение данных о большем числе видов может существенно повлиять на результаты анализа. За последние 25 лет было описано множество новых видов байкальских амфипод, например, 12 видов из рода *Pachyschesis* (Тахтеев, 2000), 3 подвида из рода *Acanthogammarus* Stebbing, 1899 (Тахтеев, 2000), 3 вида из рода *Eulimnogammarus* Bazikalova, 1945 (Bedulina et al., 2014; Moskalenko et al., 2020), 4 подвида из рода *Dorogostaiskia* Kamaltynov, 2002 (Daneliya and Väinölä, 2014) и др.

В данной работе исследуется взаимосвязь между глубиной обитания (диапазоном глубин, в пределах которого вид встречается наиболее часто) и максимальной длиной тела у 336 видов и подвигов байкальских амфипод. Анализ проводили по данным полной выборки для оценки общих закономерностей изменения длины тела от глубины обитания видов, а также выборки, исключающей паразитические виды рода *Pachyschesis*, для оценки взаимосвязи глубины обитания и длины тела свободноживущих амфипод. Кроме того, исследовались закономерности распределения длины тела амфипод и их видового разнообразия от глубины обитания.

2. Материалы и методы

Данные о длине тела байкальских амфипод и их вертикальном распространении (по глубине) в Байкале были взяты из литературных источников (Дорогостайский, 1930; Базикалова, 1945; 1948; 1959; 1962; 1975; Bekman et al., 1998; Тахтеев, 2000; 2021; Камалтынов, 2001; Daneliya and Väinölä, 2014; Bedulina et al., 2014; Moskalenko et al., 2020; Mekhanikova et al., 2001). В тех случаях, когда для вида были указаны диапазоны значений длины тела, выбиралось максимальное значение. Поскольку данные о глубине обитания видов различаются у разных авторов, особенно в отношении находок единичных экземпляров, было принято решение использовать данные о наиболее частых глубинах обитания. В тех случаях, когда в источнике не отмечались частые глубины обитания или было отмечено единственное значение глубины – использовались указанные данные. Из анализа были исключены виды, для которых информация о длине тела и/или глубине обитания отсутствовала. В анализ также не вошли виды, которые обитают исключительно в р. Ангаре.

В итоговую таблицу для анализа были включены данные о длине тела и диапазоне типичных глубин обитания для 336 видов и подвигов байкальских амфипод (при наличии подвигов использовались данные как для вида в целом, так и для каждого подвида) (Дополнительный файл 1). Названия видов были унифицированы в соответствии с международной базой данных WoRMS (World Register of Marine Species) (Horton et al., 2024). Также в таблицу были внесены данные о принадлежности каждого вида к категории по длине тела (карликовые, мелкие, средние, крупные, гигантские) (Дополнительный файл 1).

Анализировалась вся выборка байкальских амфипод (336 видов, включая подвиды), а также выборка без данных о видах рода *Pachyschesis* (320 видов, включая подвиды).

Поскольку в анализе используются данные о диапазоне частой глубины обитания, для каждого вида было сгенерировано 100 значений (равномерно распределенных в интервале от минимальной до максимальной глубины) с использованием стандартных средств языка программирования R.

Для анализа зависимости между длиной тела и глубиной обитания был применен метод интерполяции при помощи обобщенной аддитивной модели (GAM – Generalized additive model) (с использованием сгенерированных значений глубины). Модель интерполяции была построена с использованием пакета «mgcv» (Wood, 2011). Гладкая функция для значений глубины была задана с помощью сплайна с максимальным количеством базисных функций равным 3 ($k = 3$), что позволило учесть потенциальную нелинейность зависимости при ограничении сложности модели.

Выборка значений длины тела амфипод была протестирована на нормальность распределения с использованием теста Шапиро-Уилка (Shapiro and Wilk, 1965). Данные о глубине обитания видов оценивались на нормальность распределения совместно со сгенерированными значениями с использованием теста Лиллиефорса в пакете «nortest» (Gross et al., 2015).

Гистограммы распределения видов амфипод по длине тела и глубине обитания были построены с использованием пакета «ggplot2» (Wickham and Sievert, 2009).

Визуализация распределения значений длин тела амфипод от глубины обитания видов также была реализована с использованием пакета «ggplot2». Для визуализации закономерности изменения длины тела от глубины на диаграмме рассеяния точек была проведена линия тренда, построенная с использованием локальной регрессии LOESS (Local regression), с доверительным интервалом (95%). Для отображения крайних значений длин тела были оценены выбросы, которые определялись на основе остатков GAM-модели. Выбросами считались виды, абсолютное значение остатков которых превышало два стандартных отклонения от среднего значения остатков. Линия тренда и выбросы рассчитывались с учетом сгенерированных значений. Точки на графике, отображающие виды, были размещены случайным образом в диапазоне их глубин для улучшения читаемости графика.

Корреляционный анализ выполнялся с использованием непараметрического теста Спирмена (Spearman, 1961) и пакета «coin» (Hothorn et al., 2006).

Весь статистический анализ и визуализация результатов были проведены в среде программирования R v. 4.3.3.

3. Результаты

Коэффициент теста Шапиро-Уилка по максимальной длине тела для всей выборки данных байкальских амфипод составил $W = 0,83$, $p\text{-value} < 2,2e^{-16}$, что позволило сделать вывод о несоответствии исследуемой выборки нормальному распределению. Распределение длин тела амфипод (Рис. 1А) имело правостороннюю положительную асимметрию. Для подавляющего большинства видов (91%) максимальная длина тела не превышала 40 мм (Дополнительный файл 1). Большинство видов характеризуется длиной тела

от 2 до 20 мм (Рис. 1А). Среднее значение максимальной длины тела байкальских амфипод составило 19,4 мм, медианное значение составило 15 мм. Согласно классификации байкальских амфипод по длине тела (Sherbakov et al., 1998), в общей выборке выделено 34 – 39 карликовых видов, 75 – 83 вида с небольшой длиной тела, 108 – 115 видов со средней длиной тела, 88 – 93 крупных вида и 18 – 19 гигантских видов (см. Дополнительный файл 1). Разброс в количестве видов по категориям обусловлен пограничными случаями, когда максимальная длина тела вида соответствовала верхней границе одной размерной группы и нижней границе предыдущей группы, что потребовало учета таких видов в обеих категориях.

Анализ данных всей выборки по глубине обитания видов также показал отклонение от нормального распределения. Коэффициент теста Лиллиефорса составил 0,25, $p\text{-value} < 2,2e^{-16}$. Гистограмма распределения видов по глубине также продемонстрировала правостороннюю положительную асимметрию (Рис. 1Б). Установлено, что подавляющая часть видового разнообразия байкальских амфипод обитает на глубине до 300 м. Анализ гистограммы распределения видов показал, что в диапазоне от 300 м до максимальной глубины количество видов изменяется незначительно (Рис. 1Б). Медиана глубин обитания составила 62 м, средняя глубина обитания – 213 м (Рис. 1Б).

Анализ выборки без данных представителей рода *Pachyschesis* показал, что распределение значений по длине тела и глубине обитания существенно не изменилось. Анализ значений длин тела с использованием теста Шапиро-Уилка показал

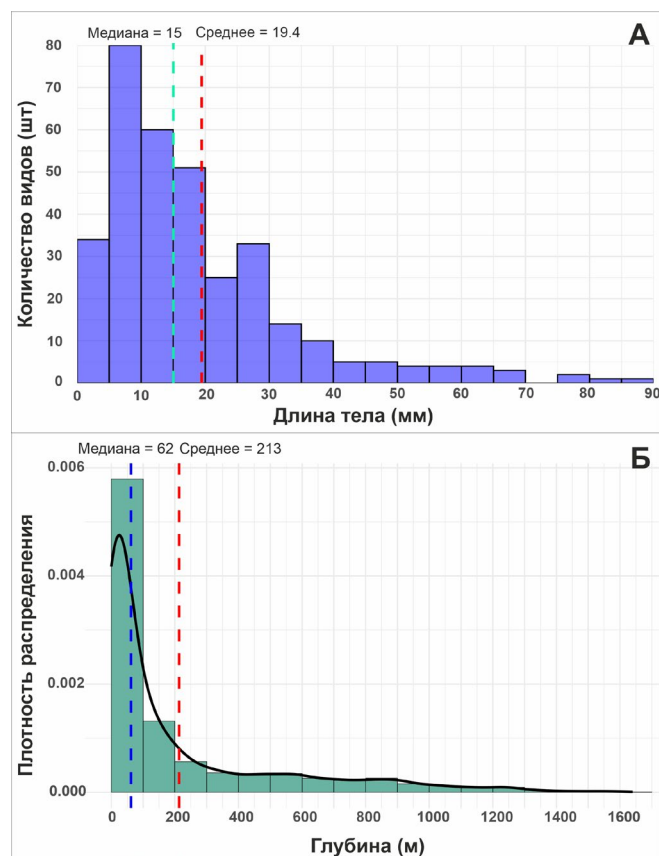


Рис.1. Гистограммы распределения значений длины тела (А) и глубины обитания (Б) байкальских амфипод.

отклонение от нормального распределения: коэффициент $W = 0,84$, $p\text{-value} < 2,2e^{-16}$. Коэффициент теста Лиллиефорса для распределения глубин обитания видов также указал на отклонение от нормального распределения: $D = 0,26$, $p\text{-value} < 2,2e^{-16}$. Стоит отметить, что данные значений длин тела и глубины обитания выборки, исключая представителей рода *Pachyschesis*, отклонились от нормального распределения сильнее, чем значения этих параметров полной выборки.

Корреляционный анализ значений длин тела байкальских амфипод от глубины обитания из полной выборки показал наличие умеренной положительной связи между переменными (коэффициент Спирмена равен $r = 0,317$, $p\text{-value} < 1e^{-4}$). Таким образом, длина тела байкальских амфипод возрастает по мере увеличения глубины их обитания.

Более выраженная положительная корреляция значений длин тела от глубины обитания наблюдалась при анализе данных выборки, исключая данные о представителях рода *Pachyschesis*. Коэффициент Спирмена составил $r = 0,357$, $p\text{-value} < 1e^{-4}$.

Распределение значений длин тела по глубине обитания в виде диаграммы рассеяния точек также подтвердило результаты полученных коэффициентов корреляции (Рис. 2). Анализ графика распределения значений длин тела байкальских амфипод по глубине обитания для полной выборки (Рис. 2А) выявил следующие закономерности: наблюдалось резкое увеличение длины тела от 0 до примерно 100 м, затем плавное возрастание до 500 м, после чего в интервале 500 – 650 м длина тела амфипод оставалась практически неизменной и от 650 м до максимальной глубины отмечалось постепенное увеличение длины тела (Рис. 2А). Примечательно, что виды с наибольшей длиной тела соответствовали критериям статистических выбросов (Рис. 2А). Общее число таких видов составило 19 (Дополнительный файл 2), среди них *Brachyuropus grewingkii* (Dybowsky, 1874), *Cornugammarus maximus* (Garjajeff, 1901) (Рис. 3А), *Acanthogammarus (Ancyracanthus) lappaceus* Tachteew, 2001, *Acanthogammarus (Acanthogammarus) gracilispinus* Tachteew, 2001 (Рис. 3Б), *Acanthogammarus (Ancyracanthus) victorii* (Dybowsky, 1874) (Рис. 3В) и другие.

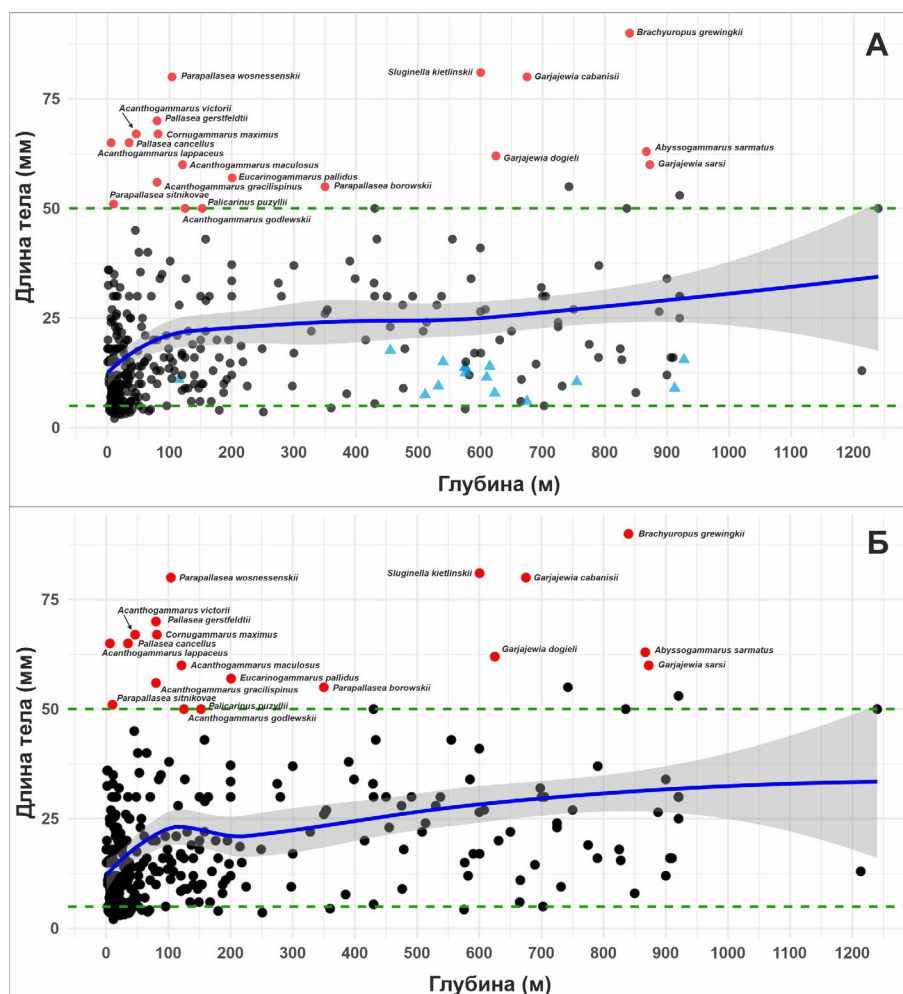


Рис.2. График распределения длины тела по глубине обитания байкальских амфипод.

А. Распределение длины тела по глубине обитания видов из полной выборки.

Б. Распределение длины тела по глубине обитания видов из выборки, исключая данные о видах рода *Pachyschesis*.

Примечание: Красными точками на графике показаны выбросы. Синяя линия тренда построена методом локальной регрессии (серым цветом отмечен 95% доверительный интервал). Зелеными пунктирами отмечены границы размеров карликовых видов (меньше 5 мм) и гигантских видов (более 50 мм). Точки на графике, отображающие виды, были размещены случайным образом в диапазоне глубин обитания вида. Голубыми треугольниками на Рис. 2 А показаны виды рода *Pachyschesis*.

График распределения значений длин тела байкальских амфипод по глубине обитания без учета данных о видах рода *Pachyschesis* показал резкое увеличение длины тела от 0 до примерно 110 м, затем наблюдалось уменьшение длины тела до примерно 210 м (Рис. 2Б). Глубже 210 м наблюдалось плавное увеличение длины тела амфипод до максимальных глубин. Виды, которые были идентифицированы как статистические выбросы при анализе как полной выборки, так и выборки, исключая представителей рода *Pachyschesis*, остались неизменными.

Графическое представление распределения длин тела амфипод по глубине позволило установить, что карликовые формы сосредоточены главным образом в литоральной и сублиторальной зонах, в то время как гигантские формы часто встречаются во всех глубинных зонах (Рис. 2). Однако, наличие карликовых форм отмечалось и на больших глубинах, в том числе и в абиссальной зоне (Рис. 2).

4. Обсуждение

При помощи корреляционного анализа установлено, что длина тела байкальских амфипод возрастает по мере увеличения глубины обитания. Более выраженная положительная корреляционная связь наблюдалась при анализе переменных из выборки, исключая данные о представителях паразитического рода *Pachyschesis*. Исключение этих видов позволило оценить взаимосвязь глубины обитания и длины тела свободноживущих амфипод. Из-за паразитического образа жизни длина тела видов из рода *Pachyschesis* ограничена размером тела хозяина, поэтому причины уменьшения размеров тела этой группы видов вероятно отличаются от тех, что действовали на свободноживущих амфипод.

Долгое время преобладала точка зрения, что вид *Dorogostaiskia parasitica* (Dybowsky, 1874) является паразитом байкальских губок семейства *Lubomirskiidae* Weltner, 1895. Однако было показано, что в пищевом комке данного вида присутствуют как растительные (в основном диатомовые водоросли), так и животные организмы (Механикова, 2001; Механикова и Воробьева, 2018). Данный вид является полифагом и не причиняет вреда губкам (он соскабливает с губок водоросли, но не питается тканями губок), кроме того, длина его тела не ограничивается какими-либо внешними факторами. Таким образом, исключение вида *D. parasitica* и его подвидов из анализа наравне с представителями рода *Pachyschesis* не имело оснований.

В результате проведенного анализа показано, что в общей выборке преобладают виды со средней длиной тела (10 – 20 мм). В данный интервал значений вошли средняя длины (19,4 мм) и медиана (15 мм) (Рис. 1А). Гистограмма распределения показала, что большая часть видов байкальских амфипод (91%) имеют длину тела до 40 мм (Рис. 1А). Наибольшее видовое разнообразие представлено

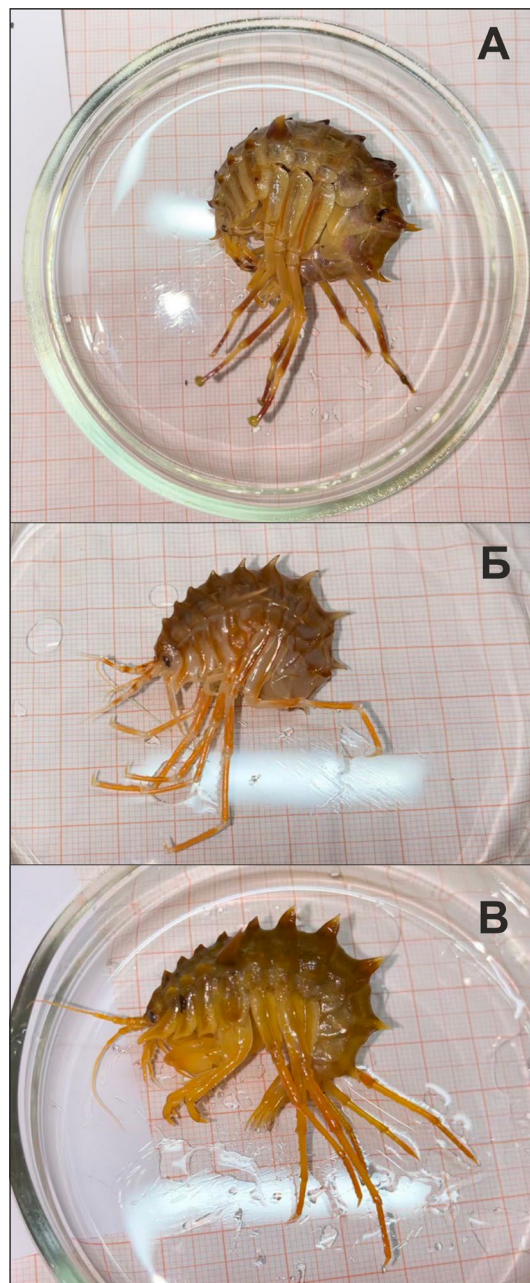


Рис.3. Байкальские амфиподы. А. *Cornuagammarus maximus*. Б. *Acanthogammarus (Acanthogammarus) gracilispinus*. В. *Acanthogammarus (Ancyracanthus) victorii*. Фото А.В. Юдинцевой.

преимущественно в литоральной и сублиторальной зонах, и в меньшей степени – в супраабиссальной зоне Байкала (Рис. 1Б). Литоральная и сублиторальная зоны характеризуются высокой биологической продуктивностью и разнообразием субстратов, что обеспечивает амфипод устойчивой кормовой базой, а пространственная неоднородность среды способствует формированию различных морфо-экологических специализаций (Русинек и др., 2012).

В данной работе было показано, что карликовые формы сосредоточены в основном в литоральной и сублиторальной зонах (Рис. 2), однако некоторые виды встречаются и в абиссальной зоне, например, *Aspretus puer* (Базикалова, 1975) встречается на глубине от 36 до 1115 м, *Micruropus parvulus* Bazikalova, 1945 встречается от 40 до 680 м, а вид *Profundalia tenuis* (Базикалова, 1945) встречается от 5

до 1400 м (Дополнительный файл 1). В то же время гигантские формы часто встречаются в литоральной и сублиторальных зонах (Рис. 2), например, вид *A. victorii* (Рис. 3В) часто встречается на глубине от 3 до 90 м, *Parapallasea sitnikovae* Tachteew, 2001 встречается от 5 до 15 м, *Pallasea cancellus* (Pallas, 1772) встречается от 2 до 10 м, *A. lappaceus* встречается от 10 до 60 м (Дополнительный файл 1).

Причины, карликовости и гигантизма некоторых видов байкальских амфипод до сих пор остаются предметом дискуссий. Авторы выдвигали различные гипотезы. Например, А. Я. Базикалова предполагала, что происхождение как гигантских, так и карликовых форм является результатом адаптации для защиты от хищников (главным образом от рыб подотряда Cottoidei). В работах, посвященных исследованию питания коттоидных рыб в литоральной зоне, было показано, что они активно потребляют амфипод из родов *Eulimnogammarus*, *Pallasea* Spence Bate, 1863, *Brandtia* Spence Bate, 1863, *Micruropus* Stebbing, 1899, *Crypturopus* Sowinsky, 1915 (Толмачева, 2007). Длина тела потребляемых рыбами видов достигает 35 мм (Толмачева, 2007). Питание глубоководных видов рыб состоит главным образом из пелагического вида амфипод *M. branickii* (Дзюба, 2004; Сиделева и Козлова, 2010). В работе А. Я. Базикаловой и Д. Н. Талиева было показано, что коттоидные рыбы потребляют в основном гладких амфипод, а из вооруженных видов в пищевом комке присутствовала преимущественно молодь (Базикалова и Талиев, 1948). Отмечается также совпадение ареалов коттоидных рыб с гладкими формами амфипод (Базикалова и Талиев, 1948). В. В. Тахтеев не разделял данную точку зрения. По его мнению, только размер самых гигантских видов амфипод может выводить их из-под пресса хищников (Тахтеев, 2000), однако это является скорее «побочным положительным эффектом», но не первопричиной данного явления (Тахтеев, 2000).

Предполагаемые причины карликовости байкальских амфипод также подробно исследовались в работах А. Я. Базикаловой (Базикалова, 1951; Базикалова, 1962). По ее мнению, фетализация (сохранение эмбриональных признаков у взрослой особи) проявляется у всех представителей рода *Micruropus*. Базикалова предполагала, что было две волны фетализации. Первая была вызвана необходимостью освоения новых экологических ниш для защиты от хищников (мелкие амфиподы могли эффективнее зарываться и скрываться в грунте), а также вследствие межвидовой конкуренции (Базикалова, 1962). Причиной второй волны фетализации являлись неблагоприятные экологические условия. Похолодание и нехватка пищевых ресурсов привели к существенному уменьшению длины тела амфипод. По мнению А. Я. Базикаловой, наиболее ярко это явление проявилось у видов рода *Micruropus* и *Pseudomicruropus* (Базикалова, 1962). Неблагоприятные экологические условия могли способствовать формированию карликовых самцов у отдельных видов в качестве адаптационной стратегии, направленной на оптимизацию распределения ресурсов для поддержания

жизнедеятельности самок и обеспечения успешного развития потомства (Базикалова, 1962; Бекман, 1958).

Согласно другой гипотезе, карликовость некоторых видов байкальских амфипод может быть обусловлена влиянием паразитарного фактора, в частности, инвазиями микроспоридий (Тахтеев, 2000; Тахтеев и др., 2003). Было установлено, что данный фактор может приводить к появлению интерсексуальных особей, (наличие у особи признаков мужского и женского полов) вследствие нарушения их гормональной системы (Ginsburger-Vogel, 1991). В. В. Тахтеев отмечает, что им была обнаружена особь *B. grewinkii*, имеющая признаки интерсексуальности (Тахтеев и др., 2003). Автор предполагает, что именно инвазии микроспоридиями могут быть причиной карликовости самцов у некоторых видов байкальских амфипод, а также сильного смещения в сторону самок в популяции некоторых видов из рода *Pseudomicruropus* (Тахтеев, 2000; Тахтеев и др., 2003). ДНК микроспоридий действительно была обнаружена у ряда видов байкальских амфипод (Dimova et al., 2018), однако в работе исследовались виды, преимущественно обитающие в литоральной и сублиторальной зонах. Вопрос влияния микроспоридий на размер тела байкальских амфипод требует дальнейшего изучения.

Исследователями рассматривались различные абиотические факторы среды как возможные причины возникновения гигантских форм некоторых байкальских животных и растений. Так, отмечались гигантские формы водорослей (род *Draparnaldioides* C.Meyer & Skabichevskij, 1976) (Мейер, 1922; Кожов, 1947), коловраток (Яшнов, 1922) и рыб (Световидов, 1931). Яшнов связывал явление гигантизма с низкой температурой воды в Байкале (Яшнов, 1922), а Кожов объяснял его не только низкой температурой, но и благоприятным газовым режимом (Кожов, 1947). Верещагин предполагал, что причиной гигантизма могли быть аномальная плотность вод, а также специфический химический состав воды, характеризующийся избытком или недостатком некоторых растворенных веществ (Верещагин, 1940).

Однако, данные гипотезы не объясняют наличие карликовых форм, которые были отмечены у инфузорий, рыб, полихет, изопод (Базикалова, 1948). Базикалова предполагала, что основными причинами возникновения как гигантских, так и карликовых форм являются не абиотические факторы, а адаптация к биотическим факторам среды (Базикалова, 1948). Многие исследователи связывают крупные размеры тела некоторых животных с обилием пищи (Peters, 1986). Однако, в литоральной зоне Байкала, где сосредоточена наибольшая биологическая продуктивность, обитают, как правило, мелкие формы амфипод. Кроме того, амфиподы, обитающие в литоральной и сублиторальной зонах, постоянно находятся под прессом хищников. Базикалова отмечала, что именно под давлением хищников амфиподы освоили все экологические ниши Байкала и сформировали такое большое морфологическое разнообразие (Базикалова, 1948).

Мелкие формы, как правило, обладают гладким телом и высокой подвижностью, что дает им возможность скрываться от хищников, кроме того, они гораздо быстрее достигают половой зрелости, а их эмбриональное развитие значительно короче, чем у крупных форм, что позволяет им размножаться несколько раз в год и быстрее эволюционировать (Базикалова, 1948).

В данной работе показано, что карликовые и гигантские формы байкальских амфипод встречаются на всех глубинах озера. Однако, такое распределение по глубинам характерно не для всех байкальских организмов. Например, гигантские формы моллюсков подсемейства *Benedictiinae* Clessin, 1880 чаще встречаются в районе устьев рек, а также на участках с наибольшей крутизной склона и населяют преимущественно мягкие грунты сублиторальной зоны (от 40 – 50 до 200 м) (Ситникова и Шимараев, 2001). Карликовые формы моллюсков чаще встречаются глубже 200 – 300 м и населяют преимущественно твердые грунты подводных возвышенностей (Ситникова и Шимараев, 2001). Данное разделение связано с особенностями их репродукции. Моллюски гигантских размеров часто откладывают яйцевые капсулы на собственной раковине или на раковинах других гигантских моллюсков, мелкие формы не имеют такой возможности и откладывают яйцевые капсулы на твердом грунте (Ситникова и Шимараев, 2001). Гипотеза Пигготта и Дюссарта о необходимости твердого субстрата как источника кальция для моллюсков в условиях низкой минерализации вод (Piggott and Dussart, 1995) особенно актуальна для Байкала, где сумма ионов составляет всего ~96 мг/л (Khodzher et al., 2017). Крупное и при этом легкое тело гигантских моллюсков позволяет им обитать на мягком грунте, в то время как небольшие размеры раковины без периостракальных выростов карликовых форм моллюсков бенедиктиид не позволяет им удерживаться на мягком грунте. Стоит также отметить возможное влияние трофического фактора. Гигантские формы моллюсков обитают в более продуктивной сублиторальной зоне, в то время как карликовые формы обитают на глубине более 200 – 300 м, где количество пищевых ресурсов значительно снижается (Ситникова и Шимараев, 2001).

В работе, посвященной изучению изменения длин тела представителей отряда Stomatopoda (Crustacea), достоверно установлено влияние типа грунта (Reaka, 2017). Виды роющие норы в мягких грунтах (ил, песок) имеют большую длину тела, по сравнению с видами, которые занимают отверстия в твердых грунтах (камни, кораллы) (Reaka, 2017). Таким образом, показано, что тип грунта может ограничивать длину тела организмов.

В работе ДеБройера исследовалась средняя длина тела 1215 бентосных видов амфипод из разных регионов (De Broyer, 1977). В результате установлено, что доля гигантских видов (длина тела которых превышала среднюю длину в два раза), обитающих в высоких широтах, особенно в Антарктике была больше (11,7 %), по сравнению с другими районами (De Broyer, 1977). Автор пред-

положил, что причинами полярного гигантизма могут быть низкая температура воды, недостаток пищевого ресурса, а также давление хищников (De Broyer, 1977).

Масштабное исследование длин тела 1853 видов морских и пресноводных амфипод было проведено Шапеллем и Пеком (Chapelle and Peck, 1999). Ими была установлена положительная корреляционная связь между длиной тела и концентрацией кислорода в воде (Chapelle and Peck, 1999; 2004). Авторы объясняют это доступностью кислорода (для эффективного газообмена во всех частях тела) в больших концентрациях, а также сниженным метаболизмом, вследствие низких температур (Chapelle and Peck, 1999; 2004). Гипотеза о связи гигантизма амфипод с высоким содержанием кислорода вызвала большой интерес и нашла подтверждение в дальнейших работах (McClain and Rex, 2001; Spicer and Morley, 2019; Chapelle, 2002). В то же время, согласно альтернативной гипотезе, биодоступность кислорода для организмов в холодной воде снижается из-за уменьшения коэффициента диффузии и увеличения вязкости (Verberk and Atkinson, 2013). В таком случае организмы, с недостаточно развитыми механизмами дыхательной регуляции, могут компенсировать низкую доступность кислорода крупным размером тела (Verberk et al., 2011). По результатам исследования антарктических пикногонид (*Rusnagonida*) в условиях гипоксии не было установлено связи между размером тела и концентрацией растворенного кислорода (Woods et al., 2009). Кислородная гипотеза была положительно воспринята Тахтеевым для объяснения гигантизма байкальских амфипод, в то же время он отмечал, что высокое содержание кислорода в воде Байкала, вероятно, является не единственным определяющим фактором данного явления (Тахтеев, 2000).

У различных таксономических групп морских организмов выявлены разнонаправленные корреляции между средним размером тела и глубиной обитания. Для большей части таксонов характерно уменьшение размеров тела с увеличением глубины обитания, например, для Malacostraca (подтип Crustacea). У других таксонов (например, Ophiuroidea (офиуры) или типа Porifera (губки)) напротив, наблюдалось увеличение размеров (Van der Grient and Rogers, 2015). В то же время, у некоторых групп (класс Maxillopoda (подтип Crustacea)), взаимосвязи между указанными переменными выявлено не было (Van der Grient and Rogers, 2015).

Примечательно, что самый крупный вид амфипод *Alicella gigantea* Chevreux, 1899 (длина тела от 240 до 340 мм) (Barnard and Ingram, 1986; De Broyer and Thurston, 1987) обнаружен в диапазонах глубин от 4850 – 7000 м (одна особь обнаружена на глубине 1720 м) (Barnard and Ingram, 1986; Jamieson et al., 2013) на глубоководных равнинах северного полушария, в северной части Атлантического океана, а также в окрестностях Гавайских островов (Barnard and Ingram, 1986; De Broyer and Thurston, 1987). У данного вида амфипод найдены гены, находящиеся под положительным отбором, участвующие в «метаболизме глицеролипидов», в процессе «мейоза»

и специфических реакциях «на голодание». Также обнаружены гены, регулирующие метаболизм инозитолфосфатов и участвующие в сигнальных путях инсулина и гликогенеза (Li et al., 2021). Возможно, изменения в указанных генах являются результатом адаптации *A. gigantea* к экстремальным условиям абиссали, приведшие к повышенной устойчивости к высокому давлению воды и дефициту пищевых ресурсов (Li et al., 2021).

Исследование Джеффри с соавторами позволило установить положительную корреляцию между размером генома и длиной тела байкальских амфипод, а также между размером генома и максимальной глубиной обитания. Авторы предположили, что большой размер генома у гигантских видов байкальских амфипод может быть связан с более крупным размером их клеток, а положительная корреляция размера генома и максимальной глубиной обитания видов может объясняться пониженной скоростью развития крупных видов, поскольку виды с большими геномами обладают меньшей скоростью роста из-за более медленного деления клеток (Jeffery et al., 2017).

Вероятно, все указанные биотические и абиотические факторы могли оказывать влияние на длину тела байкальских амфипод в ходе их эволюции. Однако маловероятно, что влияние какого-либо фактора на все виды амфипод было однонаправленным. Действительно, в истории формирования Байкала наблюдались значительные изменения климата, осадконакопления и тектонической активности (Мац и др., 2011; Kalmychkov et al., 2007; Noriuchi et al., 2000). Периоды оледенения, безусловно, влияли на биологическую продуктивность озера (Qiu et al., 1993) и, вероятно, были причиной различных адаптаций у организмов, в том числе направленных на формирование устойчивости к недостатку пищевых ресурсов. Таким образом, климатический фактор, скорее всего, оказывал влияние на длину тела байкальских амфипод. Значимым фактором, вероятно, являлся и хищнический пресс, поскольку наиболее крупные и вооруженные амфиподы действительно являются редкой добычей байкальских рыб (Базикалова и Талиев, 1948). У небайкальских амфипод описано изменение длины тела (особенно у самцов) особей, зараженных микроспоридиями (Ginsburger-Vogel, 1991). Поскольку ДНК микроспоридий была обнаружена у ряда байкальских видов амфипод (Dimova et al., 2018), влияние данного фактора на длину тела также нельзя исключать. Возможно, высокое содержание кислорода оказало определенное влияние на длину тела байкальских амфипод, однако полученные результаты данной работы противоречат кислородной гипотезе. Корреляционный анализ, проведенный в данной работе, показал, что длина тела увеличивается с глубиной. В то же время, известно, что концентрация кислорода в байкальской воде с глубиной уменьшается (Khodzher et al., 2017), однако стоит отметить, что содержание данного элемента в байкальской воде остается относительно высоким на всех глубинах (9,5 – 14,5 мг/л) (Khodzher et al., 2017). Таким образом, высокое

содержание кислорода в байкальской воде мы не рассматриваем в качестве основного и единственного фактора, влияющего на длину тела амфипод. Совместное обитание карликовых и гигантских форм байкальских амфипод на одних и тех же глубинах свидетельствует, что длина их тела изменялась под влиянием меняющихся биотических и абиотических факторов, чье относительное воздействие, вероятно, варьировало в разные временные периоды.

5. Заключение

В работе показано, что длина тела большинства видов амфипод, населяющих Байкал, не превышает 40 мм. При этом среднее значение в распределении максимальной длины тела амфипод составило 19,4 мм, а медианное значение составило 15 мм. Наибольшее видовое разнообразие амфипод наблюдается в литоральной (0 – 20 м) и сублиторальной (0 – 70 м) зонах озера. С глубины 300 м видовое разнообразие значительно сокращается. Было показано, что гигантские и карликовые виды амфипод встречаются на всех глубинах озера, в том числе и в абиссальной зоне. При помощи корреляционного анализа установлена значимая умеренная положительная связь между длиной тела и глубиной обитания амфипод ($r = 0,317$). При исключении из выборки данных паразитического рода *Pachyschysis* сила корреляции возросла ($r = 0,357$).

С учетом выявленной связи длины тела с глубиной обитания, мы предполагаем, что на длину тела байкальских амфипод в ходе эволюционной истории оказывали влияние и другие абиотические и биотические факторы, что подчеркивает необходимость дальнейших исследований данного вопроса.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке темы бюджетного финансирования № 0279-2021-0010 Федерального государственного бюджетного учреждения науки Лимнологического института Сибирского отделения Российской академии наук.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Базикалова А.Я. 1945. Амфиподы озера Байкал: Труды Байкальской лимнологической станции.
- Базикалова А.Я. 1948. Заметки об амфиподах Байкала. Труды Байкальской лимнологической станции 12: 20–32.
- Базикалова А.Я. 1951. Морфологические особенности молодых стадий байкальских амфипод. Труды Байкальской лимнологической станции 13: 120–205.
- Базикалова А.Я. 1959. Новые виды амфипод из Малого моря. Труды Байкальской лимнологической станции 17: 512–519.

Базикалова А.Я. 1962. Систематика, экология и распространение родов *Micrurorus* Stebbing и *Pseudomicrurorus* nov. gen. (Amphipoda, Gammaridea). Систематика и экология ракообразных Байкала. Труды Лимнологического института 2(22): 3–140.

Базикалова А.Я. 1975. К систематике байкальских амфипод (Роды *Carinogammarus* Stebbing, *Eucarinogammarus* (Sow.) и *Asprogammarus* gen. n.). В: Новое о фауне Байкала. Новосибирск: Наука, С. 31–81.

Базикалова А.Я., Талиев Д.Н. 1948. О некоторых зависимостях дивергентной эволюции Amphipoda и Cottoidei в оз. Байкал.

Бекман М.Ю. 1958. О карликовых самцах у эндемиков Байкала. В: Доклады АН СССР.

Верещагин Г.Ю. 1940. Происхождение и история Байкала, его фауны и флоры. В: Труды Байкальской лимнологической станции АН СССР. ТХ.

Дзюба Е.В. 2004. Исследование пищевых стратегий пелагических рыб Байкала. Докторская дисс., Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок Некоузского, Россия.

Дорогостайский В.Ч. 1930. Новые материалы для карцинологической фауны озера Байкал. Труды Комиссии по изучению оз. Байкала 2: 49–76.

Камалтынов Р.М. 2001. Амфиподы (Amphipoda: Gammaroidea). Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна 1(1): 573.

Кожов М.М. 1947. Животный мир оз. Байкал. Иркутск: ОГИЗ.

Кожов М.М. 1962. Биология озера Байкал. М.: Наука.

Мац В.Д., Щербаков Д.Ю., Ефимова И.М. 2011. Позднемеловая–кайнозойская история Байкальской впадины и формирование уникального биоразнообразия Байкала. Стратиграфия. Геологическая корреляция 19(4): 40–61.

Мейер К.И. 1922. Новые виды зеленых водорослей оз. Байкал. Ботанические материалы Института споровых растений Главного ботанического сада РСФСР 1(1): 13–15.

Механикова И.В. 2001. Состав и сезонная динамика питания *Brandtia parasitica* (Dyb.) из озера Байкал. В: Исследования фауны водоемов Восточной Сибири. Иркутск: Иркутский гос. университет, С. 62–70.

Механикова И.В., Воробьева С.С. 2018. О питании симбиотических амфипод *Brandtia parasitica parasitica* (Crustacea, Amphipoda) на больших байкальских губках семейства Lubomirskiidae в Южном Байкале. Зоологический журнал 97(2): 131–135. DOI: [10.7868/S00044513418020010](https://doi.org/10.7868/S00044513418020010)

Русинек О.Т., Тахтеев В.В., Ходжер Т.В. и др. 2012. Байкаловедение. Новосибирск: Наука.

Световидов А.Н. 1931. Материалы по систематике и биологии хариусов озера Байкал. Тр. Байкал, лим.-нол. станции 1: 19–199.

Сиделева В.Г., Козлова Т.А. 2010. Сравнительное изучение эндемичных коттоидных рыб (Cottidae, Comperhoridae) в связи с их приспособлением к обитанию в пелагиали озера Байкал. Труды Зоологического Института РАН 314(4): 433–447.

Ситникова Т.Я., Шимараев М.Н. 2001. О глубоководных «карликах» и «гигантах» среди байкальских эндемичных гастропод. Журн. общ. биологии 62(3): 226–238.

Тахтеев В.В. 2000. Очерки о бокоплавах озера Байкал: систематика, сравнительная экология, эволюция. Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования Иркутский государственный университет.

Тахтеев В.В. 2021. К систематике и экологии рода *Leptostenus* (Crustacea, Amphipoda) из озера Байкал, с опи-

санием двух новых видов. Зоологический журнал 100(9): 984–1001. DOI: [10.31857/S00044513421070126](https://doi.org/10.31857/S00044513421070126)

Тахтеев В.В., Механикова И.В., Говорухина Е.Б. 2003. Экологические механизмы эндемичной эволюции бокоплавов (Crustacea Amphipoda) озера Байкал. Сибирский экологический журнал 10(3): 305–310.

Тимошкин О.А., Механикова И.В., Шубенков С.Г. 1995. Морфологические особенности *M. branickii*.

Толмачева Ю.П. 2007. Сравнительная характеристика питания керчаковых рыб (Cottoidei) литорали Южного Байкала (Doctoral dissertation, Толмачева Юлия Петровна).

Яшнов В.А. 1922. Планктон озера Байкала по материалам Байкальской Экспедиции Зоологического Музея Московского Университета в 1917 г.

Barnard J.L., Ingram C.L. 1986. The supergiant amphipod *Alicella gigantea* Chevreux from the North Pacific gyre. Journal of Crustacean Biology 6(4): 825–839. DOI: [10.1163/193724086X00613](https://doi.org/10.1163/193724086X00613)

Bedulina D.S., Takhteev V.V., Pogrebnnyak S.G. et al. 2014. On *Eulimnogammarus messerschmidtii*, sp. n. (Amphipoda: Gammaridea). Zootaxa 3838(5): 518–544. DOI: [10.11646/zootaxa.3838.5.2](https://doi.org/10.11646/zootaxa.3838.5.2)

Bekman M.Y., Kamaltynov R.M., Mekhanikova I.V. et al. 1998. List of Gammaridae species. In: Kozhova O. M., L. R. Izmet'eva (Eds.), Lake Baikal, Evolution and Biodiversity. Leiden: Backhuys Publ., pp. 388–397.

Chapelle G. 2002. Antarctic and Baikal amphipods: a key for understanding polar gigantism. Ph. D. thesis, Unviersite Catholique de Louvain, Belgium.

Chapelle G., Peck L.S. 1999. Polar gigantism dictated by oxygen availability. Nature 399(6732): 114–115. DOI: [10.1038/20099](https://doi.org/10.1038/20099)

Chapelle G., Peck L.S. 2004. Amphipod crustacean size spectra: new insights in the relationship between size and oxygen. Oikos 106(1): 167–175. DOI: [10.1111/j.0030-1299.2004.12934.x](https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12934.x)

Daneliya M.E., Väinölä R. 2014. Five subspecies of the *Dorogostaiskia parasitica* complex (Dybowsky) (Crustacea: Amphipoda: Acanthogammaridae), epibionts of sponges in Lake Baikal. Hydrobiologia 739: 95–117. DOI: [10.1007/s10750-013-1671-x](https://doi.org/10.1007/s10750-013-1671-x)

De Broyer C., Thurston M.H. 1987. New Atlantic material and redescription of the type specimens of the giant abyssal amphipod *Alicella gigantea* Chevreux (Crustacea). Zoologica Scripta 16(4): 335–350. DOI: [10.1111/j.1463-6409.1987.tb00079.x](https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.1987.tb00079.x)

De Broyer C. 1977. Analysis of the gigantism and dwarfness of Antarctic and Subantarctic Gammaridean Amphipoda. In: Adaptations within Antarctic ecosystems, pp. 327–334.

Dimova M., Madyarova E., Gurkov A. et al. 2018. Genetic diversity of Microsporidia in the circulatory system of endemic amphipods from different locations and depths of ancient Lake Baikal. PeerJ 6: e5329. DOI: [10.7717/peerj.5329](https://doi.org/10.7717/peerj.5329)

Ginsburger-Vogel T. 1991. Intersexuality in *Orchestia mediterranea* Costa, 1853, and *Orchestia aestuarensis* Wildish, 1987 (Amphipoda): a consequence of hybridization or parasitic infestation?. Journal of Crustacean Biology 11(4): 530–539. DOI: [10.2307/1548522](https://doi.org/10.2307/1548522)

Gross J., Ligges U., Ligges M.U. 2015. Package 'nortest'. Five omnibus tests for testing the composite hypothesis of normality. DOI: [10.32614/CRAN.package.nortest](https://doi.org/10.32614/CRAN.package.nortest)

Horiuchi K., Minoura K., Hoshino K. et al. 2000. Palaeoenvironmental history of Lake Baikal during the last 23000 years. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 157(1–2): 95–108. DOI: [10.1016/S0031-0182\(99\)00156-X](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(99)00156-X)

- Horton T., Lowry J., De Broyer C. et al. 2024. World Amphipoda Database. Accessed at <https://www.marinespecies.org/amphipoda> on yyyy-mm-dd. (No Title). DOI: [10.14284/368](https://doi.org/10.14284/368)
- Hothorn T., Hornik K., Van De Wiel M.A. et al. 2006. A lego system for conditional inference. *The American Statistician* 60(3): 257–263. DOI: [10.1198/000313006X118430](https://doi.org/10.1198/000313006X118430)
- Jamieson A.J., Lacey N.C., Lörz A.N. et al. 2013. The supergiant amphipod *Alicella gigantea* (Crustacea: Alicellidae) from hadal depths in the Kermadec Trench, SW Pacific Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 92: 107–113. DOI: [10.1016/j.dsr2.2012.12.002](https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2012.12.002)
- Jeffery N.W., Yampolsky L., Gregory T.R. 2017. Nuclear DNA content correlates with depth, body size, and diversification rate in amphipod crustaceans from ancient Lake Baikal, Russia. *Genome* 60(4): 303–309. DOI: [10.1139/gen-2016-0128](https://doi.org/10.1139/gen-2016-0128)
- Kalmychikov G.V., Kuz'Min M.I., Pokrovskii B.G. et al. 2007. Oxygen isotopic composition in diatom algae frustules from Lake Baikal sediments: annual mean temperature variations during the last 40 Ka. In *Doklady Earth Sciences* 413(1): 206. DOI: [10.1134/S1028334X07020158](https://doi.org/10.1134/S1028334X07020158)
- Khodzher T.V., Domysheva V.M., Sorokovikova L.M. et al. 2017. Current chemical composition of Lake Baikal water. *Inland Waters* 7(3): 250–258. DOI: [10.1080/20442041.2017.1329982](https://doi.org/10.1080/20442041.2017.1329982)
- Li W., Wang F., Jiang S. et al. 2021. The adaptive evolution and gigantism mechanisms of the hadal “supergiant” amphipod *Alicella gigantea*. *Frontiers in Marine Science* 8: 743663. DOI: [10.3389/fmars.2021.743663](https://doi.org/10.3389/fmars.2021.743663)
- McClain C., Rex M. 2001. The relationship between dissolved oxygen concentration and maximum size in deep-sea turrid gastropods: an application of quantile regression. *Marine Biology* 139: 681–685. DOI: [10.1007/s002270100617](https://doi.org/10.1007/s002270100617)
- Mekhanikova I.V. 2010. Morphology of mandible and lateral alia in six endemic amphipods (Amphipoda, Gammaridea) from Lake Baikal, in relation to feeding. *Crustaceana* 83(7): 865–887. DOI: [10.1163/001121610X504289](https://doi.org/10.1163/001121610X504289)
- Mekhanikova I.V., Chapelle G., De Broyer C. 2001. *Echiuropsus bekmanae* n. sp. (Crustacea, Amphipoda, Carinogammaridae) from Lake Baikal, retrieved by a new deep-water sampling device. *Hydrobiologia* 462: 241–251. DOI: [10.1023/A:1013184331101](https://doi.org/10.1023/A:1013184331101)
- Mekhanikova I.V., Sitnikova T.Y., Khanaev I.V. 2023. Composition and distribution of macroinvertebrates associated with *Lubomirskia baikalensis* sponges (Spongillida, Lubomirskiidae) during an ecological crisis in lake baikal. *Zoologičeskij žurnal* 102(9): 963–979. DOI: [10.31857/S0044513423080081](https://doi.org/10.31857/S0044513423080081)
- Morino H., Kamal'tynov R.M., Nakai K. et al. 2000. Phenetic analysis, trophic specialization and habitat partitioning in the Baikal amphipod genus *Eulimnogammarus* (Crustacea). *Advances in Ecological Research* 31: 355–376. DOI: [10.1016/S0065-2504\(00\)31019-4](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(00)31019-4)
- Moskalenko V.N., Neretina T.V., Yampolsky L.Y. 2020. To the origin of lake baikal endemic gammarid radiations, with description of two new *Eulimnogammarus* spp. *Zootaxa* 4766(3): 457–471. DOI: [10.11646/zootaxa.4766.3.5](https://doi.org/10.11646/zootaxa.4766.3.5)
- Peters R.H. 1986. The ecological implications of body size (Vol. 2). Cambridge university press.
- Piggott H., Dussart G. 1995. Egg-laying and associated behavioural responses of *Lymnaea peregra* (Müller) and *Lymnaea stagnalis* (L.) to calcium in their environment. *Malacologia* 37: 13–21.
- Qiu L., Williams D.F., Gvozdkov A. et al. 1993. Biogenic silica accumulation and paleoproductivity in the northern basin of Lake Baikal during the Holocene. *Geology* 21(1): 25–28. DOI: [10.1130/0091-7613\(1993\)021<0025:BSAAPI>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(1993)021<0025:BSAAPI>2.3.CO;2)
- Reaka M.L. 2017. Biogeographic patterns of body size in stomatopod Crustacea: ecological and evolutionary consequences. In: *Crustacean biogeography*. Routledge, pp. 209–235
- Shapiro S.S., Wilk M.B. 1965. An analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika* 52(3–4): 591–611. DOI: [10.1093/biomet/52.3-4.591](https://doi.org/10.1093/biomet/52.3-4.591)
- Sherbakov D.Y. 1999. Molecular phylogenetic studies on the origin of biodiversity in Lake Baikal. *Trends in ecology & evolution* 14(3): 92–95. DOI: [10.1016/S0169-5347\(98\)01543-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01543-2)
- Sherbakov D.Y., Kamal'tynov R.M., Ogarkov O.B. et al. 1998. Patterns of evolutionary change in Baikalian gammarids inferred from DNA sequences (Crustacea, Amphipoda) Molecular Phylogenetics and Evolution 10(2): 160–167. DOI: [10.1006/mpev.1997.0482](https://doi.org/10.1006/mpev.1997.0482)
- Spearman C. 1961. The proof and measurement of association between two things. DOI: [10.2307/1412159](https://doi.org/10.2307/1412159)
- Spicer J.I., Morley S.A. 2019. Will giant polar amphipods be first to fare badly in an oxygen-poor ocean? Testing hypotheses linking oxygen to body size. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 374(1778): 20190034. DOI: [10.1098/rstb.2019.0034](https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0034)
- Van der Grient J.M., Rogers A.D. 2015. Body size versus depth: regional and taxonomical variation in deep-sea meio- and macrofaunal organisms. In *Advances in marine biology* 71: 71–108. DOI: [10.1016/bs.amb.2015.07.002](https://doi.org/10.1016/bs.amb.2015.07.002)
- Verberk W.C., Atkinson D. 2013. Why polar gigantism and Palaeozoic gigantism are not equivalent: effects of oxygen and temperature on the body size of ectotherms. *Functional Ecology* 27(6): 1275–1285. DOI: [10.1111/1365-2435.12152](https://doi.org/10.1111/1365-2435.12152)
- Verberk W.C., Bilton D.T., Calosi P. et al. 2011. Oxygen supply in aquatic ectotherms: partial pressure and solubility together explain biodiversity and size patterns. *Ecology* 92(8): 1565–1572. DOI: [10.1890/10-2369.1](https://doi.org/10.1890/10-2369.1)
- Wickham H., Sievert C. 2009. ggplot2: elegant graphics for data analysis 10. New York: Springer, pp. 978–980.
- Wood S.N. 2011. Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. *Journal of the Royal Statistical Society Series B: Statistical Methodology* 73(1): 3–36. DOI: [10.1111/j.1467-9868.2010.00749.x](https://doi.org/10.1111/j.1467-9868.2010.00749.x)
- Woods H.A., Moran A.L., Arango C.P. et al. 2009. Oxygen hypothesis of polar gigantism not supported by performance of Antarctic pycnogonids in hypoxia. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276(1659): 1069–1075. DOI: [10.1098/rspb.2008.1489](https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1489)