



## Промысловые виды и их биология

# Питание байкальской нерпы и её роль в трофической структуре экосистемы Байкала

В.А. Петерфельд<sup>1</sup>, Е.А. Петров<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Байкальский филиал ГНЦ РФ ФГБНУ ВНИРО («БайкалНИРО»), ул. Хахалова, 4Б, г. Улан-Удэ, 670034

<sup>2</sup> Байкальский музей ИНЦ СО РАН («БМ ИНЦ СО РАН»), ул. Академическая, 1, р. п. Листвянка, Иркутский район, Иркутская область, 664520

E-mail: [www2@yandex.ru](mailto:www2@yandex.ru)

SPIN-код: В.А. Петерфельд 8947-0511; Е.А. Петров 4073-5957

**Цель работы:** представить наиболее полный обзор имеющихся на сегодня публикаций, относящихся к питанию байкальской нерпы (*Pusa sibirica*).

**Материалами** для написания обзора послужили сведения из более 50 источников, посвящённых заявленной тематике.

**Результаты** анализа опубликованных материалов показали, что байкальская нерпа в течение всего года питается преимущественно 4–6 видами мелких пелагических рыб, а главной пищей являются два вида голомянок семейства Comephoridae. Гипотеза, согласно которой благополучие вида во многом определяется использованием в пищу пелагического рачка *Macrochectopus branickii*, не выдерживает критики и вряд ли отражает реальную картину. Распределение байкальского омуля таково, что не исключает, но никак не способствует тому, чтобы нерпа потребляла его в значимом количестве. Однако употребление лососевидных в качестве пищевых объектов в последние годы участилось (причины этого установить не удаётся), но и сейчас эти рыбы составляют <3% биомассы рыб, потребляемых всей популяцией байкальской нерпы за год. Все адаптационные морфофизиологические, анатомические и поведенческие особенности вида однозначно свидетельствуют о выработке у нерпы пищевой стратегии, направленной на эффективную добычу и утилизацию указанных выше видов рыб.

**Заключение:** основу питания байкальской нерпы составляют мелкие непромысловые пелагические виды рыб, поэтому даже при большой численности популяции тюлени не могут быть причиной сокращения промысловых запасов омуля.

**Практическая значимость** работы заключается в том, что её выводы необходимо учитывать при разработке правил и стратегии эксплуатации популяции байкальской нерпы.

**Ключевые слова:** байкальская нерпа *Pusa sibirica*, питание, голомянки Comephoridae, стратегия питания.

## Nutrition of the Baikal seal and its role in the trophic structure of the Baikal ecosystem

Vladimir A. Peterfeld<sup>1</sup>, Evgene A. Petrov<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Baikal branch of VNIRO («BaikalNIRO»), 4B, Khakhalov st., Ulan-Ude, 670034, Russia

<sup>2</sup> Baikal Museum of the INC SB RAS («БМ ИНЦ СО РАН»), st. Akademicheskaya, 1, r. p. Listvyanka, Irkutsk district, Irkutsk region, 664520

**The purpose of the work** was to give as complete an overview as possible of the currently available publications related to the nutrition of the Baikal seal (*Pusa sibirica*).

More than 50 sources devoted to the stated topic served as **materials** for writing the review.

**The results** of the analysis of published sources showed that the Baikal seal feeds mainly on 4–6 species of small pelagic fish throughout the year, and the main food is two species of golomyankas of the Comephoridae family. The hypothesis according to which the well-being of the species is largely determined by the use of the pelagic crustacean *Macrochectopus branickii* for food does not stand up to criticism and is unlikely to reflect the real picture. The distribution of the Baikal omul is such that it does not exclude, but does not in any way contribute to the fact that the seal consumes it in significant quantities. However, the consumption of salmonids as food has become more frequent in recent years (the reasons for this cannot be established), but even now these fish constitute <3% of the biomass of fish consumed by the entire population of the Baikal seal per year. All adaptive morphophysiological, anatomical and behavioral features of the species clearly indicate that the seal has developed a food strategy aimed at the effective production and utilization of the above-mentioned fish species.

**Conclusion:** the basis of the diet of the Baikal seal is made up of small non-commercial pelagic fish species, therefore, even with a large population, seals cannot be the reason for the reduction in commercial omul stocks.

**The practical significance** of the work lies in the fact that its conclusions must be taken into account when developing rules and strategies for exploiting the Baikal seal population.

**Keywords:** Baikal seal *Pusa sibirica*, nutrition, golomyanka Comephoridae, feeding strategy.

## ВВЕДЕНИЕ

Очевидно, что предки байкальской нерпы (*Pusa sibirica* (Gmelin, 1788)) проникли в Байкал и освоились в озере в то время, когда в нём уже существовала достаточно многочисленная ихтиофауна, в частности, пелагические виды, прежде всего, сем. Comphoridae [Петров, 2003], хотя есть мнение об относительной молодости голомянок [Тетерина, 2008]. Вместе с тем, эволюция вида и в целом экосистемы водоёма происходили в условиях плейстоценового похолодания и на фоне геологического завершения формирования байкальской впадины.

В таких условиях, прежде всего, должны были развиваться адаптации, способствующие успешному добыванию имеющихся кормовых объектов, поскольку к обитанию при низких температурах предковая форма нерпы, несомненно, была адаптирована. Задача решалась через развитие морфофизиологических способностей организма к нырянию и формированием соответствующего поведения. «Выбор» успешной стратегии питания лежит в основе процветания любого вида животного. Сравнительный анализ близкородственных тюленей свидетельствует о высокой степени адаптации байкальской нерпы к жизни в условиях Байкала [Петров, 2003]. Добавим, что в настоящее время популяция байкальской нерпы, пожалуй, единственная популяция среди тюленей, обитающих на территории нашей страны, у которой нет видимых проблем, подтверждением критерием чего является, прежде всего, высокая численность животных.

Но именно из-за высокой численности популяции последние годы обострился так называемый «конфликт интересов». Вопросы, сколько нужно пищи и сколько её потребляет байкальская нерпа, всегда были актуальны, поскольку нерпа замыкает трофическую цепь водоёма и как типичный ихтиофаг выступает конечным консументом, оказывая огромное влияние на всю экосистему. Примечательно, что наличие нерпы в оз. Байкал способствует сохранению пищевых ресурсов для промысловых видов, в частности, байкальского омуля [Пастухов, 1993].

Существует обширная научная литература по затронутой теме. Укажем основные направления исследований и основные публикации. Опросив более 150 охотников и не получив ни одного свидетельства о нахождении остатков пищи в желудках, Т.М. Иванов [1936;1938] разработал «отолитную» методику исследований, суть которой проста. Промывая содержимое желудочно-кишечного тракта (ЖКТ) в проточной воде, на выходе получают отолиты рыб. Оtolиты – видо-специфические образования и по ним можно ре-

ставрировать не только вид, но и размерные характеристики жертв. Питание нерп, в том числе в сравнительном аспекте (по сезонам, половозрастному признаку и т. п.), изучалось, главным образом, этим методом [Гурова, Пастухов, 1974; Иванов и др., 1992; Егорова, и др., 1992; Егорова, Петров, 1993; Пастухов, 1993; Петров, Егорова, 1998; Петров и др., 2006; 2007; Петров, Смирнова, 2008]. Второе направление исследований – определение энергетических затрат свободно плавающих тюленей, для чего были поставлены специальные экспериментальные работы [Баранов Е.А. и др., 1986; Баранов, 1989; Баранов, Петров, 1992; Баранов В.И. и др., 1992].

К третьему направлению можно отнести изучение морфофизиологических адаптаций тюленей, в частности выяснение особенностей кровоснабжения тканей и органов, в том числе пищеварительных, у ныряющих тюленей и в связи с терморегуляцией [Баранов В.И. и др., 1992; Петров и др., 1998 а, б]. Четвёртым направлением стало изучение стратегии трофического поведения нерп в природе с помощью спутниковых систем слежения [Петров и др., 1993; Stewart et al., 1997; Петров, 1997; Ватанабэ и др., 2004; Watanabe et al., 2004 и др.].

В последнее время интерес к проблеме возрос ещё и с практических позиций, в частности, не только в СМИ, но и в научных публикациях затрагивается вопрос об экологической ёмкости среды, о том, что численность популяции нерпы давно её превосходит, что предполагает проблемы различного рода. Полемика обострилась в связи с сокращением уловов, вызванным уменьшением запасов байкальского омуля и введением запрета на его промысел (с 2017 г.). Другими словами, обсуждается (всегда без научных выкладок) степень «конкуренции» нерпы с рыбаками, особенно в отношении байкальского омуля. Между тем, этот вопрос в научной литературе также затрагивался [Петров и др., 2007; Петров, 2008; Петров, Смирнова, 2008], и, на наш взгляд, решён. В предлагаемом всестороннем, но представленном по возможности в сжатой форме, обзоре с акцентом на заявленную в заглавии тему мы пытаемся найти ответы на поставленные выше вопросы. В этом и заключается цель нашей публикации.

## Объекты питания

Байкальская нерпа – вид мелких настоящих тюленей, питающихся практически исключительно рыбной пищей. Как сказано выше, питание нерпы хорошо изучено, а ряд публикаций опираются на данные многолетних исследований. В состав питания могут

входить по одному источнику 19 [Гурова, Пастухов, 1974], по другому – 29 видов рыб [Пастухов, 1993]. Расширение видового состава произошло исключительно за счёт донных глубоководных подкаменщиков *Cottoidei* – весьма редких в питании нерп. Не случайно, что во всех работах видного специалиста по нерпе, В.Д. Пастухова, большинство *Cottoidei* до вида не определялись, а описывались как «донные бычки». Нам известно, что специалистов, которые могли бы определить видовую принадлежность глубоководных *Cottoidei* по внешнему виду, не говоря про отолиты, единицы, поэтому последний список представляется сомнительным. Другие авторы [например, Егорова и др., 1992] упоминают 13 видов (но и они глубоководных «бычков» до вида не идентифицировали). Отмечено, что нерпа может также поедать ракообразных, главным образом, единственного пелагического крупного рачка *Macrochectopus branickii* (Dybowski, 1874) и, возможно, мелких придонных гаммарусов из родов *Garjajewia*, *Acanthogammarus* [Гурова, Пастухов, 1974; Петров и др., 1990; Пастухов, 1993]. Не так давно опубликована статья, в которой утверждается, что процветание байкальской нерпы возможно благодаря потреблению огромного количества макрогектопуса [Watanabe et al., 2020]. Однако специальное исследование, включающее анализ литературных данных и собственные наблюдения, показало, что потребление *M. branickii* возможно только при условии совпадения двух факторов: наличие очень плотных скоплений амфипод на глубинах, доступных животным, и обнаружение их нерпой, и только в районах, где возникает недостаток рыбной пищи (голомянок *Comephorus*). Авторы, посчитав выводы японских исследователей поспешными и требующими проверки, пришли к выводу о несостоятельности гипотезы японских учёных о значительной роли *M. branickii* в питании байкальской нерпы или, по крайней мере, о недостаточной аргументации [Петров, Купчинский, 2022 а, б].

С учётом возможной глубины погружения тюленей (о ней ниже) охотничьи угодья у нерпы весьма обширные – в среднем на 3,2–3,5 особи нерпы приходится объём воды, равный 250 млн м<sup>3</sup> (0,25 км<sup>3</sup>) [Петров, Смирнова, 2008] и это гигантское количество воды не «пустыня». Из 59 видов рыб Байкала 18–20 видов *Cottoidei* обитают на глубинах от 150 до 500 м [Sideleva, 2000; 2003], то есть являются потенциально доступными для нерпы. Биомасса этих рыб на глубинах 300–500 м оценена в 1,4 кг/га, в то время как на глубинах 0–100 м она на порядок ниже (соотношение численности обратное), поскольку в верхних горизонтах воды обитают преимущественно молодёжь и млад-

шие группы рыб, а на глубине – более старшие особи. Однако не эти рыбы служат основой питания байкальской нерпы.

По общей рыбной продуктивности на единицу акватории (20–24 кг/га) Байкал не уступает многим крупным озёрам и морям [Пастухов, 1993], но распределена она крайне неравномерно. Решающими факторами, обуславливающими обитание нерпы в изолированном водоёме, являются не только его размер (что очень важно), но и наличие высокой биологической продуктивности пелагиали – толщи воды в прибрежной зоне до изобаты 300 м. В этой толще воды обитают всего 5 видов рыб, но она даёт свыше 85% общей рыбной продукции озера. В пелагиали живут два вида голомянок сем. *Comephoridae* (малая *Comephorus dybowski* Korotneff, 1905 и большая *C. baicalensis* (Pallas, 1776)), дающие до 69% общей биомассы рыб Байкала [Sideleva, 2001], длиннокрылка (*Cottocomephorus inermis* (Jakowlew, 1890)) и желтокрылка (*C. grewinki* (Dybowski, 1874)), строго говоря, ведущие придонно-пелагическую жизнь, а также омуль (*Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi, 1775)). Первые четыре вида составляют так называемый «голомянко-бычковый комплекс» (термин В.Д. Пастухова) и служат основой питания байкальской нерпы в течение всей жизни. Оно мало меняется на протяжении года, а отмечаемые в публикациях различия обычно носят преимущественно географический характер.

Подавляющее большинство сведений о питании нерпы получены с использованием отолитов рыб, отмываемых из содержимого желудочно-кишечного тракта (ЖКТ) животных. В целом частота встречаемости видов рыб в питании нерпы соответствует их численности в озере [Петров и др., 1993], что проиллюстрировано следующими данными. Биомассы малой голомянки (МГ), большой голомянки (БГ), байкальского омуля (БО), желтокрылки (ЖКР) и длиннокрылки (ДКР) оценены, соответственно, в 76, 88, 30, 5 и 5 тыс. т [Стариков, 1977; Москаленко и др., 1978; Нагорный, 1983], то есть находятся в соотношении 15:18:6:1:1. Но соотношение численности этих рыб другое – 103:30:1:8:4. То есть малая голомянка самый многочисленный вид, а омуль – самый малочисленный. Доминирующими видами в питании нерпы являются голомянки, на долю которых обычно приходится свыше 90% количества съеденных рыб. В 1930-х гг. «в пищевом режиме нерпы исключительную роль» играли «голомянка малая, желтокрылый бычок, «черногровка» [т. е. длиннокрылка]. Роль других рыб, например, большой голомянки по сравнению с предыдущими, довольно незначительна» [Иванов, 1938, с. 140]. Могут эти дан-

**Таблица 1.** Соотношение численности малой (МГ) и большой (БГ) голомянок в питании байкальской нерпы  
**Table 1.** The ratio of the numbers of small (MG) and large (LG) golomyankas in the diet of the Baikal seal

Годы	Соотношение МГ: БГ	Источник	Примечания
1971–1975	3:1	Гурова, Пастухов, 1974	В среднем за год
1976–1979	4:1	Гурова, Пастухов, 1974	
1988–1990	4:1 3:1	Егорова и др., 1992	Весна, средний Байкал
	8:1		Лето, район Ушканьих о-вов
1988	≈2:1	Егорова и др., 1992	Весна, северный Байкал
1989	4:1		
1990	≈3:1		
1990	4:1		Осень, зал. Чивыркуйский
1991	2:1	Петров и др., 1993	Весна, северный Байкал
1992–1994	3,5:1	Петров, 2003	Апрель. Средний Байкал, взрослые самки
1999	3,5:1	Петров, 2003	Весна, средний Байкал
2015	8:1	Ткачев и др., 2016	Осень, зал. Провал

ные служить примером межгодовых изменений? Некоторые авторы так их и используют, но Т.М. Иванов собирал пробы от нерп, добытых на береговых лежбищах Ушканьих островов, и их питание отражает уже географические особенности.

Соотношение рыб в питании нерпы не остаётся постоянным, и на качественном уровне отражает состояние «промысловых» (с точки зрения нерп) запасов этих рыб в Байкале. Особенно это касается голомянок. В 1970-е гг. соотношение биомассы МГ и БГ менялось от 3:1 до 5:1 [Стариков, 1977], и соотношение этих рыб в пище нерпы в 1971–1979 гг. укладывалось в эти рамки (табл. 1). То же самое отмечено в «весеннем» питании нерп в 1988–1990 гг., добытых в разных частях озера. Отмечают, что в годы с большой численностью БГ, несмотря на её более глубокое обитание, нежели МГ, присутствует в питании даже 2,5–3,5-месячных тюленей, недавно начавших самостоятельно добывать пищу [Егорова и др., 1992].

Соотношение 2:1, если это не ошибка, вызванная не репрезентативностью выборки, показывает, что численности МГ и БГ заметно колеблются по годам, по крайней мере, в северном Байкале. У нерп, добытых летом на береговых лежбищах Ушканьих островов, соотношение голомянок было необычным [Егорова и др., 1992], и оно, скорее всего, показывает резкое сокращение доли БГ в питании этих зверей, а не значительное увеличение МГ (табл. 1).

С 1991 по 2005 гг. колебание соотношения доминантных видов продолжалось в обычных границах

[Петров, Егорова, 1998; Петров, 2003; Петров, Смирнова, 2008]. «Выпадает» 2004 г., когда со значительным сокращением доли МГ и при сохранении прежней доли БГ, у 40% исследованных особей отмечалось многократное увеличение доли ДКР, ЖКР и даже донных «бычков».

Полагают, что увеличение доли БГ в питании животных сказывается на весовых и линейных показателях нерп, поскольку БГ, в отличие от МГ, рыба очень жирная (калорийная) [Петров и др., 1993]. Однако употребление в пищу других рыб вполне оправданно с энергетической точки зрения [Егорова, Петров, 1998; Петров, 2003]. На основании приведённых в этих публикациях данных (весенние пробы) по мере уменьшения калорийности от 180 до 80 ккал/100 г сырой ткани главные объекты питания можно расположить в ряд: БГ > БО > ДКР > ЖКР > МГ > каменная широколобка > песчаная широколобка. По мере убывания жирности от 13,5 до 2,7% сырой ткани получится другой ряд: БГ > ЖКР > ДКР > МГ > БО > каменная широколобка > песчаная широколобка. Таким образом, МГ, стабильно занимая 1-е место по количеству и частоте встречаемости в питании тюленей, по калорийности стоит только на пятом месте, другими словами её доминирование в питании связано не с пищевой ценностью, а с многочисленностью.

В этом аспекте, вероятно, не случайно БГ не играла заметной роли в питании нерп в годы, когда в достатке было ЖКР и ДКР [Петров, 2003]. Как известно, эти рыбы служили объектами интенсивного рыболов-

ства в 1940–1960 гг., и их запасы были невозвратно подорваны промыслом, чему поспособствовало и затопление нерестилищ после строительства плотины Иркутской ГЭС.

### Характеристика питания

Дать однозначную характеристику питания нерпы сложно, да мы и не ставим такой задачи. Из опубликованных работ можно заключить, что нерпичья *диета*<sup>1</sup> во многом складывается случайным образом, и, конечно, в большей мере зависит от места обитания (сбора проб) и возрастнo-полового состава выборок. В большинстве публикаций [Гурова, Пастухов, 1974; Пастухов, 1971, 1977, 1978, 1984, 1993] такая информация фактически отсутствует, и обычно даётся общая характеристика питания для особей обоих полов в возрасте  $\geq 1^+$  года. Но очевидно, что нерпа обладает высокой пищевой пластичностью и с лёгкостью переходит с одного объекта питания на другой.

### Сезонные различия в питании

То, что питание нерпы не совсем одинаковое в разные сезоны года, отмечали неоднократно [Пастухов 1965; Пастухов, 1974; 1993; Егорова и др., 1992], но иногда, на наш взгляд, допускали не корректные сравнения [Гурова, Пастухов, 1974], поскольку игнорировались межгодовые и географические различия.

**«Зимние» пробы** показывают состав питания животных, когда они живут подо льдом на значительном удалении от берегов и мелководий над большими глубинами, к тому же ограничены в передвижениях ледовым покровом. Тюлени продолжают питаться, и в питании некоторых зверей встречаются отолиты сиговых.<sup>2</sup> По данным 1988–1990 гг. из 29 нерп (в возрасте  $\geq 1^+$  лет) у двух особей обнаружилось по одному сиговому отолиту (коэффициент *B* составил 7%) [Егорова и др., 1992]. В питании кормящих самок в апреле 1990 г. ( $n = 7$ , средний возраст  $9^+$ , масса тела  $\approx 70$  кг, средняя толщина жира 6,5 см), в средней пробе, содержащей 780 отолитов, сиговых не было. Голомянки составляли 88% численности съеденных рыб при значительном доминировании МГ (МГ: БГ  $\approx 6:1$ ), но довольно обычными были отолиты ДКР, ЖКР и даже каменной широколобки, непонятно где пойманной [Егорова, Петров, 1998].

Данные за другие годы показали, что питание взрослых самок (в том числе кормящих) в средней части Байкала в 1991 и 1993 гг. состояло практически исключительно из голомянок (до 99%) [Егорова, Петров, 1998], а сиговых отолитов не обнаружено. Но в 1994 г. в 28% проб, т. е. у двух особей ( $n = 7$ ), нашли в среднем по 0,7 сиговых отолитов, а в целом, пробы были необычными, например, доля ЖКР была больше доли БГ<sup>3</sup>, а доля голомянок сократилась до 66%, при этом среднее соотношение МГ и БГ в пробах в 1991, 1994 и 1994 гг. было обычным (табл. 1) [Петров, 2003]<sup>4</sup>.

**«Весенние» пробы** собирались от животных, добываемых с плавающих льдов в мае и начале июня в районах открытого Байкала над глубинами 700–1000 и более метров. В это время, несмотря на сезонную линьку, протекающую на льдах, заметное количество животных пытается добывать сиговых. В 1988–1989 гг. в питании 14% нерп, добытых в районе Турки, найдены сиговые отолиты, у нерп, добытых в Баргузинском заливе, таких особей было значительно больше (38%), а в центральной части открытого Байкала (вокруг Ушканьих островов) – всего  $\approx 10\%$  [Егорова и др., 1992]. «Весеннее» питание нерп, в целом, довольно однообразно и стабильно из года в год. Но в 1990-х гг. в отличие от предыдущих лет, особенно 1976–1984 гг. [Пастухов, 1993], нерпы значительно чаще поедали ЖКР, что, очевидно, отражает некоторое восстановление её численности после депрессии 1970-х начала 1980-х гг. [Нагорный и др., 1984], а также донных широколобок и сиговых. Сиговые, составляя по числу съеденных рыб в среднем 5%, встречались в питании нерп довольно часто. Например, в 1993 г. у 30% исследованных животных; в 1995 г. – у 15% всей выборки и у 38% взрослых самцов [Петров, Егорова, 1998]; в 1999 г. – у 67% взрослых самцов и у 14% взрослых самок [Петров, 2003]. Однако надо иметь в виду, что, к примеру, средняя проба питания взрослых нерп в 1999 г. включала 263 отолита, из них 90% принадлежали голомянкам [Петров, 2003], то есть сиговые поедались в единичных экземплярах. В 1970–1980-х гг. сиговые встречались заметно реже (у не  $>10\%$  исследованных нерп) [Пастухов, 1993].

**«Летнее» питание** нерп, обитающих в пелагиали открытого Байкала, где держится основная часть

<sup>3</sup> В «весенней» пробе 1994 г. сиговые встречены у 12% ( $n = 75$  нерп), 0,3 отолита - в средней пробе.

<sup>4</sup> Для справки: толщина подкожного жира у самок (возраст  $8,9 \pm 0,98$  лет) в первой половине апреля составляла от 3,5 до 8,0 см (средняя  $6,6 \pm 0,44$ ,  $n = 12$ ); минимальная толщина жира была у 9-тилетней самки, которая выкармливала двойню, и у самок 6 и 7 лет (4,5 и 5,0 см, соответственно).

<sup>1</sup> Под этим термином мы понимаем состав, время и интервалы приёма пищи; не путать с термином рацион – состав и количество пищи, необходимое, например, в сутки.

<sup>2</sup> Различие между омулем и сигом не устанавливали, но в тексте фигурирует омуль (БО)

популяции весь нагульный период, вообще не изучено в связи с трудностью добычи животных. Имеются только пробы от животных, добытых в районе береговых лежбищ Ушканьих островов. Эти нерпы, по-видимому, кормились недалеко от островов, возможно, на мелководьях, окружающих острова, и кормились плохо – этот район не отличается высокой продуктивностью. Наверное, поэтому у 35% исследованных животных отолиты не обнаружены вовсе – их пища состояла исключительно из ракообразных. С другой стороны,  $\frac{1}{3}$  исследованных взрослых особей смогла добыть сигающих – в средней пробе (174 отолита) их отолиты составляли 7% [Егорова и др., 1992]. Разумеется, такое питание не может быть характерным для основной части популяции, месяцами обитающей вдали от берега. В.Д. Пастухов, довольно искусственно разделив 55 животных, добытых в летнее время на тех же островах, на питающихся в водах открытого Байкала и на питающихся в прибрежных водах, считал, что в Байкале питание нерп качественно обеднено – 90% отолитов принадлежали малой голомянке [Гурова, Пастухов 1974]. Но и по другим данным доля голомянок в питании огромна. Питание в прибрежных водах В.Д. Пастухов [1993] посчитал разнообразным (хорошо ли это?). Однако, количество отолитов в пробе у обитателей открытых вод было почти вдвое больше, чем у зверей, якобы питающихся в прибрежно-склоновой зоне.

**«Осеннее» питание** нерп изучалось у животных, добытых в Чивыркуйском заливе и в заливе Провал – мелководных заливах, богатых рыбой. Оно, конечно, не характерно для остальной огромной части популяции нерпы, остающейся в открытом Байкале, и, несомненно, питание «смешанное», то есть в ЖКТ в какой-то мере сохраняются отолиты жертв, съеденных до захода в залив, и добавляются представители местной ихтиофауны. Такие материалы не могут использоваться (а использовались!) для межгодовых сравнений, а тем более для качественных оценок состояния популяций самих рыб, поскольку неизвестно, как долго и где питались добытые животные. Однако очевидно, что в заливах нерпы чаще и больше добывают лососевидных рыб. Например, в Чивыркуйском заливе у 25% исследованных нерп найдены отолиты сигающих, в среднем по  $1,5 \pm 0,65$  отолита на нерпу [Егорова и др., 1992], а в заливе Провал – у 22% (в среднем 1,2 отолита) [Ткачев, 2015].

### Возрастно-половые различия в питании

О наличии таковых мы упоминали выше. Приведём примеры из работы [Петров и др., 2007].

В «осенних» пробах 2003 г. общее количество отолитов в средней пробе молодых самцов было в 5 раз, а у взрослых – в 14 раз больше, чем у одновозрастных самок, а в 2004–2005 годах – в 11 и 9 раз, соответственно. Отолитов лососевидных рыб у молодых самцов было почти в 9 раз больше, чем у молодых самок (2,9 и 0,33 отолита, соответственно), а у взрослых разница достигала 12 крат (у самцов – 6,1, у самок – 0,5 отолита). В «весенних» пробах (1999, 2001, 2003–2005 гг.) в среднем у 39% взрослых самцов в питании обнаружены отолиты лососевидных, а у самок в десять раз меньше. Если пересчитать на популяцию, это означает, что около 5,5 тыс. взрослых самцов использовали в питании лососевидных рыб (при расчётной численности группы, равной 24 тыс.). Кстати, линяющие особи по сравнению с завершившими линьку, добывают лососевидных рыб меньше, но различия статистически не достоверны [Петров, Егорова, 1998].

Таким образом, самцы значительно чаще, чем самки, используют в пищу сигающих. О том, что самцы активнее питаются и результативнее охотятся на быстроеходных лососевидных рыб писали не раз [Гурова, Пастухов, 1974; Пастухов, 1993; Петров, 2003], но в остальном различий не находили, считая, что животные осваивают одни и те же горизонты воды. Вероятно, это не совсем так. Кроме разного использования сигающих «весной» общее количество отолитов, входящих в среднем на 1 нерпу, у самцов обычно в разы больше, чем у самок. Приводятся такие данные: отолитов в пробе самцов было больше, чем у самок в 3,6 раза (1999 г.), в 4,3 раза (2003 г.) и в 10 раз (2004 г.). Сигающих отолитов в средней пробе самцов в эти годы тоже было больше в 3,2 раза (0,96 против 0,30 отолита). В «осенних» пробах различия ещё существеннее, что уже определяется географическими особенностями мест добычи животных и отбора проб [Петров и др., 2007].

Такая разница в питании самцов и самок плохо поддаётся разумному объяснению. «Весенние» пробы собраны у животных, добываемых с линных залёжек, это означает, что нерпа питается в пелагиали открытого Байкала, находясь далеко от берега, и в этих условиях, чтобы поймать того же омуля, вероятно, нужно приложить особые усилия. «Осенние» пробы собираются у животных, добытых в мелководных заливах. Здесь особых усилий на поимку рыбы, кажется, не требуется, и если интенсивность питания оказывается разной, то это зависит от «личных» качеств самцов и самок.

Прежде в заливах в это время выставлялись тысячи метров рыболовных сетей (ячеей 32–80 мм), и нередко нерпа выедала часть улова. После нагульного

периода животные находятся в хорошей физической форме, и самцы, кажется, ничем не озабочены. Большинство взрослых самок беременны (6–7 мес., масса плодов 400–1500 г). Беременность, как утверждают [Кооупан et al., 1981], не оказывает заметного влияния на «нырательное» поведение тюленей, тем не менее, в питании беременных самок лососевидных заметно, но не достоверно, меньше, чем у небеременных особей.

Возможно, что у нерп-самцов в большей мере выражены адаптивные признаки, направленные на достижение успеха при охоте (более веретенообразная форма тела, более мощное развитие жевательной мускулатуры, более высокие индексы сердца, печени и т. д.) [Гурова, Пастухов, 1974; Пастухов, 1993]. Трудно сказать, насколько это обосновано, но факт остаётся фактом – самцы более удачливые добытчики, нежели самки. Этот факт однозначно свидетельствует о трудности поимки лососевидных рыб даже в условиях залива, ещё сложнее, надо думать, это сделать в открытом Байкале в стае рыб. Возможно, что здесь уместно говорить о «психологических» различиях между самцами и самками, а также принимать во внимание индивидуальные особенности характера животных. Например, возможно, что самцы во время поиска пищевых объектов и охоты на них более «азартны», «спортивны», нежели самки, к примеру, осенью 2005 г. в заливе Провал 28-летний самец поймал 24 особи лососевидных рыб (48 отолитов + костные остатки в желудке) [Петров и др., 2007].

### Географическая изменчивость

Этой стороны вопроса мы немного касались. Добавим, средняя проба на питание взрослых нерп, добытых в южной части, намного беднее в видовом отношении и вдвое меньше по количеству отолитов, чем средняя проба «северян», а «зимнее» питание 22-летней самки, добытой на Селенгинском мелководье, отличалось большим количеством донных Cottoidae [Егорова и др., 1992]. Географические различия в питании нерп даже в отношении голомянок, скорее всего, не ошибка выборок, а имеют материальную базу. Известно, что МГ обитает не только в абсолютно открытых районах озера (как БГ), но и в относительно мелководных районах, таких как северная часть Малого моря, ворота Чивыркуйского залива, глубоководные участки Баргузинского залива и Селенгинского мелководья, и основная её численность сосредоточена в среднем и северном Байкале [Стариков, 1977]. Летом (июнь) численность МГ на единицу площади (тыс./га) в северном и среднем Байкале различалась

мало, но была почти вдвое больше, чем в южном Байкале. Осенью (ноябрь) МГ распределялась по котловинам более равномерно. Летом биомасса МГ (кг/га) заметно больше в средней части озера, чем в южной, и особенно в северной, а осенью она увеличивалась, что заметно в средней и южной частях (а не в северной) [Нагорный, 1983].

Численность БГ летом по всему Байкалу в разы меньше, чем МГ, однако по массе БГ превосходит малую. Самая большая биомасса БГ в средней части Байкала (в северной – меньше, в южной – ещё меньше). Осенью и численность, и биомасса БГ увеличиваются, но особенно это относится к биомассе в южной и средней частях озера [Нагорный, 1983]. Г.В. Стариков [1977] тоже писал, что биомасса БГ в средней части озера вдвое больше, чем в южной и северной, и особо отмечал, что в верхнем 100 м слое, доступном нерпе, численность голомянок заметно меняется, чуть ли не каждый год.

Довольно тщательная реставрация первоначальной массы «пищевого комка» нерп привела к неожиданно интересным результатам и дала поводы для раздумий [Петров, Смирнова, 2008]. К примеру, то, что масса «пищевого комка» взрослых нерп осенью обычно значительно больше, чем весной того же года, ожидалось, но преобладание БГ в «весеннем» среднестатистическом «пищевом комке» взрослых нерп в 2003, 2004 и в 2005 гг. (а не МГ, как следует из коэффициента встречаемости) вызывает интерес. Ещё интереснее, что в 2003 г. суммарная масса голомянок в «весеннем» питании нерп была >90%, а в «осеннем» питании беременных самок оставляла только ≈ 47%. Авторы приходят к выводу, что подавляющей роли голомянок в питании нерпы не всегда оправдано. «Недостаток» основного пищевого ресурса животные компенсировали по-разному: самки в значительной мере перешли на питание придонно-пелагическими (ДКР, ЖКР) и донными прибрежными (песчаная и каменная широколобки) видами, а самцы – на лососевидных рыб. Очень интересный вывод (в работе приведены вполне корректные условия расчётов) о том, что достаточно лососевидным достичь в питании доли, равной 1%, как по массе они становятся сопоставимы, а часто и превышают массу потреблённых МГ. Исходя из того, что для успешного существования популяции нерпы в гидроценозе Байкала должен существовать некий баланс в системе «рыба-нерпа», авторы предполагают, что он (баланс) был нарушен, почему и наметилось или уже происходило замещение главных пищевых объектов (голомянок) на второстепенные виды. Однако, голомянки, как и ДКР и ЖКР – короткоцикловые рыбы, не многие из

них доживают до возраста 7+ лет, а поэтому их численность и биомасса могут значительно и, главное, быстро изменяться [Sideleva, 2003]. Поэтому возникший дисбаланс, если он был, мог уже пройти.

### Эколого-морфологические адаптации

Нерпа питается рыбой, длина которой колеблется от 4 до 23 см, а масса – от 0,7 до 60 г, причём, в питании преобладают взрослые особи [Гурова, Пастухов, 1974]. При этом байкальские рыбы отличаются большой долей съедобной части (с точки зрения человека) –  $\geq 70\%$  [Клейменов, 1971]. В редких случаях, когда нерпе удаётся поймать более крупных омуля, сига или глубоководного «бычка», обладающих не только большой массой, но и относительно массивными и крепкими костями, в желудке обнаруживаются остатки пищи. У взрослых нерп начальный диаметр пищевода около 3 см (у молодых –  $\approx 2$  см). Такова максимальная высота тела рыбы, которую нерпа способна проглотить целиком. Для омуля это особи массой тела 150–200 г. Объём желудка составляет  $\approx 35\%$  от общего объёма ЖКТ и у взрослых нерп способен вместить около 1400 г пищи (около 2% МТ). Эта величина близка к максимально возможному однократному приёму пищи. В неволе 4-летний самец за 8 мин. съел 910 г бычков, в другой раз за 5 мин. – 780 г голомянок и мелких бычков и через несколько минут – ещё 400 г бычков [Егорова, Петров, 1993]. Средняя длина тонкого кишечника у байкальской нерпы вдвое короче, чем у каспийской нерпы, и в 5–6 раз короче, чем у ларги), а объём составляет 50% всего ЖКТ, и он никогда не бывает полностью наполнен химусом. Даже по внешнему виду в нём легко угадываются различные порции химуса. Толстый отдел имеет длину около  $1/2$  длины тела и объём его около 10% всего ЖКТ.

Когда в желудке нерпы встречается полупереваренная рыба, то она лежит всегда в фундальной части, а мелкодисперсный химус, не переваренный жир и кости – в пилорическом отделе. Костистые остатки даже крупных рыб практически полностью перевариваются в пилорическом отделе [Иванов и др., 1992]. У малоподвижной молодой нерпы (в тесном бассейне) при поедании бычков в количестве 3–4% массы тела за 3 ч масса пищевого комка уменьшилась на 52% [Егорова и др., 1992]. При содержании нерп в больших бассейнах видно, что сытые животные меньше двигаются, чем голодные, с другой стороны, при большей двигательной активности пищеварение протекает интенсивнее. Проглоченные рыбки эвакуируются из желудка буквально за 1–2 ч. Всё перечисленное гово-

рит о небольших разовых порциях мелкой пищи, а последнее, вкупе с интенсивными процессами переваривания, объясняет отсутствие пищи в желудке. Нерпа в силу устройства зубного аппарата глотает жертву целиком, а это не всегда легко сделать. Довольно немаленькая нерпа (35 кг) из-за крупных размеров головы жертвы не могла проглотить подкаменщика *Batrachocottus* sp. весом 230–250 г, в единственном случае проглатывания нерпа оторвала пищу. Но, если нерпа предварительно разрывала «бычка» на куски (применяя зубы и передние конечности), она справлялась с задачей за 5–6 мин. Живого 400 г омуля нерпе тоже пришлось умертвить и разорвать на куски, и на эти действия было затрачено почти 20 мин., причём, нерпе пришлось всплывать на поверхность для дыхания [Егорова, Петров, 1993; Петров, 2003]. Эти сведения подтверждают, что лососевидные рыбы не могут быть характерной пищей байкальской нерпы.

Переваривание пищи у нерпы происходит быстро, о чём свидетельствуют пустые желудки у подавляющего числа животных, добытых в светлое время суток, что объяснялось и ночным типом питания [Свиридов, 1958; Гурова, Пастухов, 1974; Пастухов, 1993]. Понималось, что к моменту добычи животных пища переваривается и эвакуируется из желудка. Т.М. Иванов [1938] установил, что количество отолинов в ЖКТ максимальное у нерп, добытых вечером, а минимальное – у добытых утром, что противоречит мнению о ночном питании. При содержании нерпы в неволе пища, в основном, поедается в сумеречно-ночные часы, хотя задавалась всегда днём (раз в сутки) [Пастухов, 1969], однако, по мнению [Петров, 2003], время поедания корма зависело от степени развития чувства голода – голодная нерпа поедает корм, не дожидаясь вечера.

Во время ледовых залёжек на плавающих льдах, нерпа много дневного времени проводит на них и, следовательно, должна питаться преимущественно в вечерне-ночные часы, что подтверждено инструментально (см. ниже). Впрочем, «часы интенсивного питания, равно как и его продолжительность, могут в той или иной мере изменяться» [Гурова, Пастухов, 1974, с. 132]. Ещё труднее допустить, что животные в дневное время совершают сотни ныряний (более глубоких, чем ночью) бесцельно.

Отолиты рыб обнаруживаются почти у 100% исследованных нерп, однако, давно известно, что использовать остатки пищи (отолиты рыб) для оценки суточного рациона нерпы нельзя [Свиридов, 1958]. В специальных опытах среднее время нахождения отолинов в ЖКТ оценили в 15 ч (по аналогии с прохождением через ЖКТ пластмассовых меток). При этом

при недостаточном и «умеренном режиме кормления» время нахождения отолитов в ЖКТ составляло 6–9 суток, а при «избыточном» кормлении (4 кг рыбы на нерпу с МТ ≈ 33 кг) это время сокращалось до 4–5 ч [Пастухов, 1969; Гурова, Пастухов, 1974]. Почему-то авторы не сделали вывода, что в первом случае отолиты неизбежно будут накапливаться в ЖКТ, а значит, большое количество отолитов в пробе можно интерпретировать двояко — и как результат обильного питания, и как результат полуголодного существования.

По этой причине отмеченное увеличение количества отолитов в средней пробе в 1990-х гг. по сравнению с таковым в 1960-х и 1980-х гг. [Егорова и др., 1992; Петров, Егорова, 1998] также можно трактовать по-разному. Авторы исследований всё же склоняются к мысли, что очень большое количество отолитов в пробе, служит скорее показателем нерегулярности или недостаточности питания, а не его обильности. Показано, что «возврат» меток, близких по размеру с отолитами, идёт быстрее, чем самих отолитов, «возврат» которых прямо зависит от их размера [Иванов и др., 1992], поэтому крупные отолиты лососевидных рыб, вероятно, быстрее выводятся из ЖКТ, чем мелкие отолиты голомянок и других рыб. При недостаточном кормлении отолиты могут задерживаться в ЖКТ на многие часы и даже дни, и тогда могут частично или полностью перевариваться.

При поедании большого количества рыбы (10–12% от МТ) все метки эвакуируются из ЖКТ за 36 ч, а смена объекта питания приводит к ускорению эвакуации из ЖКТ отолитов предыдущего вида [Петров и др., 2007]. Утверждение, что «по отолитам реставрируется в лучшем случае не более  $1/2$  суточного рациона» [Гурова, Пастухов, 1994, с. 135], таким образом, ошибочно. Напротив, отмытое из содержимого ЖКТ количество отолитов (а отчасти и их пропорции), чаще принадлежат рыбе, съеденной не менее чем за 2 суток, а проба из тысяч отолитов не отражает обильности пищевых объектов, а скорее служит показателем нерегулярности питания [Иванов и др., 1992]. Таким образом, по количеству отолитов в пробе нельзя судить о количестве съеденной рыбы в единицу времени, и оно не может служить основой для расчёта пищевых потребностей нерп.

Проведя сравнение обильности проб на питание с упитанностью животных по данным 1991–1995 гг., прямой связи между этими характеристиками не усмотрели [Петров, Егорова, 1998]. Правда, авторы оставили «лазейку» — в 1992 и 1995 гг., когда упитанность зверей была высокая, а питание «плохое», в рационе нерп было много БГ, но может ли это заметно отразиться на упитанности — неизвестно. Кроме того,

по их мнению, трудно представить, что животные регулярно (ежедневно) находят обильную пищу. Между тем, в ЖКТ нерп нередко обнаруживаются по нескольку сотен и даже тысяч отолитов МГ и БГ, то есть рыб, которые не образуют скоплений и обитают на больших глубинах [Петров и др., 2007]. Вероятно, этими обстоятельствами обуславливается высокая двигательная (нырятьельная) активность нерп в природе.

### **Поведение нерп при добыче пищи**

Пока озеро не покрыто льдом нерпа ведёт преимущественно пелагический образ жизни, проводя время вдали от берегов над глубинами в многие сотни метров. В это время животные до 80–90% светлого времени суток проводят под водой, совершая короткие ныряния, не требующие длительного времени на восстановление [Петров и др., 1990]. Незначительным количеством «нерпосуток», проведённых на летне-осенних береговых лежбищах, в данном случае можно пренебречь, как и тем, что распределение животных по акватории озера в последнее время претерпевает некоторые изменения [Петров, 1997; 2003] — они не меняют сути дела. Раньше считалось, что ареалы омуля и нерпы большую часть года не совпадают, поэтому это исключает поедание омуля (и сига) нерпой в каких-либо значимых количествах [Пастухов, 1993], но теперь мы знаем, что это совсем не так [Мельник и др., 2009].

Об этом же свидетельствует и стратегия ныряний животных. Инструментально показано, что нерпа весьма активна в течение всего периода, свободного ото льда, как в дневное время, так и ночью, совершает сотни ныряний в сутки [Stewart et al., 1996] и преодолевает огромные расстояния [Соловьёва и др., 2020]. Выделяют короткие и относительно короткие ныряния, во время которых животное перемещается по акватории и/или добывает пищу, и более или менее продолжительные ныряния, целью которых, вероятно, является «разведка», поиск скоплений пищевых объектов. Такая стратегия добывания пищи объясняется физиологическими особенностями байкальской нерпы. В частности, 90–98% из 47728 ныряний четырёх неполовозрелых нерп (МТ ≈ 23–35 кг) по продолжительности не превышали 10 мин., то есть проходили в аэробном режиме в соответствии с рассчитанными эндогенными запасами  $O_2$  [Петров, Шошенко, 1987] и без существенного изменения кровоснабжения [Баранов Е.А. и др., 1988; Баранов В.И. и др., 1992]. Только менее 1% ныряний по продолжительности превышали 40 мин. (все они осуществлены в декабре и январе, вероятно, уже в ледовых условиях), и эти

ныряния были за гранью аэробного лимита. Самыми частыми (60–80%) были погружения на 2–6 мин., в среднем каждая нерпа делала, по крайней мере, 4,3–8,6 ныряний каждый час, проводя под водой до 60% времени.

Максимальная глубина 46902 ныряний неполовозрелых нерп (трёх из четырёх) превышала 300 м, и все нерпы совершали погружения глубже 200 м. Однако большинство ныряний (75%) были мелководными (10–50 м), а около 17% ныряний совершались на глубину 50–100 м (важно, что ныряния на глубину менее 10 м не фиксировались). Глубины ныряния менялись по сезонам, что, возможно определялось не временем года, а местоположением животных. Но осенний период отличался постоянной высокой активностью животных: она не снижалась ни в дневное время, ни во время активных перемещений животных по озеру и, вероятно, отражала активный нагул, когда нерпе доступна рыба, обитающая на глубине более 150–200 м [Петров и др., 1993; Stewart et al., 1996; Петров, 2003].

По данным тех же авторов в светлое время дня ныряния чаще были более глубокими, чем тёмное время, что авторы связывают с вертикальными миграциями голомянок и других прибрежно-пелагических видов Cottidae, а также, возможно, *M. branickii*, которого некоторые учёные считают заметным компонентом в питании нерпы, о чём мы писали выше. Пищевое (нырятельное) поведение нерпы, действительно, неплохо соответствует суточным вертикальным миграциям пелагической амфиподы *M. branickii*, но, повторим, имеющиеся сведения о распространении, численности, биомассе, структуре популяции, а также образе жизни рачка, не позволяют утверждать, что амфипода играет значительную роль в питании байкальской нерпы.

Все четыре нерпы с сентября до замерзания озера активно перемещались по акватории (преодолев минимум от 400 до 1600 км), задерживаясь в особо продуктивных районах (в Чивыркуйском заливе, на Селенгинском мелководье), и без нужды не заплывая глубже изобаты в 400 м [Петров и др., 1993]. Поскольку нерпа «привязана» к своей системе отдушин и её охотничьи угодья территориально ограничены, предполагают, что после замерзания озера, подо льдом, двигательная активность животных может быть высокой, а ныряния – более продолжительными, возможно, и глубокими.

Как отмечено выше, подо льдом животные продолжают интенсивно питаться и не исключено, что за зимние месяцы нерпы перемещаются подо льдом на десятки километров [Петров и др., 1993], тем самым

меняя границы и размеры охотничьих участков [Петров, 2003].

Когда сплошной ледовый покров сменяется битыми плавающими льдами, нерпы мигрируют в северном направлении [Пастухов, 1993], по большей части пассивно на льдах, но и активные перемещения в это время наблюдаются. Одна успешно перезимовавшая нерпа, начав линьку и продолжая добывать пищу, со 2 по 24 мая преодолела расстояние около 370 км (по прямой) со средней скоростью перемещения  $\approx 13$  км в день. Во время плавания нерпа постоянно ныряла: 70% ныряний совершены на глубину 10–50 м, 20% – на 50–150 м, и 10% ныряний были глубоководными – на 200–300 м, но пик активности был сильно смещён на «ночь» (80% ныряний), причём, ныряния становились глубже, чем «днём». Вероятно, нерпа много времени проводила на льдах. На основании этого исследования можно констатировать, что в период линьки, когда подавляющее большинство животных находится в открытом Байкале, чтобы прокормиться у зверей увеличивается нырятельная активность [Петров и др., 1993; Петров, 2003].

В безлёдный период скорости перемещений неполовозрелых животных не существенно отличаются от перемещений на льдах. Например, та же нерпа за 20 дней преодолела расстояние от Чивыркуйского залива к месту зимовки (не менее 205 км) со средней скоростью около 10 км/день. Другая нерпа в сентябре за 21 день переместилась на 220 км (от мыса Рытый на Селенгинское мелководье), самая крупная из исследованных нерп за 19 дней октября проплыла  $\approx 270$  км со средней скоростью 14 км/день. Разумеется, при передвижениях все животные постоянно ныряли, и собственно, само перемещение нерп из одной точки в другую происходит в подводном положении. Японские учёные установили, что свободно плавающие в озере нерпы, постоянно ныряя в спокойном режиме в течение дня, иногда ускоряли движение, вероятно, в связи с охотой на рыб; ночью нерпы ныряли неглубоко, а плавали медленнее. В остальном эти исследования в целом подтвердили известные факты. По их данным нерпы 80% времени находились под водой, ныряя через каждые 1,2 мин. на 6–7 мин. (максимум на 15,4 мин.), на глубину 66–69 м (максимум на 324 м)<sup>5</sup>; в сумерках и на рассвете ныряния были более глубокими (до 245 м) и продолжительными (до 13,5 мин.) [Ватанабэ и др., 2004; 2006; Watanabe et al., 2004; 2006]. Также были отмечены, так называемые, «дрейфовые» погружения, во время которых нерпа предположительно отдыхает и переваривает пищу.

<sup>5</sup> Приведены средние значения.

Высокую активность, разумеется, связывают с поиском пищи. Однако на 1315 снимках, снятых цифровой камерой, прикреплённой к животному, только на одном изображении (на глубине 54 м в 14 ч 32 мин.) заметили голомянку (*Comephorus* sp.) [Watanabe et al., 2015]. По мнению исследователей, в светлое время суток тюлени питаются рыбой и для её поиска используют зрение, а в тёмное время – ракообразными, образующими плотные скопления в верхних слоях пелагиали, используя осязание.

### Пищевая потребность нерпы и популяции

О пищевых потребностях чаще всего судят из опыта содержания тюленей в неволе. К таким оценкам есть много вопросов, тем более к корректности переноса получаемых результатов, на дикие популяции [Петров, 2003]. Даже традиционное выражение нормы суточного потребления пищи в процентах от массы тела (МТ, кг) не корректно (но применяется до сих пор), поскольку, как правило, не известны вид пищи, её калорийность, масса (возраст) самого животного и т. п. Примеры не корректной экстраполяции экспериментальных данных на всю популяцию имеются и в отношении байкальской нерпы.

Первая оценка суточного рациона нерпы была рассчитана из соотношения размеров отолитов и массы рыб при питании «голомянко-бычковым комплексом» [Пастухов и др., 1969], она составила 3 кг [Гурова, Пастухов, 1974] и при этом считали, что «при резко ограниченных перемещениях зверей» в небольших бассейнах можно оценить суточный рацион, в энергетическом отношении близкий «к величине стандартного основного обмена» [Пастухов, 1969, с. 282], для чего достаточно подобрать рацион, при котором МТ животных не меняется.

Однако под основным обменом понимают минимальное количество энергии, необходимое для нормальной жизнедеятельности организма в стандартных условиях, в частности, измеряют его у голодных животных (натошак). Позже автор пояснил, что под стандартным обменом он понимает не основной обмен, а «обмен покоя плюс траты энергии на пищеварение, всасывание, ассимиляцию и на терморегуляцию при температуре воды, близкой к среднегодовой температуре поверхностных вод Байкала» [Гурова, Пастухов, 1974, с. 164–165]. Суточная норма потребления пищи (автор использует термин рацион), состоящей преимущественно из желтокрылки, для двух нерп с МТ  $\approx 33$  кг составила 6,1 и 5,6% МТ (или 2097 и 1872 г рыбы), а для взрослой самки (МТ 59,5 кг) – 4,3% (2559 г рыбы).

Полагая, что в природных условиях рацион, по крайней мере, в 1,5 раза больше, чем в условиях опыта (учитывая траты на движение и на прирост МТ), величина среднесуточного рациона при питании желтокрылкой оценена как «что-то около 4–5 кг» [Пастухов, 1969; Гурова, Пастухов, 1974: с. 165].

Позже методом непрямой калориметрии был определён минимальный уровень энергетического обмена (основной обмен) у свободно плавающих тюленей и на его основе рассчитан минимальный пищевой запрос для животных трёх возрастных групп с учётом их МТ, для весенне-летнего и осенне-зимнего периодов, и при условии смешанного питания (то есть теми видами рыб и в тех соотношениях, которые определяются «котолитным» методом). Исследователи установили, что в природных условиях затраты энергии будут в 2–2,5 раза выше основного обмена. Согласно расчётам пищевая потребность молодых нерп (в возрасте  $< 1^+$  г.) в среднем в течение года составила 1,4 кг в день (5,7%), а животных  $\geq 5^+$  лет – 1,9 кг рыбы (3%), при условии 100% усвояемости пищи ( $\approx 2,5$  кг при усвояемости пищи 0,7) [Баранов Е.А. и др., 1986; 1988; Баранов В.И. и др., 1988; Баранов, Петров, 1992; Петров, 2003]. По другой оценке, для поддержания стандартного обмена (отсутствие двигательной активности в сытом состоянии) 60-килограммовой взрослой нерпе в неволе нужно 2,7 кг малой голомянки в сутки (4,5% МТ) [Баранов, Иванов, 2000]. По мнению авторов, при плавании нерпы со скоростью  $< 5$  км/ч затраты энергии превысят минимальный уровень в 4 раза и тогда потребуется 7,2 кг голомянок (12% МТ). В другой работе за стандартный обмен предложено считать (для нерпы) затраты энергии при содержании животных в просторном бассейне с естественной температурой воды при кормлении, обеспечивающем стабильную массу тела. Потребление энергии нерпами с МТ 30–80 кг ( $n = 8$  особям) оценено в 47,3 Ккал/(кг в сутки) или 3,7% МТ (калорийность природного рациона принята за 1264,5 Ккал/кг) [Иванов, Баранов, 2002]. Что авторы понимают под стандартным обменом не совсем понятно.

Существует несколько оценок количества рыбы, поедаемой всей популяцией байкальской нерпы за год [Пастухов, 1969; Гурова, Пастухов, 1974; Пастухов, 1993], согласно которым для популяции численностью 70 тыс. с учётом рациона, характерного для 1970–1980 гг., требовалось 77 тыс. т рыбы в год, включая 1100 т лососевидных (1,4% общего потребления). Расчёт, сделанный на основании изучения энергетического запроса, показал, минимальное годовое потребление рыбы популяцией численностью 86 тыс.

тюленей, составит  $\approx 40$  тыс. т, в том числе  $\approx 780$  т ( $\approx 2\%$ ) лососевидных [Баранов Е.А. и др., 1988].

С учетом влияния на метаболизм нерп ныряний [Баранов, Петров, 1992] минимальная годовая потребность в пище для популяции численностью 80 тыс. нерп при «обычном» для 1988–1992 гг. рационе определена в  $\approx 23$  тыс. т рыбы [Петров и др., 2007], а с учётом двигательной активности, специфического динамического действия пищи, времени суток и сезонов – 46–57 тыс. т [Баранов, Петров, 1988]. Последняя оценка годовой пищевой потребности популяции сделана для конца XX века с учётом тогдашней половозрастной структуры и рациона питания. Она составила  $\approx 61$  тыс. т рыбы (на 76 тыс. нерп), а с учётом нерп в возрасте до 1 года (на 99 тыс. нерп), которые В.Д. Пастуховым не учитывались,  $\approx 69$  тыс. т, включая около 1500 т лососевидных (2,4%) [Петров, 2003]. Потребление лососевидных неплохо совпадает со средней оценкой, полученной через «реставрацию» массы пищевого комка [Петров, Смирнова, 2008] (см. выше).

Много это или мало? Говорить о голомянках и подкаменщиках особого смысла нет, поскольку ихтиологи не представляют сколько этих рыб в Байкале. Последние оценки общей биомассы и численности голомянок сделаны 40–50 лет назад, а данные о длиннокрылке и желтокрылке – почти мифические. Но существуют несколько оценок общей биомассы и численности омуля в Байкале. Приняв одну из них (общая биомасса 26 тыс. т, численность 300 млн экз.) [Сиделева и др., 1996], можно рассчитать, что нерпа потребляет  $\approx 4\%$  общей биомассы или  $<2\%$  общей численности омуля [Петров и др., 2007]. Говорить о серьёзном влиянии нерпы на омуля не приходится, тем более, на его промысловые запасы. Исходя из оценок общей биомассы и численности хариусов и сига полагают, что влияние нерпы на этих рыб будет ещё меньшим, нежели на омуля, уже в силу особенностей распределения этих видов в озере, места обитания которых (особенно хариуса) в течение года редко совпадают с таковыми нерпы [Петров, Смирнова, 2008].

Установлено, что среди лососевидных, которые в принципе могут быть жертвами хищника (кроме омуля, это сиг *Coregonus lavaretus baicalensis* Dybowski, 1876, чёрный хариус *Thymallus arcticus baicalensis* (Dybowski, 1874) и белый хариус *Th. arcticus baicalensis brevipinnis* Svetovidov, 1931) нерпа отдаёт предпочтение особям средних для вида размеров. «Средний» хариус (размер жертвы) значительно больше, чем «средний» омуль, а «средний» сиг имеет промежуточные размеры. Из этих рыб нерпа меньше всего потребляет хариуса (18%, он самый «крупный» и обитает

в прибрежных водах), в полтора раза больше сига (29%), и в три раза больше омуля (чем хариусов, 53%) [Петров и др., 2007].

Понятно, что говорить, что на омуля приходится 90% численности лососевидных [Пастухов, 1993] неверно. Из поедаемых лососевидных рыб омуль самый «мелкий» (средняя длина 190–280 мм, масса – 203–248 г). Если в Байкале наибольшую численность создаёт омуль размерной группы 19–24 см (а максимальную биомассу – рыбы длиной 20–31 см) [Сиделева и др., 1996], то нерпа предпочитает охотиться на самого многочисленного омуля – 53% съеденных рыб имели длину 19–28 см [Петров и др., 2007].

По расчётам (их условия и различные допущения приведены в источнике) вся популяция байкальской нерпы за год поедает от 1393 до 2144, в среднем 1772 т лососевидных. На омуля по массе приходится 58%, по численности 53% (4931 тыс. шт.), на сига, соответственно, 24% и 29% (2698 тыс. шт.), и на хариуса – 18% и 18% (1674 тыс. шт.). Основными потребителями этих рыб являются самцы нерпы (82% общего годового потребления), особенно взрослые (50% общего годового потребления) [Петров и др., 2007]. Несмотря на чуть ли не астрономические оценки, особенно, численности, на самом деле величины очень незначительные. Так, если  $\approx 5$  млн особей омуля разделить на численность популяции (пусть 80 тыс.), то на каждую нерпу придётся по 62,5 омуля в год, или  $<0,2$  омуля в день. Справедливости ради отметим, что согласно расчётным данным, больше 25% омулей, съеденных нерпой, могут быть половозрелыми особями (судя по размерам), то есть нерпа поедает не только молодых особей, но затрагивает и производителей, но это относится, главным образом, к «прибрежному» (северобайкальскому) омулю.

### Конфликт интересов нерпы и человека

Имеются противоположные суждения по этому вопросу: нерпа вообще отказывается от омулей, которых ей дают в неволе [Пастухов, 1993]; нерпа не трогает омулей и хариусов, попавших в рыбацкие сети [Иванов, 1938]; нерпа питается, чуть ли ни одним омулем, а в неволе отказывается от всякой другой рыбы, кроме омуля [Коротнев, 1901]. Все они не соответствуют действительности. Нерпа использует, главным образом, продукцию, которая не доступна человеку (на  $\frac{4}{5}$  частях акватории озера). Но доступность каждого вида рыб вследствие особенностей их экологии для нерпы разная. В литературе обсуждается, где и когда она может добывать голомянок, придонно-пелагических подкаменщиков – повторяться нет

нужды, смотрите обзорную часть работ [Петров и др. 1993; Петров, 2003]. Что касается «камня преткновения», байкальского омуля, то он обитает в склоновой зоне до 400 м глубины, и это сильная стайная рыба, самая скоростная и подвижная из пелагических рыб, совершающая длительные пищевые и нерестовые миграции, и поймать её, как следует из вышеизложенного, не просто.

В.Д. Пастухов [1993] утверждал, что большую часть года места обитания нерпы и омуля не совпадают. Соответствующие ихтиологические данные приведены в его монографии, однако, часть сведений устарела и не соответствует действительности в свете новых данных. К примеру, в мае – начале июня во время гидроакустической съёмки 42% биомассы всего учтённого омуля обнаружены в верхнем 350-метровом слое пелагиали открытого Байкала [Сиделева и др., 1996; Мельник и др., 2009], то есть именно там, где обитает основная часть популяции нерпы, и в принципе на доступных ей глубинах [Петров и др., 1993; Stewart et al., 1997]. Начало осеннего захода нерпы в залив Провал увязан со скатом отнерестившегося омуля из р. Селенги, а заход нерпы в Чивыркуйский залив почти совпадает с началом нерестовой миграции сига, не говоря о том, что осенью в заливе наблюдаются значительные концентрации омуля и хариуса, а летом в течение 1–1,5 месяцев нерпа может добывать «верхового» омуля, поднимающегося в верхние слои воды [Петров и др., 2007]. Наконец, прежде байкальская нерпа почти не встречалась на Селенгинском мелководье, в Малом море и в других прогреваемых акваториях, но уже давно она стала частым гостем даже в прибрежной зоне, где она не так давно «караулила» ставные невода [Петров, 1997].

Однако возникает вопрос – может ли нерпа догонять и ловить физически здорового омуля? Наблюдения в природе и в неволе (впрочем, немногочисленные) дают отрицательный ответ. Такая скоростная и манёвренная рыба, как омуль, в объёмной толще воды, в подавляющем большинстве случаев, безусловно, уйдёт от тюленя и не станет жертвой хищника. Другое дело, когда омуль идёт на нерест плотными косяками, и тем более, когда ослабленная, отметавшая икру рыба скатывается на мелководья. Мы полагаем, что именно такого омуля, главным образом, и добывает нерпа в природе. Однако в 1990–2000 гг. частота встречаемости лососевидных в питании нерпы по сравнению с 1970–1980 гг. увеличилась [Петров, 2003].

Другое дело жалобы на нерп, выедающих рыбу из ставных сетей практически в течение всего года на

мелководьях и в присклоновой зоне. Допускаем, что во многом они справедливы. Байкальская нерпа высокоорганизованное животное с хорошей памятью, легко поддающееся дрессировке, и поэтому нет ничего удивительного, что тюлени нередко пользуются «услугами» рыбаков, выедавая рыбу из ставных сетей. Не исключено, что животные «пасутся» на «угодьях» рыбаков, ожидая постановку сетей и улова. Такое поведение известно давно и, заметим, прежде не вызвало столь бурной негативной реакции, как в последние годы. В 1980–1990 гг. осенью в Чивыркуйском заливе мы часто фиксировали случаи, когда нерпы «высасывали» брюшную часть (икру) у сегов, попавших в сеть (не трогая остальную часть), откусывали головы (вероятно, умерщвляя рыбу) или частично поедали омуля, но почти не трогали хариуса. Некрупные нерпы, бывало, запутывались в крепком капроновом полотне и сами погибали, становясь, кстати, достаточно ценной добычей рыбаков, сильные животные рвали сетное полотно и уходили. Подобное поведение нерп, конечно, вызывало недовольство рыбаков в той или иной форме (в зависимости от воспитания и экологической развитости), но и только. Нерпу, если и обвиняли в чем-то, то только на бытовом уровне. Теперь настроение некоторой части местного населения изменилось – омуля стало не хватать. Виновата ли в этом нерпа или, к примеру, большой баклан, добывающий себе пищу не глубже 15–18 м, вопрос риторический.

Однако, если мы посмотрим Правила рыболовства в Байкальском регионе, то окажется, что сетной лов омуля практически запрещён (кроме лиц, относящихся к коренным малочисленным народам Севера, Сибири и Дальнего Востока). Количество жалобщиков во много раз превосходит байкальских эвенков. Впрочем, с 2017 г. вылов омуля вообще запрещён. Заметим, что «в конфликте» страдает и нерпа. Она сама часто попадает в ставные рыболовные сети (известен случай попадания сразу пяти взрослых нерп даже в научный пелагический трал) [Петров и др., 2007].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Байкальская нерпа, поселившись в древнем Байкале, прекрасно адаптировалась к его трофическим и климатическим условиям. Из анализа представленных данных можно заключить, что пространственное распределение омуля не исключает, но не способствует его добыче, а «нырятельное» поведение животных существенно ограничивает возможности поедания омуля в каких-либо значимых количествах. Основу питания нерпы составляют пелагические, малоподвижные, мелкие виды рыб, которыми в условиях Бай-

кала, являются голомянки (главная пища), на успешное потребление которых и направлены все эволюционные преобразования трофического плана. Морфофункциональные особенности ЖКТ нерпы свидетельствуют о небольших объёмах разового приёма пищи. Благодаря интенсивному пищеварению, небольшие порции пищи эвакуируются из желудка буквально в течение нескольких десятков минут. Размеры ЖКТ не позволяют нерпе питаться крупными объектами, в том числе лососевидными, но она может поедать рыб средних для вида размеров. Однако поимка таких рыб возможна только в некоторых жизненных ситуациях, поэтому питание омулем не характерно для байкальской нерпы.

Стратегию питания нерпы можно представить как специализированное, эволюционно отработанное «нырательное» поведение, скоординированное с экологией доминирующих пищевых объектов. Суть его в подавляющем преобладании у нерпы энергетически выгодных, кратковременных (до 10 мин.) и не глубоких (до 100 м) ныряний, во время которых не прекращаются и пищеварительные процессы. Такая стратегия позволяет нерпе совершать сотни погружений в день не накапливая кислородный долг (не уставая), без излишних энергетических затрат и, соответственно, сохранять высокую пищедобывательную активность.

Доля лососевидных рыб (омуля, сига и хариусов) в общем годовом потреблении рыбы популяцией нерпы составляет <3% по массе и <2% по численности, причём, приведённые оценки скорее максимальные, нежели средние. Добавим, если бы нерпа питалась только лососевидными рыбами, минимальный пищевой запрос популяции составил  $\approx 30$  тыс. т рыбы (расчёт по данным [Баранов, Петров, 1992]). Между тем, ежегодный общий допустимый улов (ОДУ) байкальского омуля давно не превышал 2 тыс. т, а ОДУ хариуса и сига вовсе ничтожен. Совершенно очевидно, что нерпе вполне хватает «промысловых» (с её «точки зрения») запасов пелагических голомянок и придонно-пелагических длиннокрылок и желтокрылок. Прочие виды рыб, включая лососевидных, в принципе доступные нерпе по месту обитания, служат лишь дополнением «голомянко-бычковой» диеты и никак не могут расцениваться как основная (главная) пища байкальской нерпы.

### Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

### Соблюдение этических норм

Все применимые этические нормы соблюдены.

### Финансирование

Работа проведена в порядке личной инициативы, без дополнительного финансирования.

### ЛИТЕРАТУРА

- Баранов Е.А. 1989. Газообмен байкальской нерпы (экспериментальные исследования). Автореф. ... канд. биол. наук. Новосибирск: ИФ АМН СО. 21 с.
- Баранов Е.А., Петров Е.А., Баранов В.И., Шошенко К.А. 1986. Потребление  $O_2$  нерпой при свободном плавании в бассейне и нырянии разной длительности // Физиологический журнал СССР им. Сеченова. Т. 72. № 8. С. 1113–1118.
- Баранов Е.А., Петров Е.А., Шошенко К.А. 1988. Оценка энергетических затрат и пищевой потребности байкальской нерпы // Известия СО АН СССР. № 14 (407). Вып. 2 (сер. биол.). С. 59–66.
- Баранов Е.А., Петров Е.А. 1992. Питание байкальской нерпы: состояние проблемы. 3. Энергетический запрос и пищевая потребность // Сибирский биологический журнал. № 5. С. 44–50.
- Баранов Е.А., Петров Е.А., Шошенко К.А. 1997. Кислородный долг после длительных ныряний у байкальской нерпы *Pusa sibirica* и проблемы метаболической нырательной депрессии // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. Т. 33. № 4–5. С. 499–505.
- Баранов В.И., Елагин О.К., Корохов В.П., Петров Е.А., Черных Н.А., Шошенко К.А. 1992. Органное кровоснабжение байкальской нерпы при изменении температуры и нырянии // Бионика. Киев: Наукова думка. Вып. 22. С. 98–109.
- Баранов Е.А., Иванов К.Б. 2000. Энергетика и питание байкальской нерпы // Морские млекопитающие Голарктики. Мат. Межд. конф. Архангельск, 21–23 сентября. С. 9–13.
- Ватанабэ Ю., Баранов Е.А., Сато К., Наито Ю., Миязаки Н. 2004. Поведение байкальского тюленя под водой в естественных условиях // Морские млекопитающие Голарктики. Сб. науч. трудов по мат. III Межд. конф. Коктебель, Крым, Украина 11–17 октября 2004 г.). М.: Совет по морским млекопитающим. С. 147–148.
- Ватанабэ Ю., Баранов Е.А., Сато К., Наито Я., Миязаки Н. 2006. Влияние плотности тела на характер гребных движений у байкальской нерпы // Морские млекопитающие Голарктики. Сб. науч. трудов по мат. IV Межд. конф. Санкт-Петербург, Россия 10–14 сентября 2006 г.). С. 123–124.
- Гурова Л.А., Пастухов В.Д. 1974. Питание и пищевые взаимоотношения пелагических рыб и нерпы Байкала. Новосибирск: Наука. 186 с.
- Егорова Л.И., Елагин О.К., Иванов М.К., Казачишина И.Ю., Петров Е.А. 1992. Питание байкальской нерпы: состояние проблемы. 1. Метод и результаты исследования питания в конце 80-х гг. // Сибирский биологический журнал. № 4. С. 40–47.
- Егорова Л.И., Петров Е.А. 1993. Питание байкальской нерпы: состояние проблемы. 4. Функциональная морфология пищеварительного тракта ластоногих // Сибирский биологический журнал. № 6. С. 27–31.

- Иванов Т.М. 1936. К вопросу о питании байкальской нерпы (*Phoca sibirica* Gmelin) и методика его изучения // Известия Биолого-географ. НИИ при ВСГУ. Т. 7. Вып. 1–2. С. 137–140.
- Иванов Т.М. 1938. Байкальская нерпа, её биология и промысел // Известия Биолого-географ. НИИ при ВСГУ. Т. 8. Вып. 1–2. С. 1–119.
- Иванов К.Б., Баранов Е.А. 2002. Стандартный энергетический обмен байкальских нерп (*Phoca sibirica*) // Морские млекопитающие Голарктики. Тез. докл. II Межд. конф. Байкал, Россия, 10–15 сентября 2002 г. С. 123–124.
- Иванов М.К., Петров Е.А., Тимонин А.П. 1992. Питание байкальской нерпы: состояние проблемы. 2. Возможности использования «котолиной» методики // Сибирский биологический журнал. № 4. С. 47–52.
- Клейменов И.Я. 1971. Пищевая ценность рыбы. М.: Пищевая промышленность. 168 с.
- Мельник Н.Г., Смирнова-Залуми Н.С., Смирнов В.В., Мамонтов А.М., Аношко П.Н. и др. 2009. Гидроакустический учёт ресурсов байкальского омуля. Новосибирск: Наука. 244 с.
- Москаленко Б.К., Мамонтов А.М., Пастухов В.Д., Смирнов В.В., Смирнова Н.С. 1978. Рыбные ресурсы и их использование. Проблемы Байкала /отв. ред. Г.И. Галазий, К.К. Воинцев. Новосибирск: Наука. С. 229–239.
- Нагорный В.К. 1983. Особенности распределения и продукционная структура голомянок. Динамика продуцирования рыб Байкала. Новосибирск: Наука. С. 6–14.
- Пастухов В.Д. 1965. Питание байкальского тюленя // Труды Лимнологического института (ЛИН АН СССР). Т. 6 (26). С. 152–163.
- Пастухов В.Д. 1969. Многолетние исследования питания байкальской нерпы // Труды IV Всес. совещ. по изучению морских млекопитающих. М.: Наука. С. 110–112.
- Пастухов В.Д. 1971. О концентрации, распределении и питании нерпы // Лимнология придельтовых пространств Байкала. Л.: Наука. С. 278–286.
- Пастухов В.Д. 1977. Состояние популяции байкальской нерпы и очередные задачи исследований // Круговорот вещества и энергии в водоёмах. Рыбы и рыбные ресурсы. Тез. докл. 4 Всес. Лимнологического совещ. Листвничное на Байкале. С. 71–75.
- Пастухов В.Д. 1978. Нерпа. Проблемы Байкала. Новосибирск: Наука. С. 251–258.
- Пастухов В.Д. 1984. Влияние промысла и морского охотничьего хозяйства на состояние и управление популяцией байкальской нерпы // Морские млекопитающие внутренних водоёмов, Балтики и Чёрного моря. М.: Наука. С. 253–268.
- Пастухов В.Д. 1993. Нерпа Байкала. Новосибирск: Наука. 322 с.
- Пастухов В.Д., Стариков Г.В., Шалашов С.А. 1969. Возрастно-весовая характеристика голомянок и пелагических бычков, составляющих питание байкальской нерпы // Вопросы ихтиологии. Т. 9. Вып. 6 (59). С. 1077–1088.
- Петров Е.А. 1997. Распределение байкальской нерпы *Pusa sibirica* // Зоологический журнал. Т. 76. № 10. С. 1202–1209.
- Петров Е.А. 2003. Байкальская нерпа: эколого-эволюционные аспекты. Автореф. ... докт. биол. наук. Улан-Удэ: БГУ. 43 с.
- Петров Е.А. 2008. Байкальская нерпа и человек: есть ли конфликт между ними? // Мир Байкала. № 3 (19). С. 54–57.
- Петров Е.А., Шошенко К.А. 1987. Общий запас  $O_2$  и длительность ныряния байкальской нерпы // Морфология и экология рыб Байкала. Новосибирск: Наука. С. 110–128.
- Петров Е.А., Сиделева В.Г., Стюарт Б., Мельник Н.Г. 1993. Питание байкальской нерпы: состояние проблемы. 5. Нырятельное поведение и экология питания // Сибирский биологический журнал. № 6. С. 32–40.
- Петров Е.А., Егорова Л.И. 1998. Современное состояние популяции байкальской нерпы (*Pusa sibirica*): питание и упитанность // Зоологический журнал. Т. 77. № 5. С. 593–600.
- Петров Е.А., Елагин О.К., Баранов В.И., Шошенко К.А. 1998 а. Сосудистые реакции у байкальской нерпы *Pusa sibirica* при разных типах ныряний // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. Т. 34. № 1. С. 50–56.
- Петров Е.А., Елагин О.К., Баранов В.И., Шошенко К.А. 1998 б. Общий и внутриорганный объем циркулирующей крови у щенков байкальской нерпы *Pusa sibirica* при нырянии // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. Т. 34. № 2. С. 272–275.
- Петров Е.А., Смирнова О.Г., Ткачев В.В. 2006. Потребление байкальской нерпой (*Pusa sibirica* GM.) лососевидных рыб // Морские млекопитающие Голарктики. С. 422–427.
- Петров Е.А., Смирнова О.Г., Ткачев В.В. 2007. Потребление ценных промысловых видов рыб байкальской нерпой (*Pusa sibirica* Gm., Pinnipedia) // Сибирский экологический журнал. № 4. С. 639–651.
- Петров Е.А., Смирнова О.Г. 2008. Питание байкальской нерпы // Рыбное хозяйство. № 3. С. 53–57.
- Петров Е.А., Купчинский А.Б. 2022 а. Ракообразные в питании байкальской нерпы (*Pusa sibirica* GM.). 1. Обзор литературы // Байкальский зоологический журнал. № 2(32). С. 105–114.
- Петров Е.А., Купчинский А.Б. 2022 б. Ракообразные в питании байкальской нерпы (*Pusa sibirica* GM.). 2. Фактор процветания популяции? // Байкальский зоологический журнал. № 2 (32). С. 115–125.
- Петров Е.А., 2023. Байкальская нерпа (*Pusa sibirica* Gmelin 1788, Phocidae). 2. К вопросу о численности популяции и ее регуляции путем возобновления промышленной добычи // Изв. ТИНРО. Т. 203, вып. 4. С. 805–825.
- Свиридов Н.С. 1958. Нерпа и её охрана на Байкале // Краеведческий сборник. Вып. III. Бурятский филиал Географического общества СССР. С. 47–55.
- Сиделева В.Г., Смирнов В.В., Смирнова-Залуми Н.С., Мамылов В.С., Немов В.И., Пушкин С.В. 1996. Оценка ресурсов байкальского омуля гидроакустическим методом // Рыбное хозяйство. № 6. С. 37–38.
- Соловьёва М.А., Пилипенко Г.Ю., Глазов Д.М., Петерфельд В.А., Петров Е.А., Рожнов В.В. 2020. Активность перемещений байкальской нерпы по данным спутникового мечения // Труды ВНИРО. Т. 181. С. 92–101.
- Стариков Г.В. 1977. Голомянки Байкала. Новосибирск: Наука. 95 с.
- Тетерина В.И. 2008. Исследование генетического разнообразия и процессов видообразования эндемичного семейства рыб озера Байкал – голомянок (Comperhoridae). Автореф. ... канд. биол. наук. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН. 17 с.
- Ткачев В.В., Варнавский А.В., Бобков А.И., Тугарин А.И. 2016. Современное состояние популяции байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) // Вестник рыбохозяйственной науки. Т. 3. № 1(9). С. 53–63

- Kooyman G.L., Castellini M.A., Davis R.W. 1981. Physiology of diving in marine mammals // *Annu Rev Physiol.* V. 43. P. 343–356.
- Sideleva V.G. 2000. The Ichthyofauna of Lake Baikal, with Special Reference to its Zoogeographical Relations // *Ancient Lakes: Biodiversity, Ecology and Evolution. Advances in Ecological Research.* Acad. press, San Diego, San Francisco, New York. V. 21. P. 81–96.
- Sideleva V.G. 2003. The endemic Fishes of Lake Baikal. Backhuys Publishers, Leiden, Netherlands. 270 p.
- Stewart B., Petrov E., Baranov E., Timonin A., Ivanov M. 1997. Seasonal movements and dive patterns of juvenile Baikal seals, *Phoca sibirica* // *Marine Mammal Science.* № 12/4. P. 528–542.
- Watanabe Y., Baranov E.A., Sato K., Naito Y., Miyazaki N. 2004. Foraging tactics of Baikal seals differ between day and night // *Marine Ecology progress series.* V. 279. P. 283–289.
- Watanabe Y., Baranov E.A., Sato K., Naito Y., Miyazaki N. 2006. Body density affects stroke patterns in Baikal seals // *The Journal of Experimental Biology.* № 209. P. 3269–3280.
- Watanabe Y., Baranov E.A., Miyazaki N. 2015. Drift dives and prolonged surfacing periods in Baikal seals: resting strategies in open waters? // *The Journal of Experimental Biology.* № 218. P. 2793–2798.
- Watanabe Y.Y., Baranov E.A., Miyazaki N. 2020. Ultrahigh foraging rates of Baikal seals make tiny endemic amphipods profitable in Lake Baikal // *Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS).* November 2020. DOI: 10.1073/pnas.2014021117.
- REFERENCES**
- Baranov E.A. 1989. Gas exchange of the Baikal seal (experimental studies). PhD abstr. in biology. Novosibirsk: IF AMS SO. 21 p. (In Russ.)
- Baranov E.A., Petrov E.A., Baranov V.I., Shoshenko K.A. 1986. O<sub>2</sub> consumption by seals during free swimming in the pool and diving of different durations // *Fiziologicheskii zhurnal SSSR im. Sechenova.* V. 72. № . 8. P. 1113–1118. (In Russ.)
- Baranov E.A., Petrov E.A., Shoshenko K.A. 1988. Assessment of energy costs and nutritional needs of the Baikal seal // *Izvestiya SO AN SSSR.* № 14 (407). V. 2 (ser. biol.). P. 59–66. (In Russ.)
- Baranov E.A., Petrov E.A. 1992. Feeding of the Baikal seal: state of the problem. 3. Energy demand and nutritional need // *Sibirskiy biologicheskii zhurnal.* № 5. P. 44–50. (In Russ.)
- Baranov E.A., Petrov E.A., Shoshenko K.A. 1997. Oxygen debt after long dives in the Baikal seal *Pusa sibirica* and the problem of metabolic diving depression // *Zhurnal evolyutsionnoy biokhimi i fiziologii.* V. 33. № 4–5. P. 499–505. (In Russ.)
- Baranov V.I., Elagin O.K., Korokhov V.P., Petrov E.A., Chermnykh N.A. et al. 1992. Organ blood supply of the Baikal seal during temperature changes and diving // *Bionika.* Kyiv: Naukova Dumka. Iss. 22. P. 98–109. (In Russ.)
- Baranov E.A., Ivanov K.B. 2000. Energy and nutrition of the Baikal seal // *Marine mammals of the Holarctic. Mat. Int. conf. Arkhangelsk, September 21–23, Arkhangelsk.* P. 9–13. (In Russ.)
- Watanabe Y., Baranov E.A., Sato K., Naito Y., Miyazaki N. 2004. Behavior of the Baikal seal under water in natural conditions // *Marine mammals of the Holarctic. Sat. scientific works on math. III Int. conf. Koktebel, Crimea, Ukraine October 11–17, 2004).* M. P. 147–148. (In Russ.)
- Watanabe Y., Baranov E.A., Sato K., Naito Y., Miyazaki N. 2006. The influence of body density on the nature of rowing movements in the Baikal seal // *Marine Mammals of the Holarctic. Sat. scientific works on math. IV Int. conf. St. Petersburg, Russia September 10–14, 2006).* St. Petersburg pp. 123–124. (In Russ.)
- Melnik N.G., Smirnova-Zalumi N.S., Smirnov V.V., Mamontov A.M., Anoshko P.N. et al. 2009. Hydroacoustic accounting of the resources of the Baikal omul. Novosibirsk: Science. 244 p. (In Russ.)
- Gurova L.A., Pastukhov V.D. 1974. Nutrition and food relationships of pelagic fish and seals of Lake Baikal. Novosibirsk: Nauka. 186 p. (In Russ.)
- Egorova L.I., Elagin O.K., Ivanov M.K., Kazachishina I.Yu., Petrov E.A. 1992. Feeding of the Baikal seal: state of the problem. 1. Method and results of nutrition research in the late 80s. // *Sibirskiy biologicheskii zhurnal.* № . 4. P. 40–47. (In Russ.)
- Egorova L.I., Petrov E.A. 1993. Feeding of the Baikal seal: state of the problem. 4. Functional morphology of the digestive tract of pinnipeds // *Sibirskiy biologicheskii zhurnal.* № . 6. P. 27–31. (In Russ.)
- Ivanov T.M. 1936. On the issue of nutrition of the Baikal seal (*Phoca sibirica* Gmelin) and methods of studying it // *Izvestiya Biologo-geograf. NII pri VSGU.* V. 7 № 1–2. P. 137–140. (In Russ.)
- Ivanov T.M. 1938. Baikal seal, its biology and fishing // *Izvestiya Biologo-geograf. NII pri VSGU.* Vol. 8. № 1–2. P. 1–119. (In Russ.)
- Ivanov M.K., Petrov E.A., Timonin A.P. 1992. Feeding of the Baikal seal: state of the problem. 2. Possibilities of using the «otolithic» technique // *Sibirskiy biologicheskii zhurnal.* № 4. P. 47–52. (In Russ.)
- Ivanov K.B., Baranov E.A. 2002. Standard energy metabolism of Baikal seals (*Phoca sibirica*) // *Marine mammals of the Holarctic. Abstract. report II int. conf. Baikal, Russia, September 10–15, 2002.* M. P. 123–124. (In Russ.)
- Kleimenov I.Ya. 1971. Nutritional value of fish. M.: Pishchevaya promyshlennost'. 168 p. (In Russ.)
- Moskalenko B.K., Mamontov A.M., Pastukhov V.D., Smirnov V.V., Smirnova N.S. 1978. Fish resources and their use. Problems of Baikal / ed. G.I. Galaziy, K.K. Votintsev. Novosibirsk: Nauka. P. 229–239. (In Russ.)
- Nagorniy V.K. 1983. Features of distribution and production structure of golomyankas. Dynamics of fish production in Lake Baikal. Novosibirsk: Nauka. P. 6–14. (In Russ.)
- Pastukhov V.D. 1965. Nutrition of the Baikal seal // *Trudy Limnologicheskogo instituta.* V. 6 (26). P. 152–163. (In Russ.)
- Pastukhov V.D. 1969. Long-term studies of the feeding of the Baikal seal // *Proceedings of the IV All-Union. meeting on the study of marine mammals.* Moscow: Nauka. P. 110–112. (In Russ.)
- Pastukhov V.D. 1971. On the concentration, distribution and nutrition of the seal // *Limnology of the deltaic spaces of Lake Baikal.* Leningrad: Nauka. P. 278–286. (In Russ.)
- Pastukhov V.D. 1977. The state of the Baikal seal population and the next tasks of research // *Cycle of matter and energy in reservoirs. Fish and fishery resources.* Abstr. of rep. at the 4th All-Union Limnological Meeting. Larch on Baikal. P. 71–75. (In Russ.)
- Pastukhov V.D. 1978. Baikal seal. Problems of Baikal. Novosibirsk: Nauka. P. 251–258. (In Russ.)

- Pastukhov V.D.* 1984. The influence of fishing and marine hunting on the state and management of the Baikal seal population // Marine mammals of inland waters, the Baltic and the Black Sea. Moscow: Nauka. P. 253–268. (In Russ.)
- Pastukhov V.D.* 1993. Baikal seal. Novosibirsk: Nauka. 322 p. (In Russ.)
- Pastukhov V.D., Starikov G.V., Shalashov S.A.* 1969. Age and weight characteristics of golomyankas and pelagic gobies that make up the diet of the Baikal seal // Voprosy ichtyologii. V. 9. № 6 (59). P. 1077–1088. (In Russ.)
- Petrov E.A.* 1997. Distribution of the Baikal seal *Pusa sibirica* // Zoologicheskii zhurnal. V. 76. № 10. P. 1202–1209. (In Russ.)
- Petrov E.A.* 2003. Baikal seal: ecological and evolutionary aspects. Author's abstr. ... doc. diss. in biology. Ulan-Ude: BSU. 43 p. (In Russ.)
- Petrov E.A.* 2008. Baikal seal and man: is there a conflict between them? // Mir Baykala. № 3 (19). P. 54–57. (In Russ.)
- Petrov E.A., Shoshenko K.A.* 1987. The total reserve of O<sub>2</sub> and the duration of diving of the Baikal seal // Morphology and ecology of fish of Baikal. Novosibirsk: Nauka. P. 110–128. (In Russ.)
- Petrov E.A., Sideleva V.G., Stewart B., Melnik N.G.* 1993. Feeding of the Baikal seal: state of the problem. 5. Diving behavior and nutritional ecology // Siberian Biological Journal. № 6. P. 32–40. (In Russ.)
- Petrov E.A., Egorova L.I.* 1998. Current state of the population of the Baikal seal (*Pusa sibirica*): nutrition and fatness // Zoologicheskii zhurnal. V. 77. № 5. P. 593–600. (In Russ.)
- Petrov E.A., Elagin O.K., Baranov V.I., Shoshenko K.A.* 1998 a. Vascular reactions in the Baikal seal *Pusa sibirica* during different types of diving // Zhurnal evolyutsionnoy biokhimii i fiziologii. V. 34. № 1. P. 50–56. (In Russ.)
- Petrov E.A., Elagin O.K., Baranov V.I., Shoshenko K.A.* 1998 b. Total and intraorgan volume of circulating blood in puppies of the Baikal seal *Pusa sibirica* during diving // Zhurnal evolyutsionnoy biokhimii i fiziologii. V. 34. № 2. P. 272–275. (In Russ.)
- Petrov E.A., Smirnova O.G., Tkachev V.V.* 2006. Consumption of salmon-like fish by the Baikal seal (*Pusa sibirica* GM.) // Marine Mammals of the Holarctic. P. 422–427. (In Russ.)
- Petrov E.A., Smirnova O.G., Tkachev V.V.* 2007. Consumption of valuable commercial fish species by the Baikal seal (*Pusa sibirica* Gm., Pinnipedia) // Sibirskiy ekologicheskii zhurnal. № 4. P. 639–651. (In Russ.)
- Petrov E.A., Smirnova O.G.* 2008. Nutrition of the Baikal seal // Rybnoye khozyaystvo. № 3. P. 53–57. (In Russ.)
- Petrov E.A., Kupchinsky A.B.* 2022 a. Crustaceans in the diet of the Baikal seal (*Pusa sibirica* Gm.). 1. Literature review // Baykal'skiy zoologicheskii zhurnal. № 2(32). P. 105–114. (In Russ.)
- Petrov E.A., Kupchinsky A.B.* 2022 b. Crustaceans in the diet of the Baikal seal (*Pusa sibirica* Gm.). 2. Factor of population prosperity? // Baykal'skiy zoologicheskii zhurnal. № 2 (32). P. 115–125. (In Russ.)
- Sviridov N.S.* 1958. Baikal seal and its protection on Lake Baikal // Krayevedcheskiy sbornik. Vyp. III. Buryatskiy filial Geograficheskogo obshchestva SSSR. P. 47–55. (In Russ.)
- Sideleva V.G., Smirnov V.V., Smirnova-Zalumi N.S., Mamylov V.S., Nemov V.I. et al.* 1996. Assessment of the resources of the Baikal omul using the hydroacoustic method // Rybnoye khozyaystvo. № 6. P. 37–38. (In Russ.)
- Solovyova M.A., Pilipenko G. Yu., Glazov D.M., Peterfeld V.A., Petrov E.A. et al.* 2020. Movement activity of the Baikal seal according to satellite tagging data // Trudy VNIRO. V. 181. P. 92–101. (In Russ.)
- Starikov G.* 1977. Golomyanki of Baikal. Novosibirsk: Science. 95 pp. (In Russ.)
- Teterina V.I.* 2008. Study of genetic diversity and speciation processes of the endemic fish family of Lake Baikal – Comephorus (Comephoridae). Ph.D. abstr. ... in biology. Novosibirsk: ICG SB RAS. 17 p.
- Tkachev V.V., Varnavsky A.V., Bobkov A.I., Tugarin A.I.* 2016. Current state of the Baikal seal population (*Pusa sibirica* Gm.) // Vestnik rybokhozyaystvennoy nauki. V. 3. № 1(9). P. 53–63
- Kooyman G.L., Castellini M.A., Davis R.W.* 1981. Physiology of diving in marine mammals // Annu Rev Physiol. V. 43. P. 343–356.
- Sideleva V.G.* 2000. The Ichthyofauna of Lake Baikal, with Special Reference to its Zoogeographical Relations // Ancient Lakes: Biodiversity, Ecology and Evolution. Advances in Ecological Research. Acad. press, San Diego, San Francisco, New York. V. 21. P. 81–96.
- Sideleva V.G.* 2003. The endemik Fishes of Lake Baikal. Backhuys Publishers, Leiden, Netherlands. 270 p.
- Stewart B., Petrov E., Baranov E., Timonin A., Ivanov M.* 1997. Seasonal movements and dive patterns of juvenile Baikal seals, *Phoca sibirica* // Marine Mammal Science. № 12/4. P. 528–542.
- Watanabe Y., Baranov E.A., Sato K., Naito Y., Miyazaki N.* 2004. Foraging tactics of Baikal seals differ between day and night // Marine Ecology progress series. V. 279. P. 283–289.
- Watanabe Y., Baranov E.A., Sato K., Naito Y., Miyazaki N.* 2006. Body density affects stroke patterns in Baikal seals // The Journal of Experimental Biology. № 209. P. 3269–3280.
- Watanabe Y., Baranov E.A., Miyazaki N.* 2015. Drift dives and prolonged surfacing periods in Baikal seals: resting strategies in open waters? // The Journal of Experimental Biology. № 218. P. 2793–2798.
- Watanabe Y.Y., Baranov E.A., Miyazaki N.* 2020. Ultrahigh foraging rates of Baikal seals make tiny endemic amphipods profitable in Lake Baikal // Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS). November 2020. DOI: 10.1073/pnas.2014021117.

Поступила в редакцию 21.03.2023 г.  
Принята после рецензии 03.07.2024 г.