

Научная статья

УДК 599.745.3–153

DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-783-798

EDN: UQUCMS



**ПИТАНИЕ БАЙКАЛЬСКОЙ НЕРПЫ *PUSA SIBIRICA* GM.
ПЕЛАГИЧЕСКИМ РАЧКОМ *MACROHECTOPUS BRANICKII* DYB.
В УСЛОВИЯХ ИСКУССТВЕННОГО ОСВЕЩЕНИЯ**

Е.А. Петров, А.Б. Купчинский*

Байкальский музей Сибирского отделения РАН,
664520, Иркутская обл., пос. Листвянка, ул. Академическая, 1

Аннотация. Поведение байкальской нерпы *Pusa sibirica* Gm. на глубине 200 м в условиях длительного искусственного освещения впервые было снято на видео стационарными камерами. Несколько особей нерп обнаружили плотные скопления гидробионтов, образовавшихся в освещенном секторе подсветки. Основу скоплений составляли пелагические рачки *Macrohectopus branickii* Dyb., в основном взрослые самки. В течение многих дней нерпы активно охотились на *M. branickii*, нечасто поедая и молодь пелагических голомянок *Comephorus* sp., и прибрежно-пелагических *Cottoidei*. Описаны пищевое поведение нерпы во время питания этими объектами, а также приемы охоты, способы захвата пищевых объектов, пищевая активность нерп и поведение жертв. Показано, что постоянное освещение нарушило характер вертикальных суточных миграций гидробионтов и изменило стратегию пищевых ныряний байкальской нерпы. На основании полученных материалов высказаны сомнения относительно гипотезы японских ученых о решающей роли *M. branickii* в питании байкальской нерпы и большом значении этого пищевого ресурса для процветания популяции. Для того чтобы принять предлагаемую гипотезу, в пелагиали Байкала необходимо постоянное присутствие плотных скоплений (подобные наблюдаемым при искусственном освещении) на доступных нерпе глубинах, байкальская нерпа должна постоянно находить эти скопления, а сами скопления должны состоять из взрослых самок поздних генераций, чего в природе не наблюдается.

Ключевые слова: байкальская нерпа *Pusa sibirica* Gm., пелагический рачок *Macrohectopus branickii*, питание, искусственное освещение

Для цитирования: Петров Е.А., Купчинский А.Б. Питание байкальской нерпы *Pusa sibirica* Gm. пелагическим рачком *Macrohectopus branickii* Dyb. в условиях искусственного освещения // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 4. — С. 783–798. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-783-798. EDN: UQUCMS.

* Петров Евгений Аполлонович, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, evgen-p@yandex.ru, ORCID 0000-0001-8976-8291; Купчинский Александр Борисович, кандидат биологических наук, директор, albor67@mail.ru, ORCID 0000-0001-8884-8636.

© Петров Е.А., Купчинский А.Б., 2024

Feeding of baikal seal *Pusa sibirica* Gm. on pelagic crustacean *Macrohectopus branickii* Dyb. in conditions of artificial lighting

Evgeny A. Petrov*, Alexander B. Kupchinsky**

*, ** Baikal Museum of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Akademicheskaya Street 1, Listvyanka, Irkutsk Region, 1664520, Russia

* D.Biol., principal researcher, evgen-p@yandex.ru, ORCID 0000-0001-8976-8291

** Ph.D., head, albor67@mail.ru, ORCID 0000-0001-8884-8636

Abstract. Behavior of baikal seal *Pusa sibirica* Gm. at the depth of 200 m under permanent artificial illumination was filmed for the first time using stationary videocameras. Several seals found dense aggregations of prey concentrated in the illuminated sector presented mainly by adult females of pelagic crustacean *Macrohectopus branickii* Dyb. For many days, the seals actively hunted on *M. branickii*, rarely on fish, as juvenile pelagic golomyanka *Comephorus* sp. and coastal-pelagic Cottoidei. Their feeding behavior is described, as hunting techniques, methods of prey capturing, feeding activity of seals and behavior of the prey. The constant illumination disrupted natural vertical daily migrations of the crustacean and so changed the strategy of food diving for baikal seal. Based on the new obtained data, the hypothesis of Japanese scientists on decisive role of *M. branickii* in diet of baikal seal and high importance of this food resource for prosperity of the population is criticized. Such hypothesis supposes stable dense aggregations of the crustacean with abundant adult females of late generation (comparable with those under artificial light) in the pelagic layer of Lake Baikal at the depths accessible to seals, easy found by seals, but these conditions are never observed in nature.

Keywords: baikal seal, *Pusa sibirica*, crustacean, *Macrohectopus branickii*, feeding, artificial illumination

For citation: Petrov E.A., Kupchinsky A.B. Feeding of baikal seal *Pusa sibirica* Gm. on pelagic crustacean *Macrohectopus branickii* Dyb. in conditions of artificial lighting, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 4, pp. 783–798. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-783-798. EDN: UQUCMS.

Введение

Байкальской нерпе *Pusa sibirica* Gmelin 1788, Phocidae, обитателю пелагиали оз. Байкал, доступна по крайней мере 300-метровая толща воды [Петров и др., 1993; Stewart et al., 1996], однако нерпа предпочитает добывать себе пищу в верхнем 100-метровом слое. В Байкале пять видов пелагических рыб, и все они используются нерпой, но основу питания на протяжении всего года стабильно составляют два вида голомянок — малая *Comephorus dybowski* и большая *C. baicalensis*. Остальные пелагические рыбы, и тем более придонные и донные виды, являются добавочной пищей, доступной нерпе локально и сезонно. Использование нерпой ракообразных (Amphipoda, Gammaridae) в качестве пищи известно давно [Пастухов, 1965, 1971] и всегда оценивалось как «нехарактерное» [Пастухов, 1993; Петерфельд, Петров, 2024].

Из всего многообразия байкальских амфипод нерпы охотятся практически только на *Macrohectopus branickii* Dyb. — крупную и единственную пелагическую амфиподу в озере*, занимаются этим преимущественно сеголетки и молодые особи и то, вероятно, только при обнаружении больших скоплений рачков [Пастухов, 1993] или в случае недостатка основных объектов охоты, как это отмечали летом в акватории Ушканьих островов [Егорова и др., 1992]. Описывая распределение нерпы в период нагула, В.Д. Пастухов [1993] выделял районы в открытом Байкале, где якобы были обнаружены многотысячные скопления животных: в каждом из этих районов в приповерхностном слое озера в дневное время в массе (десятки, а иногда и сотни штук на 1 м²) регистрировались крупные особи *M. branickii* — основной пищи обоих видов голомянок, что

* По определению А.Я. Базикаловой в пищевом комке нерпы, помимо *M. branickii*, присутствовали хитиновые оболочки гаммарид *Odontogammarus* sp., *Garjajewia* sp., *Acanthogammarus* sp. [Пастухов, 1993].

привело к скоплению и нерп. За время наших наблюдений на протяжении многих лет на Байкале мы ничего подобного ни разу не наблюдали ни в отношении нерп, ни в отношении рачка.

Из анализа имеющихся публикаций можно заключить, что ракообразные (в частности *M. branickii*) могут рассматриваться в качестве дополнительного, если не вынужденного, компонента питания байкальской нерпы, причем, вероятно, при недостатке рыбной пищи [Петерфельд, Петров, 2024]. Однако в относительно недавней публикации утверждается, что благодаря значительной трофической роли *M. branickii* популяция байкальской нерпы весьма многочисленна и процветает [Watanabe et al., 2020]. Мы полагаем, что выдвинутая гипотеза недостаточно аргументирована, к тому же противоречит имеющимся представлениям о биологии и экологии *M. branickii*, в чем нас убедил анализ публикаций, касающихся амфиподы [Петров, Купчинский, 2022].

Летом 2021 г. впервые удалось документально зафиксировать факты охоты и поедания байкальской нерпой *M. branickii* на глубине 200 м и воочию наблюдать, что ИО (искусственное (электрическое) освещение) привлекает гидробионтов не только в поверхностных слоях воды, но и на значительной глубине. Рачки формируют в освещенной зоне плотные скопления, а при постоянно включенной подсветке их поведение, вероятно, независимо от времени суток меняется, о чем свидетельствует изменчивость плотности скоплений. Скопления рачков и кормящиеся нерпы были сняты на видео в освещенной тремя подводными камерами области.

Полученные материалы позволили нам несколько скорректировать представления о питания байкальской нерпы ракообразными и прояснить роль и значение этих пищевых организмов в жизни этого тюленя. Описание, анализ и интерпретация полученных оригинальных данных и стало целью настоящей статьи.

Материалы и методы

Использованы видеоматериалы, полученные с видеокамер, установленных в зал. Лиственичном на расстоянии ≈ 620 м от берега ($51^{\circ}51'46''\text{N}$ $104^{\circ}50'05''\text{E}$) на глубине 200 м (доступны на сайте www.bm.irk.ru), камеры типа H.265 50/60 fps 2MP Super Starlight IP Camera Module, модель VM0420MP5. Размер получаемого изображения 1/1,8-дюйма, фокусное расстояние — 4 мм, горизонтальный угол обзора — $94,0 \times 82,9 \times 66,5^{\circ}$, минимальная освещенность — 0,0001 Lux/F1.2 (рис. 1). Проанализированы видеоматериалы



Рис. 1. Установка видеосистемы со льда (на дальнем плане пос. Листвянка): 1 — боксы для подсветки; 2 — боксы для видеокамер (фото из архива Байкальского музея)

Fig. 1. Video system installation from the ice: 1 — boxes for lighting; 2 — boxes for video cameras. Listvyanka village is visible in the background (from archive of Baikal Museum)

териалы с 16 по 25 августа и с 7 по 9 сентября 2021 г. общей продолжительностью около 170 ч; применялись замедленное и повторное воспроизведение, для значимых сцен изготавливали стоп-кадры (метод срезов). Быстродвижущиеся объекты на стоп-кадрах получаются не всегда достаточно резкими, что не позволяет четко фиксировать детали происходящего, но общая картина представляется достаточно хорошо. В тексте мы используем следующие обозначения: L — длина рачка, мм; W — масса рачка, мг; B — биомасса; N — численность (количество); D — глубина, м; ВСМ — вертикальные суточные миграции. Данные обработаны стандартными методами вариационной статистики (Excel), приведены средняя арифметическая и ошибка средней ($\bar{X} \pm SE$), численность выборки (n), а также пределы измеряемых величин (lim) и коэффициент корреляции (r).

Результаты и их обсуждение

Прежде чем перейти к изложению результатов, приведем небольшой глоссарий основных понятий, принятых в тексте. *Суточные вертикальные миграции* (СВМ) — вертикальное перемещение гидробионтов с больших глубин (где они обитают днем) в верхние слои воды (ночные часы). В целом СВМ начинаются после заката и заканчиваются возвращением на исходную глубину до рассвета. *Миграционный комплекс* (МК) — гидробионты совершают СВМ в составе многокомпонентных комплексов, включающих в первую очередь мелкого пелагического рачка *Epischura baikalensis* и разновозрастных *M. branickii*, представителей коловраток (Rotifera), ветвистоусых (Cladocera) и других беспозвоночных, а также молодь и взрослых особей малой и большой голомянок и желтокрылки [Мельник и др., 1995; Карнаухов и др., 2016; Тахтеев и др., 2018], подробнее описано у В.В. Тахтеева с соавторами [2019]. СВМ *M. branickii* в своей основе трофические [Jung et al., 2004], но взрослые самки питаются не только зоопланктоном, но и молодь голомянок и мелкими особями сородичей [Тереза, Таращанский, 2006; Тахтеев и др., 2018].

Искусственное освещение (ИО) — любой электрический источник света, находящийся над поверхностью или под водой, освещающий и создающий ограниченную освещенную область соответственно под водой или на поверхности; ИО привлекает многих гидробионтов. Описываемые в статье скопления состояли из *M. branickii* и других ракообразных, молоди рыб (голомянок *Comephorus* sp., желтокрылки *Cottocomephorus grewinkii* и других прибрежно-пелагических Cottoidei), по размеру сопоставимых или превосходящих взрослых самок *M. branickii* (их длина 11–40 мм [Бекман, Афанасьева, 1977]), а также множества мелких беспозвоночных, не поддающихся идентификации и подсчету. В нашем случае подсветка четырех видеокамер служила источником ИО.

Основные результаты наблюдений можно свести к следующим положениям.

1. Распространение нерп и *M. branickii*. Документально подтверждено, что байкальская нерпа в летнее время осваивает прибрежные воды, обитая поблизости от берега (в данном случае на расстоянии 600 м), в том числе вдоль урбанизированного берега (пос. Листвянка) (рис. 1). Впервые задокументированные на видео активные погружения байкальской нерпы на глубину 200 м свидетельствуют о том, что и в прибрежных водах нерпы занимаются поиском пищевых объектов на больших глубинах, на свале ($D = 200$ м), причем в любое время суток. Там же зафиксировано наличие *M. branickii* не только в рассеянном виде, но и в виде плотных скоплений «роящихся» гидробионтов*, внешне напоминающих «облако» (рис. 2).

* Скопления состояли из *M. branickii* и других ракообразных, молоди рыб (*Comephorus* sp., желтокрылки *Cottocomephorus grewinkii* и других прибрежно-пелагических Cottoidei), по размеру сопоставимых и превосходящих взрослых самок *M. branickii*, а также множества мелких гидробионтов, не поддающихся идентификации и подсчету.

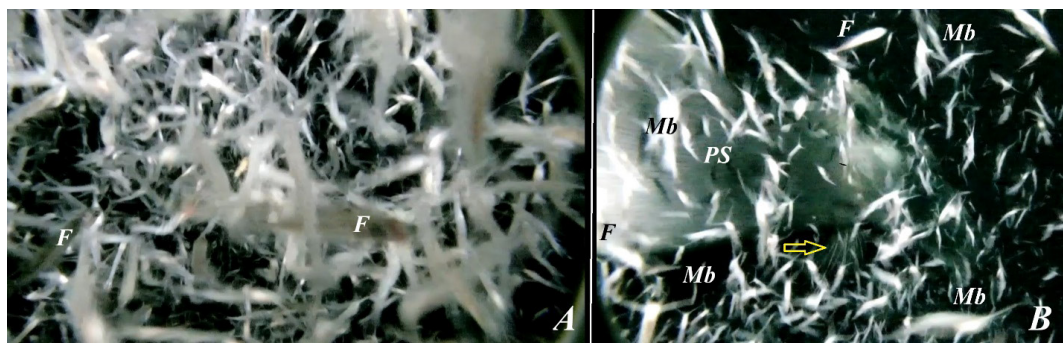


Рис. 2. Два стоп-кадра видеозаписи 1 сентября 2021 г.: **A** — фрагмент плотного «облака», состоящего преимущественно из *M. branickii* (*Mb*) и небольшого количества молоди рыб (*F*); **B** — байкальская нерпа (*PS*) выбирает жертву в «облаке» (стрелка показывает на вибриссы)

Fig. 2. Two still frames from the video record on September 1, 2021: **A** — fragment of dense «cloud» consisting mainly of *M. branickii* (*Mb*) and a small number of juvenile fish (*F*); **B** — baikal seal (*PS*) selects a prey in the «cloud» (arrow points to the vibrissae)

В поле зрения камер нередко попадали рыбы, в том числе крупные экземпляры Cottoidei; особенно много рыб было в марте и апреле, иногда нерпы охотились на них, преимущественно на рыбок, «присевших» на камни (рис. 3). Однако плотные скопления самок *M. branickii* впервые отмечены в августе. Первые нерпы (возможно, две особи), по-видимому, были привлечены светом (16 августа), но, найдя место концентрации пищевых организмов, впоследствии они буквально «паслись» около камер (в ноябре наблюдение прекращено), и их примеру последовали другие особи. Предположительно у камеры кормились одни и те же особи. Максимально в сценах охоты принимали участие до 5–6 особей, а в кадре одновременно могли фрагментарно присутствовать до 3–4 некрупных нерп, но обычно охотились 1–2 особи.

2. Поведение «облака» гидробионтов и жертв. «Облако», как правило, быстро перемещалось и могло выйти из кадра, тогда на его месте формировалось другое. «Об-

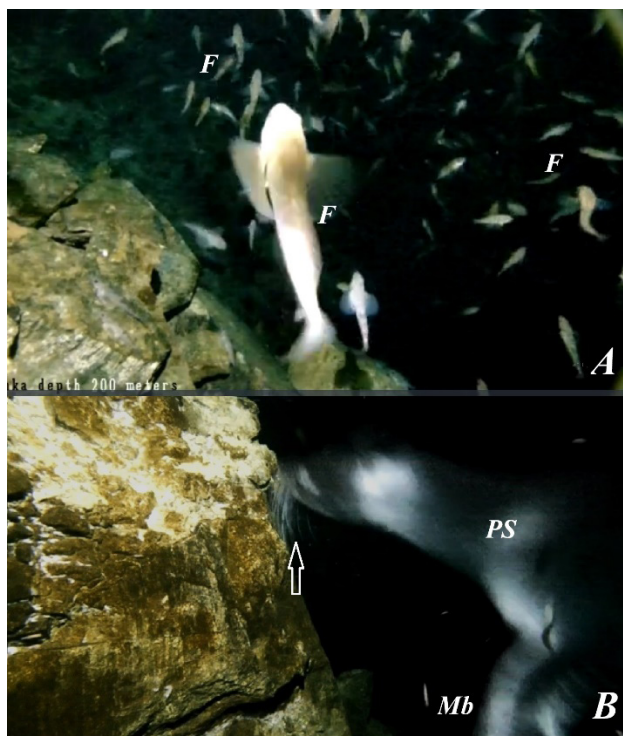


Рис. 3. Два стоп-кадра видеозаписи на глубине 200 м (2021 г.): **A** — разновозрастные рыбы Cottoidei (30 марта); **B** — байкальская нерпа, засасывающая рыбу, «присевшую» на скалу (17 августа) (обозначения как на рис. 2)

Fig. 3. Two still frames from the video record made at the depth of 200 m in 2021: **A** — Cottoidei fish of different ages (March 30); **B** — baikal seal sucking a fish settled on rock (August 17). See the legend at Fig. 2

лако» то уплотнялось (стоп-кадр становился практически белым), то стремительно рассеивалось (стоп-кадр черный). Внутри него взрослые самки рачка (они легко распознаются) находились в постоянном хаотичном движении («роении») и перемещались в разные стороны, в том числе пассивно опускались вниз, напоминая хлопья снега в тихую погоду (см. рис. 2). На стоп-кадрах одновременно присутствовало до 200–250 взрослых самок *M. branickii**. Взрослые самки *M. branickii*, маневренные, быстрые пловцы, беспорядочно активно перемещались в кадре. Изредка их немного сносило то ли течением, то ли возмущениями воды, создаваемыми проплывающими вблизи нерпами. Время от времени рачки останавливались, сгибали тело, принимая характерную позу (в виде V или ^), после чего резко выпрямлялись, и рачок устремлялся вперед, активно шевеля брюшными ножками. У жертв (*M. branickii* и молоди рыб) мы не отметили поведения, которое можно было бы оценить как избегание хищника. Гидробионты внешне никак не реагировали на появление нерпы в «облаке», но само «облако» могло несколько рассеиваться и быстро вновь уплотняться после ухода нерпы. Похоже, что гидробионты коллективно сторонились хищника, но не убегали, и мы не заметили, чтобы нерпа преследовала рачка.

Большинство опубликованных источников (а их немного) утверждают, что многие гидробионты, включая *M. branickii*, положительно реагируют на ИО [Бекман, Афанасьева, 1977; Тахтеев и др., 2004; Карнаухов и др., 2016]. Например, во время подводной видеосъемки с подсветкой на глубине 22 м численность *M. branickii* на стоп-кадрах за 10 мин увеличилась с 17 до 98 экз. [Тахтеев и др., 2004]; в ночное время в освещенной толще воды у приглубого берега наблюдали скопления, насчитывающие сотни тысяч особей на 1 м² [Камалтынов, 2001]; скопление рачков в световом пятне отмечали у поверхности воды в прибрежной зоне [Дидоренко и др., 2020]. Но имеется информация другого рода. Например, обнаруженные на глубине 10 м рачки после 20 мин воздействия ИО, как и после внезапного изменения освещения, уходили на глубину [Melnik et al., 1993; Jung et al., 2004], а при уровне освещенности воды в естественных условиях $> 10^{-4}$ люкс *M. branickii* прекращали подъем [Rudstam et al., 1992].

Численность *M. branickii* в течение суток менялась (имеются в виду главным образом хорошо различимые самки). До 5–6 час она была большой; начиная с 9 час рачков становилось заметно меньше (возможно, скопления разрежали кормящиеся нерпы); около 12–16 час численность была минимальной и сопоставимой или даже меньше, чем численность молоди рыб; после 16 час количество рачков не менялось, т.е. плотные скопления не образовывались и молоди рыб было не меньше, чем рачков; в 18–20 час сохранялась та же картина, но увеличивалась численность мелких организмов, выглядевших как «дождь». Наконец, к ночи численность *M. branickii* увеличивалась до максимума.

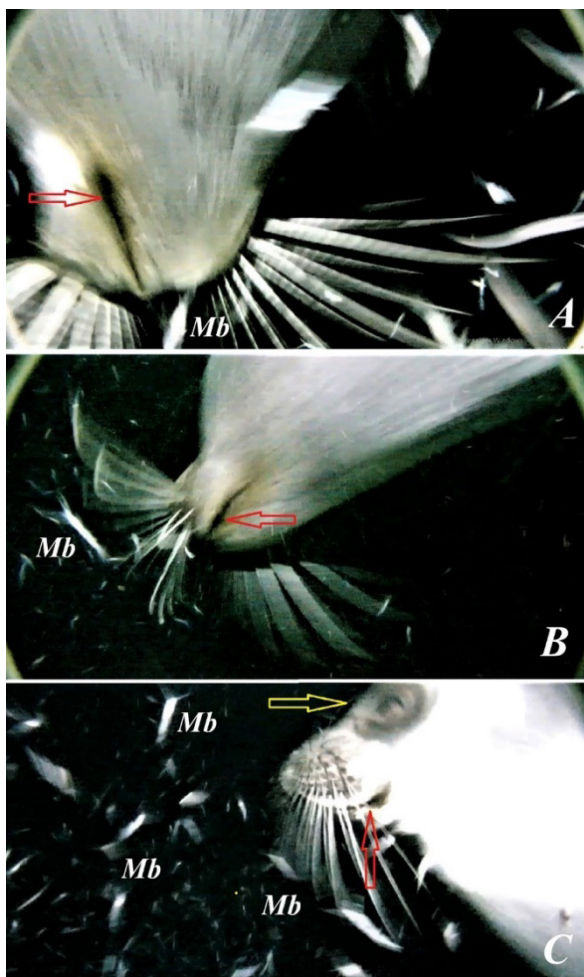
3. Тактика поимки жертвы была простой. Войдя в «облако» гидробионтов, нерпа либо возвращалась через каждые 1–2 мин, либо, если она была не одна, на смену ей появлялась другая особь. Кроме «облака», нерпы обследовали каменистое дно и скалу, вероятно, в поисках притаившихся рыбок Cottoidei старшего возраста (а не пелагической молоди). Заплывая в «облако», нерпа на небольшой скорости проплывала сквозь него и, несомненно, охотилась как на самок *M. branickii*, так и на рыбную молодь, хватая не ту жертву, которая была впереди перед носом, а ту, что находилась немного ниже, согласно нижнему расположению рта (рис. 4).

Так нерпы поступали в большинстве случаев, нормально заплывая в «облако». Под «нормальным» мы понимаем положение тела, когда нерпа заплывает в кадр животом вниз, однако положение тела в пространстве могло быть самым разным и, наверное, определялось углом атаки и положением выбранной жертвы (рис. 5). За каждое появление в свете камеры нерпа, как бы мимоходом, хватала минимум 2–3 жертвы и,

* Популяция *M. branickii* состоит из молоди (*L* 1–3 мм), молодых и взрослых самок (*L* 14–40 мм), а также карликовых взрослых самцов (*L* 3–6 мм) [Бекман, Афанасьева, 1977].

Рис. 4. Стоп-кадры видеозаписи на глубине 200 м (2021 г.): А, В, С — разные приемы подхода и захвата жертв; ротовая полость в виде щели, вибриссы расправлены, глаза открыты (обозначения как на рис. 2)

Fig. 4. Still frames from the video record made at the depth of 200 m in 2021: А, В, С — different techniques of a seal approaching and capturing the prey: the oral cavity has a slit shape, the vibrissae are straightened, the eyes are open. See the legend at Fig. 2



не задерживаясь, скрывалась в темноте. Во время охоты вибриссы нерп всегда были расправлены и топорщились в разные стороны, а глаза открыты. При захвате жертвы рот нерпы был лишь немного приоткрыт (в виде «щели», см. рис. 4), и нерпа за доли секунды засасывала жертв поодиночке, точно так же, как она поступала при поедании корма со дна бассейна при содержании в неволе, однако при скормливаниях рыбок с рук нерпы брали корм зубами.

Мы ни разу не зафиксировали захват жертвы открытой пастью и одновременный захват нескольких объектов. Нередко, чтобы захватить понравившийся объект, нерпа совершала характерный выпад головой вперед (значительно удлиняя тело) или в сторону, не меняя генерального направления движения. Также примечательно, что в условиях изобилия пищевых объектов нерпа часто проплывала мимо крупных рачков и, не обращая на них внимания, устремлялась к какой-то своей цели.

В исследовании Ватанабе с соавторами [Watanabe et al., 2020] очень важную роль играет ускорение нерп, однако на наших видеокдрах (значительно лучшего качества) во время охоты нерп мы такового вообще не наблюдали, наверное, просто потому, что у нерп не было в нем нужды. Наоборот, попадая в «облако», нерпы замедлялись, отчего у наблюдателя возникало впечатление, что звери кормились лениво, нехотя. Это свидетельствует о том, что ускорения могли быть связаны с чем угодно, но если все же с питанием, то результаты ускорений неизвестны. Также можно предположить, что нерпы охотились не в скоплениях рачков, а на разреженных особей, что увеличивает скепсис в отношении приводимых оценок добычи.

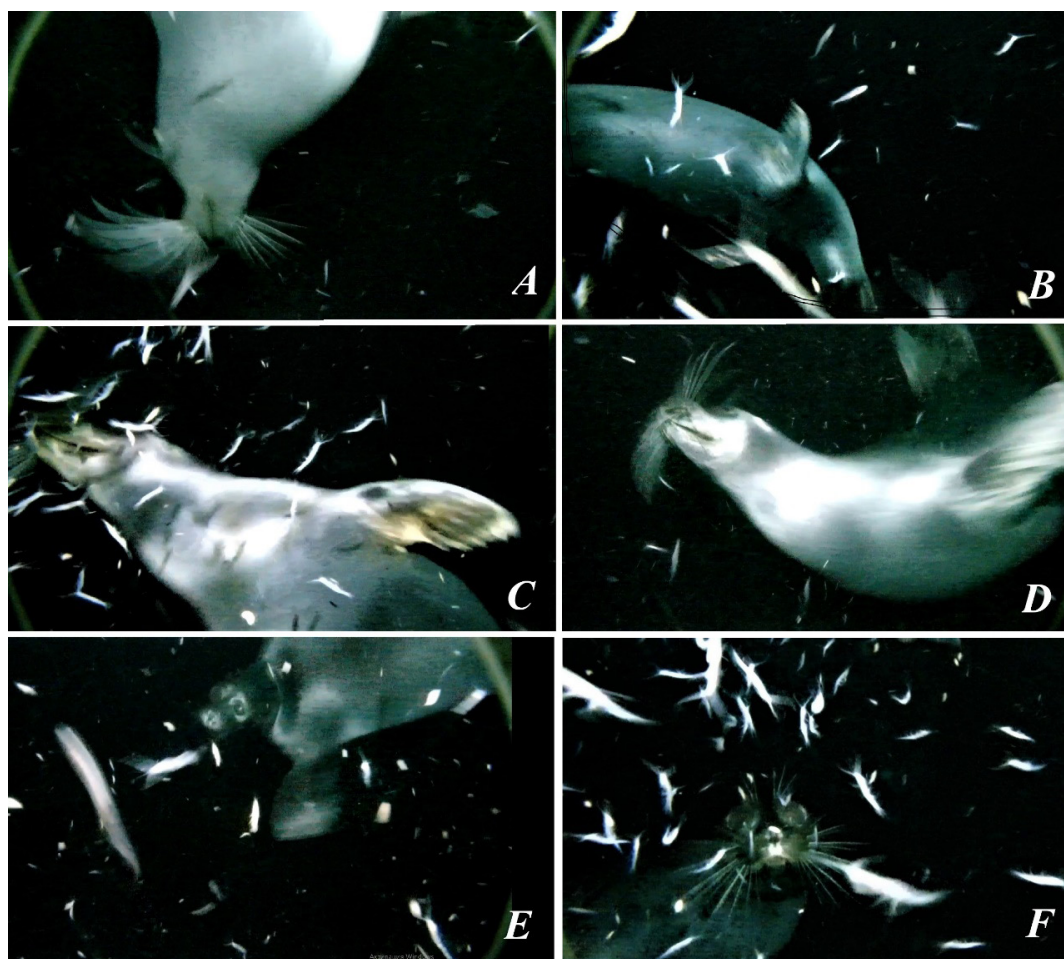


Рис. 5. Различные способы поимки жертв (А–F). На фото из гидробионтов присутствуют только самки *M. branickii*; выбраны фото-срезы с их минимальным количеством в кадре, чтобы рачки не загромождали происходящее

Fig. 5. Various methods of prey catching by a seal (A–F). The prey are presented by female *M. branickii*; photo sections with small number of crustaceans in the frame are selected for better view

Наблюдаемые нами нерпы обязательно прерывали свою трапезу на вентиляцию легких. Отсутствие в течение 30 мин отлучек длительностью > 1 мин можно объяснить не тем, что кормящиеся нерпы не дышали 30 мин (это возможно, но очень сомнительно), а тем, что они выбрали «челночную» стратегию: вероятно, нерпы быстро всплывали с глубины на поверхность и, затратив на вентиляцию легких минимальное время, возвращались к «кормушке». За 30 мин достаточно было совершить 2–3 подобных путешествия. Количество длительных уходов (> 1 мин) нерп было разным — от 0 до 7 за время наблюдения и не зависело от времени суток (табл. 1, 2).

Согласно экспериментальным данным, в природных условиях скорость плавания байкальской нерпы различалась в дневное и ночное время, а также при погружении, всплытии и на «полке» (максимальной глубине, после достижения которой животное всплывает), колеблясь от 0,8 до 1,2 м/с, а при ускорении за 7 с нерпа преодолела 11 м пути [Watanabe et al., 2004], т.е. скорость составляла $\approx 1,6$ м/с. Если для расчетов использовать максимальную среднюю скорость плавания (1,2 м/с), то нерпе, чтобы всплыть и вернуться к месту кормежки на глубину 400 м понадобится почти 6 мин, при скорости ускорения $\approx 4,5$ мин. За все время наблюдения такую продолжительную отлучку мы наблюдали один раз (табл. 1, 2). Поскольку мы предполагаем, что кормились одни и те

Таблица 1

Пищедобывательная активность нерп в зоне искусственного освещения
на глубине 200 м 1 сентября 2021 г.

Table 1

Feeding activity of seals in the sector of artificial lighting at the depth of 200 m
on September 1, 2021

Период времени (час:мин)	Интервал между подходами, с (<i>lim</i>)	Кол-во появлений в кадре за период наблюдения (раз/мин)	Кол-во кормящихся нерп, шт.	Продолжительность отлучек > 1 мин*, с (<i>n</i> ; <i>max</i>)
0:00–0:30	20,0 ± 2,1 (2–78)	65 (2,2)	1	184 ± 65 (2; 249)
0:30–1:00	18,0 ± 1,5 (3–60)	76 (2,5)	1	160,0 ± 42,8 (3; 237)
3:00–3:30	15,0 ± 1,8 (1–59)	48 (1,6)	2	204,0 ± 50,3 (5; 323)
6:00–6:30	10,0 ± 0,7 (1–53)	131 (4,4)	3	108 (2)
9:00–9:15	7,0 ± 0,4 (1–36)	127 (8,5)	4	0
12:00–12:15	13,0 ± 1,1 (1–40)	67 (4,5)	1	0
15:00–15:15	15,0 ± 1,1 (2–43)	61 (4,1)	2	0
19:00–19:15	9,0 ± 0,8 (1–39)	88 (5,9)	4	79 (1)
22:00–22:15	15,0 ± 1,6 (3–48)	45 (3,0)	2	106 ± 42 (2; 148)

* Здесь и в табл. 2 эти периоды, вероятно, время всплытия, вентиляции легких и нового погружения, не учитывались при статистической обработке.

Таблица 2

Пищедобывательная активность нерп в зоне искусственного освещения
на глубине 200 м 5 сентября 2021 г.

Table 2

Feeding activity of seals in the sector of artificial lighting at the depth of 200 m
on September 5, 2021

Период времени (час:мин)	Интервал между подходами, с (<i>lim</i>)	Кол-во появлений в кадре за период наблюдения (раз/мин)	Кол-во кормящихся нерп, шт.	Продолжительность отлучек > 1 мин, с (<i>n</i> ; <i>max</i>)
0:00–0:30	18,0 ± 2,3 (2–43)	29 (1,0)	1	149,0 ± 24,7 (6; 233)
0:30–1:00	18,0 ± 1,4 (2–60)	76 (2,5)	1	237 (1)
3:00–3:30	17,0 ± 1,6 (2–60)	62 (2,1)	2	127,0 ± 21,8 (5; 207)
6:00–6:30	17,0 ± 1,9 (2–50)	50 (3,3)	3	147,0 ± 24,6 (7; 268)
9:00–9:15	–	–	0	–
12:00–12:15	–	–	0	–
15:00–15:15	13,0 ± 1,4 (1–45)	42 (2,8)	2	72,0 ± 5,7 (3; 83)
19:00–19:15	16,0 ± 2,4 (2–55)	31 (2,1)	1	207,0 ± 2,0 (2; 209)
22:00–22:15	14,0 ± 2,0 (3–40)	19 (1,3)	1	277,0 ± 183,5 (2; 460)

же особи, то скорость плавания нерп (при всплытии и погружении) была значительно больше определенной японскими учеными. Она должна была составлять 20–25 км/ч, т.е. 5,6–6,9 м/с. Такая скорость для горизонтального плавания приводится в исследованиях В.Д. Пастухова [1993].

4. Суточная активность нерп различалась, однако оценить ее довольно сложно. К примеру, 21 августа с раннего утра одновременно охотились несколько особей:

к каждой камере отмечали до 15–20 подходов в минуту, нерпы, как в «карусели», появлялись в кадре, но соблюдалась ли при этом «очередь» — сказать трудно. К 10 час активность животных уменьшилась, однако причины этого феномена непонятны: либо потому что «облако» почти рассеялось, либо из-за того, что некоторые особи ушли, либо присутствуют оба фактора.

Опишем суточную активность кормящихся нерп на примере двух дней наблюдений. 1 сентября с 0 до 1 час в кадре была одна особь, она подходила к месту кормления каждые 18–20 с, т.е. по 2,2–2,5 раза/мин, и при этом 5 раз надолго покидала место съемки, дважды — больше чем на 4 мин (см. табл. 1).

В интервале с 3 час до 3 час 30 мин нерп стало две, соответственно, время между подходами к месту кормежки сократилось до 15 с. Нерпы 5 раз отлучались надолго, в среднем на 204 с, а одна из них отсутствовала 5,4 мин, поэтому общее количество появлений нерп в кадре составило всего 48 (1,6 раза), т.е. в пересчете на одну нерпу в среднем 24 раза (0,8 раза/мин).

В период с 6 час до 6 час 30 мин мы фиксировали 3 нерпы одновременно. Минимум одна особь появлялась в кадре каждые 10 с, а общее количество появлений в кадре составило 131, или в пересчете на одну нерпу в среднем ≈ 44 , или $\approx 1,5$ раза/мин. При этом зафиксировано всего 2 длительные отлучки. С 9 час до 9 час 15 мин нерп стало четыре и в кадре они появлялись каждые 7 с, т.е. 32 раза/мин, эти особи надолго (> 60 с) не отрывались от процесса кормления в течение 15 мин. Потом нерпы ушли (предположительно насытившись), а с 12 час до 12 час 15 мин мы фиксировали только одну особь, которая появлялась через каждые 13 с, т.е. 4,5 раза/мин. Днем, в интервале 15 час — 15 час 30 мин, кормились две нерпы, и их активность была выше, чем двух нерп ночью (3:00–3:30). При одинаковой частоте подходов (табл. 1) общее количество появлений в кадре за период исследования было на 27 % больше, а в пересчете на одну особь — почти в 2 раза больше (1,5 раза/мин). Такая разница объясняется отсутствием продолжительных пауз в кормлении (табл. 1).

Вечером мы снова наблюдали кормление предположительно четырех нерп. Сравнение активности этих животных с утренним квартетом (9:00–9:15) показало, что пищевая активность нерп в сумерках была ниже, чем утром: частота подходов была достоверно меньше ($t_d = 2,25$, при $p = 0,05$); количество появлений в кадре за период наблюдений вечером также было меньше — суммарно на 44 %, в пересчете на одну особь — на 40 % (соответственно $\approx 2,1$ и $\approx 1,5$ раза/мин). При этом вечером отмечена только одна отлучка продолжительностью > 1 мин (табл. 1). Поздним вечером (22:00–22:15) две нерпы приходили на кормежку с той же частотой, что и два других дуэта (каждые 15 с), появляясь в кадре 1,5 раза/мин, т.е. так же как и днем (в 15:00–15:30), но вдвое реже, чем ночью в 3 час — 3 час 30 мин.

Активность кормящихся нерп 5 сентября представлена в табл. 2. Очевидно большее сходство в показателях двух ночных периодов наблюдения, когда кормилась одна нерпа, с данными за 1 сентября. Незначительные различия имеются и в двух периодах (притом что количество нерп 1 и 5 сентября в это время было одинаковым). Однако 5 сентября в 9 час — 9 час 15 мин и в 12 час — 12 час 15 мин, в отличие от 1 сентября, нерпы не появлялись. 5, как и 1 сентября, в 15 час — 15 час 15 мин кормились две нерпы, но в первом случае нерпа трижды уплывала, хотя и ненадолго, что сказалось на среднем показателе активности: при меньшем интервале между подходами в поле зрения камеры нерпы появлялись 1,4 раза/мин, а не $\approx 2,0$ раза/мин. Если из времени наблюдения вычесть время, когда нерпа отсутствовала (уплывала, условно не кормилась — 216 с), то время кормления составит $(15,0 - 4,5) = 10,5$ мин, а частота подходов каждой особи увеличится до 2/мин. В вечерние часы кормилась одна нерпа, в оба периода она по 2 раза уплывала в среднем более чем на 3 мин (табл. 2). Если проделать те же манипуляции, то в период 19 час — 19 час 15 мин нерпа питалась 8,1 мин и количество подходов составляло $31,0/8,1 = 3,8$ /мин, а в 22 час — 22 час 15 мин — соответственно 5,8 мин и 3,3/мин.

Представив данные таблиц графически, мы увидим, что и 1, 2 сентября в течение суток у нерп было 2 пика пищевой активности: в первом случае около полночи и около полудня, во втором — пики сдвинулись и пришлись на вечернее и ночное время (рис. 6). Причиной сдвига, вероятно, стало отсутствие нерп 5 сентября в дневное время. В ночное время, когда численность *M. branickii* обычно становилась максимальной (вопреки обычному характеру СВМ), нерпы продолжали охотиться, но делали это лениво, без азарта, их движения становились более плавными, замедленными. Такое пищевое поведение мы расцениваем как состояние достижения сытости.

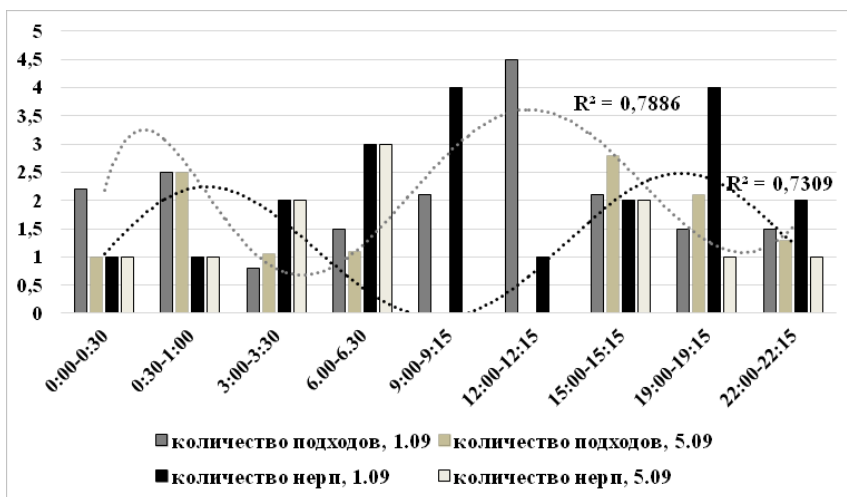


Рис. 6. Количество подходов байкальских нерп к месту кормежки и количество кормящихся особей в разное время суток 1 и 5 сентября 2022 г.

Fig. 6. Number of the baikal seal approaches to the feeding site and number of feeding seals on September 1 and 5, 2022, by times of the day

Известно, что СВМ *M. branickii* начинаются в сумерках и следующие 3 ч отмечают пик активности рачков [Тахтеев, Дидоренко, 2015]. В октябре подъем гидробионтов начался в 18 час [Melnik et al., 1993] и к 24 час рачки достигли верхнего 50-метрового слоя [Jung et al., 2004]. По данным гидроакустической съемки взрослые самки к 19–20 час почти полностью покидали 150–190-метровый горизонт воды, где находились до начала СВМ, в 22–23 час — концентрировались на *D* 50–150 м, а в 2–4 час на *D* 50–100 м они составляли 55 % численности всех особей. К рассвету рачки отправлялись в обратный путь, в 7–8 час взрослые самки отмечены на глубине 100–150 м, и только в 14–15 час — на исходных глубинах 150–190 м [Melnik et al., 1993].

Наши данные показывают, что ИО полностью нарушило нормальное протекание СВМ рачков и это отразилось на ныртельном (пищевом) поведении нерп (рис. 6).

5. Временная активность нерп. Вне зависимости от наличия скоплений гидробионтов («облака») нерпы в поле зрения камер присутствовали непостоянно, что не исключает их нахождения в непосредственной близости: очень часто на видео можно было заметить скользящие тени нерп в неосвещенном пространстве. Например, 24 августа к плотному «облаку» за весь день нерпы не подходили ни разу, но они появились утром следующего дня и начали кормиться.

6. Количественные оценки питания. По наблюдениям за время нахождения в кадре каждая нерпа поедала по несколько пищевых объектов (рачков и/или рыбок) и отплывала в сторону, возможно, оставаясь на периферии «облака». Одиночные нерпы появлялись в кадре до 4,5 раза в минуту (см. табл. 1, 2), т.е. оставались в кадре иногда всего несколько секунд, после чего исчезали из поля зрения. В таком ритме нерпы поедали от 3 до 14 рачков за минуту. Примечательно, что хищник не задерживался в «облаке», а, проглотив добычу, покидал чрезвычайно богатую пищевыми объектами локацию с тем, чтобы вскоре вернуться обратно.

Свободно плавающие нерпы ночью (когда рачки должны быть в верхних горизонтах воды) также охотились на отдельных особей *M. branickii*, успевая поймать в среднем по 78 ± 45 ($\pm SD$) рачков и только по $2,3 \pm 3,2$ рыбы за одно погружение, продолжительностью около 10 мин (всего их было 17). Максимальное количество съеденных рачков составляло 154 особи, и в этом случае каждые 2,5 с нерпа поедала рачка, т.е. она должна была охотиться в плотном скоплении [Watanabe et al., 2020]. Авторы утверждают, что охота на рачков всегда была успешной, в отличие от охоты на рыб, но при этом сам момент схватывания они наблюдать не могли (<https://www.pnas.org/content/117/49/31242>). Согласно показаниям прикрепленного к телу нерпа акселерометра, фиксирующего, кроме прочего, ускорения (изменение скорости или направления движения), которые принимали за охоту на *M. branickii*, среднее количество пойманных рачков составило 57 особей за погружение (lim 42–89; $n = 1036$ погружений, в основном в ночное время). В этом случае вообще исключалось подтверждение как причины ускорения, так и результативности охоты (если это была она). Ранее на основании разной скорости плавания нерп при дневных и ночных погружениях предположили, что днем нерпа охотится на рыб, используя зрение, а ночью — на ракообразных с помощью вибрисс [Watanabe et al., 2004]. На наш взгляд, довольно странная гипотеза. Давно известно, что нерпы даже при содержании в бассейне для поиска и поимки рыбы задействуют оба анализатора и координируют нырятельное поведение в зависимости от освещения и физического состояния пищевых объектов [Петров, 2003].

Если пролонгировать наши данные на 10-минутное погружение, то результаты получатся близкие: нерпы поедали по 30–140 рачков за погружение. Однако если в нашем случае мы имеем картину кормежки нерп в «облаке» рачков, т.е. при очень большой локальной плотности пищевых объектов, то Ватанабе с соавторами [2020] никаких скоплений *M. branickii* не наблюдали, и, судя по контексту, животные активно искали пищу в течение всего погружения, при этом им приписывают сверхбыстрые скорости добычи корма.

Методы «экстраполяции», многочисленные допуски и домыслы, а также не критичное отношение к опубликованным данным, продемонстрированные в исследовании Ватанабе с соавторами [2020], вызывают много вопросов. Всего один пример. Для подкрепления своей гипотезы исследователи приводят данные В.Д. Пастухова [1993] о нахождении у трех молодых нерп (у трех из многих тысяч особей, прошедших через его руки) в желудочно-кишечном тракте (ЖКТ) от 300 до 700 г *M. branickii*. Совершенно очевидно, что по хитиновым фрагментам (которых в ЖКТ на самом деле остается совсем немного) восстановить массу съеденных рачков невозможно и принимать на веру упомянутые данные нельзя. Для нас также очевидна нереальность приведенных величин. Указанная масса рачков соответствует 6667–15556 особям при массе одной взрослой самки рачка 45 мг. В природе агрегации *M. branickii* имеют смешанный состав и средние навески рачков намного меньше 45 мг [Петров, Купчинский, 2022].

Заключение

Анализ опубликованных ранее данных показывает, что все материалы были получены из кратковременных наблюдений, проведенных на небольших глубинах или в поверхностном слое, и наше сообщение о глубоководных скоплениях рачков в условиях ИО, вероятно, является первым. Наши наблюдения демонстрируют, что даже невдалеке от берега на 200-метровой глубине *M. branickii* присутствуют, а при ИО проявляют положительный фототаксис, создавая в освещенном поле плотные агрегации в любое время суток.

Впервые подробно описано, как байкальская нерпа охотится на *M. branickii*. Когда нерп было несколько, они подплывали в освещенное поле с одной стороны и шли вереницей, не задерживаясь в кадре; одиночно кормящаяся нерпа могла появиться с любой стороны. Общая активность охоты, измеряемая количеством подходов в освещенную зону, была высокой. При одновременной охоте нескольких особей нерпы использовали тактику «карусели», поочередно заплывая в «облако» рачков. Несомненно, что при охоте

нерпы используют вибриссы, а в условиях ИО — и зрение, при этом жертвы поедаются поодиночке, путем мгновенного засасывания в чуть приоткрытую ротовую полость.

При постоянном (очень длительном) ИО необходимость следовать за пищевыми объектами отпадает, и это может быть причиной наблюдаемых нами нарушений СВМ *M. branickii*. В отсутствие ИО в ночное время количество *M. branickii* на глубине 200 м должно быть по крайней мере меньше, чем в дневное. Но при ИО картина почти обратная. Кроме того, в условиях постоянной подсветки численность *M. branickii* в освещенной области могла быстро и значительно меняться, иногда — на порядки.

Даже в условиях обилия кормовых организмов нерпы кормятся не постоянно, т.е. предположительно они достигают состояния сытости, поэтому распространять полученные в эксперименте результаты на большие отрезки времени некорректно. Меняется пищедобывательная активность нерпы и в течение суток, и, вероятно, существуют два пика активности — в середине ночи и в середине дня.

Продолжительные отлучки нерп мы расцениваем как всплытия к поверхности для вентиляции легких, при этом U-образный профиль ныряний нерп [Watanabe et al., 2004, 2020] изменился на V-образный, не предполагающий ни долгого поиска пищи, ни продолжительной вентиляции легких. Кроме этого, нерпы демонстрировали не свойственный им суточный ритм погружений — независимо от времени суток они регулярно достигали 200 м глубины (что в обычных условиях случается не часто), иногда не всплывая к поверхности в течение 15 мин.

По международному признанию из всех тюленей, обитающих во внутренних водоемах, только байкальская нерпа отнесена к категории LC (Least Concern) — вызывающая наименьшее беспокойство [Goodman, 2016, <https://www.iucnredlist.org>]. Сравнивая удельную численность популяции байкальской нерпы с таковой других видов (она на порядки больше в перерасчете на единицу площади акватории), японские исследователи пытаются объяснить этот «очевидный парадокс» тем, что байкальские нерпы питаются «чрезвычайно обильным *M. branickii*» [Watanabe et al., 2020]. Оставив на совести авторов утверждение о «чрезвычайной обильности», мы можем заключить, что если описанное пищевое поведение нерп в отношении *M. branickii* при ИО соответствовало бы природным условиям, то предположить нечто подобное было возможно. Но это далеко не так.

Бесспорно, благополучие байкальской нерпы объясняется комплексом биотических и абиотических условий ее существования, исторически сложившихся в регионе и в оз. Байкал, а не сомнительной обильностью самок *M. branickii*. Несостоятельность выдвинутой гипотезы с позиций имеющихся сведений о распространении, численности, биомассе, структуре популяции и образе жизни *M. branickii* показана ранее [Петров, Купчинский, 2022].

Таким образом, полученные нами данные в очередной раз подтверждают возможность потребления байкальской нерпой пелагического рачка *M. branickii*, но весомым вкладом в питание нерпы эта малокалорийная пища могла быть только при выполнении минимум трех условий: если нерпы постоянно (регулярно, ежедневно) питались бы в «облаке» рачков, подобном описанному нами; если «облака» состояли исключительно из взрослых самок старших генераций; если нерпы могли бы регулярно находить такие скопления. Ни одно из этих допущений в природных условиях, по нашему мнению, немыслимо.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают благодарность техническому персоналу, обеспечивавшему видеосъемку и передачу информации в музей.

The authors are grateful to the technical staff who provided video recording and transferred the records to the museum.

Финансирование работы (FUNDING)

Работа выполнена в рамках бюджетной темы № 121032900077-4 «Экологическая диагностика изменений некоторых элементов биогеоценозов территории Восточной

Сибири». В работе использовано оборудование Центра коллективного пользования «Научно-экспедиционный центр Байкал» (<https://ckp-rf.ru/catalog/ckp/3213559>).

The study was conducted in the framework of budget project No. 121032900077-4 «Ecological diagnostics of changes in some elements of biogeocenoses in the territory of East Siberia». Equipment of the Center for Collective Use «Scientific Expeditionary Center Baikal» (<https://ckp-rf.ru/catalog/ckp/3213559>) was used for the study.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

All applicable international, national and/or institutional principles for the care and use of animals have been observed.

Вклад авторов (AUTHORS' CONTRIBUTIONS)

Вклад авторов равнозначный.

Both authors made equal contribution to the article.

Список литературы

Бекман М.Ю., Афанасьева Э.Л. Распределение и продукция макрогектопуса // Биологическая продуктивность пелагиали Байкала и ее изменчивость : сб. статей. — Новосибирск : Наука, 1977. — Т. 19(39). — С. 76–98.

Дидоренко С.И., Ботвинкин А.Д., Тахтеев В.В. Новая трофическая связь в экосистеме Байкала: пелагические бокоплавы *Macrohectopus branickii* (Crustacea, Amphipoda) и летучие мыши *Myotis petax* (Mammalia, Chiroptera) // Зоол. журн. — 2020. — Т. 99, № 10. — С. 1140–1147. DOI: 10.31857/S0044513420100050.

Егорова Л.И., Елагин О.К., Иванов М.К. и др. Питание байкальской нерпы: состояние проблемы. 1. Метод и результаты исследования питания в конце 80-х гг. // Сибир. биол. журн. — 1992. — № 4. — С. 40–47.

Камалтынов Р.М. Амфиподы (Amphipoda: Gammaroidea) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. — Т. 1 : Озеро Байкал. — Новосибирск : Наука, 2001. — Кн. 1. — С. 572–831.

Карнаухов Д.Ю., Тахтеев В.В., Мишарин А.С. Особенности структуры ночного миграционного комплекса гидробионтов в различных участках озера Байкал // Изв. Иркутск. гос. ун-та. Серия: Биология. Экология. — 2016. — Т. 18. — С. 87–98.

Мельник Н.Г., Тимошкин О.А., Сиделева В.Г. Распределение *M. branickii* и некоторые особенности его морфологии // Атлас и определитель пелагиобиев Байкала (с краткими очерками по их экологии). — Новосибирск : Наука, 1995. — С. 511–522.

Пастухов В.Д. Нерпа Байкала. Биологические основы рационального использования и охраны ресурсов : моногр. — Новосибирск : ВО Наука, Сибирская издательская фирма, 1993. — 262 с.

Пастухов В.Д. О концентрации, распределении и питании нерпы: Селенгинский район // Лимнология придельтовых пространств Байкала. — Л. : Наука, 1971. — С. 278–286.

Пастухов В.Д. Питание байкальского тюленя // Лимнологические исследования Байкала и некоторых озер Монголии : Тр. Лимнологического ин-та СО АН СССР. — 1965. — Т. 6(26). — С. 152–163.

Петерфельд В.А., Петров Е.А. Питание байкальской нерпы и ее роль в трофической структуре экосистемы Байкала // Тр. ВНИРО. — 2024. — Т. 197. — С. 43–59. DOI: 10.36038/2307-3497-2024-197-43-59.

Петров Е.А. Байкальская нерпа (эколого-эволюционные аспекты) : дис. ... д-ра биол. наук. — Улан-Удэ : БГУ, 2003. — 364 с.

Петров Е.А., Купчинский А.Б. Ракообразные в питании байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.). 1. Обзор литературы // Байкальский зоологический журнал. — 2022. — № 2(32). — С. 105–114.

Петров Е.А., Сиделева В.Г., Стюарт Б., Мельник Н.Г. Питание байкальской нерпы: состояние проблемы. 5. Нырательное поведение и экология питания // Сибирский биологический журнал. — 1993. — № 6. — С. 32–40.

Тахтеев В.В., Аров И.В., Мишарина Е.А. и др. Структура зоопланктона и ночного миграционного комплекса бентосных амфипод в районе Большого Ушканьего острова (оз. Байкал) в темное время суток (июнь-июль) // Изв. Иркутск. гос. ун-та. Серия: Биология. Экология. — 2018. — Т. 23. — С. 54–67. DOI: 10.26516/2073-3372.2018.23.54.

Тахтеев В.В., Дидоренко С.И. Фауна и экология бокоплавов : учеб. пособие. — Иркутск : Изд-во Института географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, 2015. — 115 с.

Тахтеев В.В., Карнаухов Д.Ю., Говорухина Е.Б., Мишарин А.С. Суточные вертикальные миграции гидробионтов в прибрежной зоне оз. Байкал // Биология внутренних вод. — 2019. — № 2-1. — С. 50–61. DOI: 10.1134/S0320965219020141.

Тахтеев В.В., Левашкевич А.М., Говорухина Е.Б. О влиянии искусственного освещения на интенсивность ночных вертикальных миграций амфипод озера Байкал // Экология. — 2004. — № 6. — С. 468–470.

Тереза Е.П., Тарашанский Б.А. Исследование внутрисуточных изменений подводной освещенности, миграций и ритмов питания пелагических беспозвоночных в озере Байкал // 9-й съезд гидробиол. о-ва РАН : тез. докл. — Тольятти : ИЭВБ РАН, 2006. — Т. 2. — С. 186.

Jung J., Hohnowski C., Jenkins H. et al. Diel vertical migration of zooplankton in lake Baikal and its relationship to body size // Ecosystems and natural resources of mountain regions. — Novosibirsk : Nauka, 2004. — P. 131–140.

Melnik N.G., Timoshkin O.A., Sideleva V.G. et al. Hydroacoustic measurement of the density of the Baikal macrozooplankton *Macrohectopus branickii* // Limnol. Oceanogr. — 1993. — Vol. 38, № 2. — P. 425–434. DOI: 10.4319/lo.1993.38.2.0425.

Rudstam L.G., Melnik N.G., Timoshkin O.A. et al. Diel dynamics of an aggregation of *Macrohectopus branickii* (Dyb.) (Amphipoda, Gammaridae) in the Bargusin bay, lake Baikal, Russia // J. Great Lakes Res. — 1992. — Vol. 18, Iss. 2. — P. 286–297.

Stewart B., Petrov E., Baranov E. et al. Seasonal movements and dive patterns of juvenile Baikal seals, *Phoca sibirica* // Mar. Mamm. Sci. — 1996. — Vol. 12, № 4. — P. 528–542. DOI: 10.1111/j.1748-7692.1996.tb00065.x.

Watanabe Y., Baranov E.A., Sato K. et al. Foraging tactics of Baikal seals differ between day and night // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 2004. — Vol. 279. — P. 283–289. DOI: 10.3354/meps279283.

Watanabe Y.Y., Baranov E.A., Miyazaki N. Ultrahigh foraging rates of Baikal seals make tiny endemic amphipods profitable in Lake Baikal // Proc. Natl Acad. Sci. — 2020. — Vol. 117, № 49. — P. 31242–31248. DOI: 10.1073/pnas.2014021117.

References

Bekman, M.Yu. and Afanasyeva, E.L., Distribution of products and macrohectopus, in *Sb. Statey "Biologicheskaya produktivnost' pelagialy Baykala i yeye izmenchivost'"* (Collection of Papers "Biological productivity of the Baikal pelagic zone and its variability"), Novosibirsk: Nauka, 1977, vol. 19(39), pp. 76–98.

Didorenko, S.I., Botvinkin, A.D., and Takhteev, V.V., A new, original trophic relationship in the Lake Baikal ecosystem: the pelagic amphipod, *Macrohectopus branickii* (Crustacea, Amphipoda) and *Myotis petax* bats (Mammalia, Chiroptera), *Zool. Zh.*, 2020, vol. 99, no. 10, pp. 1140–1147. doi 10.31857/S0044513420100050

Egorova, L.I., Elagin, O.K., Ivanov, M.K., Kazachishina, I.J., and Petrov, E.A., Feeding of the Baikal seal: state of the problem. 1. The method and results of feeding studies at the end of the eighties, *Sibir. biol. Zhurn.*, 1992, vol. 4, pp. 40–47.

Kamaltynov, R.M., Amphipods (Amphipoda: Gammaroidea), in *Annotirovannyi spisok fauny ozera Baykal i yego vodosbornogo basseyna. T. 1: Ozero Baykal* (An annotated list of the fauna of Lake Baikal and its drainage basin, vol. 1: Lake Baikal), Novosibirsk: Nauka, 2001, pp. 572–831.

Karnaikhov, D.Yu., Takhteev, V.V., and Misharin, A.S., Structural features of the nocturnal migratory complex of hydrobionts in different parts of Baikal Lake, *Izv. Irkutsk. Gos. Univ., Ser.: Biologiya. Ekologiya*, 2016, vol. 18, pp. 87–98.

Melnik, N.G., Timoshkin, O.A., and Sideleva, V.G., Distribution of *M. branickii* and some features of its morphology, *Guide and key to pelagic animals of Baikal*, Novosibirsk: Nauka, 1995, pp. 511–522.

Pastukhov, V.D., *Nerpa Baykala. Biologicheskiye osnovy ratsional'nogo ispol'zovaniya i okhrany resursov* (Baikal seal. Biological foundations of rational use and protection of resources), Novosibirsk: Nauka, Sibirskaya izdatel'skaya firma, 1993.

Pastukhov, V.D., On the concentration, distribution and nutrition of seals: Seleginsky district, in *Limnologiya prideltovykh prostranstv Baykala* (Limnology of the deltaic spaces of Lake Baikal), Leningrad: Nauka, 1971, pp. 278–286.

Pastukhov, V.D., Diet of the Baikal seal, in *Limnologicheskiye issledovaniya Baykala i nekotorykh ozer Mongolii* (Limnological studies of Baikal and some lakes of Mongolia), *Tr. Limnologicheskogo in-ta Sibirskogo Otdeleniya Akademii Nauk SSSR*, 1965, vol. 6(26), pp. 152–163.

Peterfeld, V.A. and Petrov, E.A., Nutrition of the Baikal seal and its role in the trophic structure of the Baikal ecosystem, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 197, pp. 43–59. doi 10.36038/2307-3497-2024-197-43-59

Petrov, E.A., Baikal seal (ecological and evolutionary aspects), *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, Ulan-Ude: Baikal. Gos. Univ., 2003.

Petrov, E.A. and Kupchinsky, A.B., Crustaceans in the diet of the Baikal seal (*Pusa sibirica* Gm.). 1. Literature review, *Baykal'skiy zoologicheskii zhurnal*, 2022, no. 2(32), pp. 105–114.

Petrov, E.A., Sideleva, V.G., Stewart, B., and Melnik, N.G., Feeding of the Baikal seal: state of the problem. 5. Diving behavior and nutritional ecology, *Sibirskiy biologicheskii zhurnal*, 1993, no. 6, pp. 32–40.

Takhteev, V.V., Arov, I.V., Misharina, E.A., Govorukhina, E.B., Eropova, I.O., and Batranin, D.A., Zooplankton Structure and Structure of Nocturnal Migratory Complex of Benthic Amphipods in Bol'shoi (Large) Ushkany Island Area (Lake Baikal) at Night Time (June-July), *Izv. Irkutsk. Gos. Univ., Ser.: Biologiya. Ekologiya*, 2018, vol. 23, pp. 54–67. doi 10.26516/2073-3372.2018.23.54

Takhteev, V.V. and Didorenko, S.I., *Fauna i ekologiya bokoplavov* (Fauna and ecology of amphipods), Irkutsk: Izd-vo Instituta geografii im. V.B. Sochavy Sibirskogo otdeleniya Rossiyskoy akademii nauk, 2015.

Takhteev, V.V., Karnaukhov, D.Y., Govorukhina, E.B., and Misharin, A.S., Diel vertical migrations of hydrobionts in the coastal area of Lake Baikal, *Inland water biology*, 2019, vol. 12, no. 2, pp. 178–189. doi 10.1134/S1995082919020147

Takhteev, V.V., Levashkevich, A.M., and Govorukhina, E.B., On the influence of artificial lighting on the intensity of night vertical migrations of amphipods of Lake Baikal, *Ekologiya*, 2004, no. 6, pp. 468–470. doi 10.1134/S1995082919020147

Teresa, E.P. and Tarashchansky, B.A., Study of intraday changes in underwater fluid, migration and feeding rhythms of pelagic invertebrates in Lake Baikal, in *Tezisy dokl. 9-go s'yezd gidrobiol. o-va RAN* (Proc. 9th Congress of Hydrobiol. Society of the Russian Academy of Sciences), Tolyatti: Inst. Ekol. Volzhskogo Basseina, Ross. Akad. Nauk, 1994, vol. 2, pp. 186.

Jung, J., Hojnowski, C., Jenkins, H., Ortiz, A., Brinkley, C., Cadish, L., Evans, A., Kissenger, P., Ordal, L., Osipova, S., Smith, A., Vredevelde, B., Hodge, T., Kohler, S., Rodenhouse, N., and Moore, M., Diel vertical migration of zooplankton in lake Baikal and its relationship to body size, *Ecosystems and natural resources of mountain regions*, Novosibirsk: Nauka, 2004, pp. 131–140.

Melnik, N.G., Timoshkin, O.A., Sideleva, V.G., Pushkin, S.V., and Mamylov, V.S., Hydroacoustic measurement of the density of the Baikal macrozooplankton *Macrohectopus branickii*, *Limnol. Oceanogr.*, 1993, vol. 38, no. 2, pp. 425–434. doi 10.4319/lo.1993.38.2.0425

Rudstam, L.G., Melnik, N.G., Timoshkin, O.A., Hansson, S., and Nemovet, V., Diel dynamics of an aggregation of *Macrohectopus branickii* (Dyb.) (Amphipoda, Gammaridae) in the Bargusín bay, lake Baikal, Russia, *J. Great Lakes Res.*, 1992, vol. 18, no. 2, pp. 286–297.

Stewart, B., Petrov, E., Baranov, E., Timonin, A., and Ivanov, M., Seasonal movements and dive patterns of juvenile Baikal seals, *Phoca sibirica*, *Mar. Mamm. Sci.*, 1996, vol. 12, no. 4, pp. 528–542. doi 10.1111/j.1748-7692.1996.tb00065.x

Watanabe, Y., Baranov, E.A., Sato, K., Naito, Y., Sato, K., Naito, Y., and Miyazaki, N., Foraging tactics of Baikal seals differ between day and night, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 2004, vol. 279, pp. 283–289. doi 10.3354/meps279283

Watanabe, Y.Y., Baranov, E.A., and Miyazaki, N., Ultrahigh foraging rates of Baikal seals make tiny endemic amphipods profitable in Lake Baikal, *Proc. Natl Acad. Sci.*, 2020, vol. 117, no. 49, pp. 31242–31248. doi 10.1073/pnas.2014021117

www.bm.irk.ru. Cited July 1, 2024.

<https://www.pnas.org/content/117/49/31242>. Cited July 1, 2024.

Goodman, S., *Pusa sibirica: The IUCN Red List of Threatened Species*, 2016, e.T41676A45231738. doi 10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T41676A45231738.en.

The IUCN Red List of Threatened Species, version 2020-1, 2020. <https://www.iucnredlist.org>. Cited July 1, 2020.

Поступила в редакцию 7.10.2024 г.

После доработки 11.11.2024 г.

Принята к публикации 10.12.2024 г.

The article was submitted 7.10.2024; approved after reviewing 11.11.2024;

accepted for publication 10.12.2024