

УДК 599: 574.3

https://doi.org/10.25221/2782-1978_2023_3_4

<https://elibrary.ru/sxnrnl>

«Мирное» поведение байкальской нерпы *Pusa sibirica* (Gmelin, 1788) на береговых лежбищах

Евгений Аполлонович Петров[✉], Александр Борисович Купчинский
Байкальский музей Сибирского отделения РАН, Листвянка, Иркутская область,
664520, Российская Федерация

[✉] Автор-корреспондент, e-mail: evgen-p@yandex.ru

Получена 3 мая 2023 г.; принята к публикации 19 июня 2023 г.

Аннотация. На основании изучения видеоматериалов, полученных при съёмке стационарной камерой в течение нескольких сезонов на одном из основных береговых лежбищ (о-в Долгий, Ушканьи острова, оз. Байкал), проведён анализ «мирного» (комфортного, неагрессивного) поведения байкальской нерпы *Pusa sibirica*. Впервые для вида составлена этограмма «мирного» поведения, включающая 16 основных поведенческих позиций. Приведены описания и примеры использования основных поведенческих паттернов, даны некоторые количественные оценки их применения. Проведено сравнение поведения байкальской нерпы с поведением других тюленей (преимущественно сем. Phocidae). «Мирное» существование на лежбище занимает значительную часть дневного бюджета времени байкальской нерпы, а потребность в полноценном отдыхе является одной из основных мотиваций формирования береговых лежбищ.

Ключевые слова: байкальская нерпа, *Pusa sibirica*, береговые лежбища, мирное поведение, комфортное поведение.

Calm behavior of the Baikal seal, *Pusa sibirica* (Gmelin, 1788), on coastal rookeries

Evgeniy A. Petrov[✉], Alexander B. Kupchinsky

Baikal Museum of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences,
Listvyanka, Irkutsk Oblast, 664520, Russian Federation

[✉] Corresponding author, e-mail: evgen-p@yandex.ru

Received 3 May 2023; accepted 19 June 2023

Abstract. We carried out an analysis of calm (comfortable, non-aggressive) behavior of the Baikal seal (*Pusa sibirica*) based on the study of video materials shot with a stationary camera for several seasons on one of the main coastal rookeries (Dolgiy Island, Ushkan Islands, Lake Baikal). An ethogram of calm behavior, including 16 main patterns, was compiled for this species for the first time. We provide descriptions and examples of the main behavioral patterns, as well as some quantitative estimates of their application. The Baikal seal behavior is compared with behavior of other seals (mainly of the Phocidae family). Peaceful coexistence on rookeries takes up a significant part of the Baikal seal's daily time budget, and the need for proper rest is one of the main motivations for the formation of coastal rookeries.

Key words: Baikal seal, *Pusa sibirica*, coastal rookeries, calm behavior, comfortable behavior.

Введение

Исследование поведения животных в дикой природе актуально и ценно не только само по себе, но важно и для понимания хода эволюции, поскольку, если «в результате естественного отбора развивается приспособительное поведение, то формы поведения современных животных должны содействовать их выживанию» (Тинберген 1969, с. 174).

Большинство настоящих тюленей (Pinnipedia) значительную часть года обитают в водной среде, рассредоточиваясь по ареалу, и только на время деторождения и линьки выходят на твёрдый субстрат, где образуют массовые залёжки, существующие более или менее продолжительный период. Первый серьёзный исследователь байкальской нерпы *Pusa sibirica* (Gmelin, 1788) Т. М. Иванов считал, что «нет

такого периода в годичном цикле этих животных, когда нельзя было бы обнаружить более или менее крупных скопищ тех или иных возрастных групп зверей» (Иванов 1938, с. 28), что подразумевает общение животных. У байкальской нерпы не существует репродуктивных лежбищ, но во время линьки формируются ледовые залёжки, на которых некоторое время (необходимое для смены волосяного покрова) должны перебивать абсолютно все животные, составляющие популяцию. Вторым местом, где байкальская нерпа общается со своими сородичами, являются береговые лежбища. Однако несмотря на обитание во внутреннем водоёме с относительно небольшой акваторией байкальская нерпа в период отсутствия льда ведёт преимущественно пелагический образ жизни и проводит на суше значительно меньше времени, чем другие виды настоящих тюленей. Потребность в твёрдом субстрате в летне-осеннее время возникает у относительно небольшой части популяции. Тем не менее за сезон береговые лежбища посещают тысячи животных, а в условиях глобального потепления климата и смягчения ледового режима роль и значение берега в годовом цикле байкальской нерпы увеличилась (Petrov et al. 2021; Петров и др. 2021).

Описанию поведения ушастых тюленей (Otariidae) на береговых лежбищах посвящено много публикаций, но изучались, главным образом, их сексуальные, репродуктивные и родительские отношения (Jacobs et al. 2008; Gerber et al. 2010; French et al. 2011; Bohórquez-Herrera et al. 2014). О поведении настоящих тюленей (Phocidae) известно значительно меньше, причём львиная доля публикаций относится к северному морскому слону *Mirounga angustirostris* Gill, 1866 (Christenson, Burney 1978; Voeuf et al. 2011) – весьма далёкому от байкальской нерпы виду. «Мирное» поведение других видов настоящих тюленей на береговых лежбищах описано фрагментарно. Например, указывали, что поведение островного тюленя (*Phoca vitulina insularis* Allen, 1902) и ларги (*Phoca largha* Pallas, 1811) на Командорских островах практически ничем не отличается (Лисицына, Бурдин 2006). Эти тюлени очень чуткие и занимают удалённые от берега камни и бенч, а при малейшей опасности «скатываются» в море. Во время прилива их лёжки постепенно затапливаются, и тогда тюлени, не ушедшие в море, сначала лежат на боку с приподнятыми вверх головой и сложенными вместе задними лапами. Потом в более глубокой воде они принимают позу, прекрасно их маскирующую, – погружают в воду передний и задний конец тела, оставляя на поверхности круглую пятнистую спину, похожую на окатанный валун (Лисицына, Бурдин 2006). В монографии о ларге в разделе «Комфортное поведение» И. В. Волошина описала её позы сна на твёрдом субстрате и в воде, позы почёсывания, дефекацию на твёрдом субстрате, ориентировочные реакции на берегу, а также оборонительные реакции на суше и в воде (Волошина 2007), которые вряд ли подходят под понятие «комфорт».

Публикаций о поведении близкородственных видов тюленей (нерп: кольчатой *Phoca hispida* Schreber, 1775, ладожской *Pusa hispida ladogensis* Nordquist, 1899, сайменской *Pusa hispida saimensis* и каспийской *Pusa caspica* (Gmelin, 1788) мы не нашли, за исключением малоинформативных тезисов, в которых затрагивается агонистическое поведение ладожской кольчатой нерпы (Агафонова и др. 2003), и оценивается уровень осторожности этого вида (т. е. доли ориентировочных реакций и отдыха в бюджетах активности, без цифровых данных) (Агафонова, Соколовская 2018а, б). Поведение байкальской нерпы на береговых лежбищах, в сущности, также не описано (Иванов 1938; Петров 2009); единственная публикация по теме, написанная на основе анализа видеоматериалов, дала общую картину поведения нерп

на лежбище на о-ве Долгий, но не смогла отразить всё многообразие темы (Petrov et al. 2022)¹.

В литературе по этологии чаще упоминают комфортное поведение, как синоним «мирного» времяпрепровождения (поведения), однако, это не одно и то же. **Комфортное поведение** обеспечивает устранение состояния дискомфорта, которое возникает по разным причинам – в результате антисанитарного состояния тела (в данном случае паразиты, травмы); неравномерной нагрузки отдельных частей тела, возникающей при продолжительном однообразном положении тела; влияния неблагоприятных погодных явлений и в результате социальной активности животных (Фабри 2003). Под **«мирным» времяпрепровождением (поведением)** мы понимаем практически все поведенческие паттерны, не относящиеся к агрессивному поведению. Таким образом, комфортное поведение, направленное на получение удовольствия через обустройство своего удобства, является составной частью «мирного» поведения. Исследование, игра, передвижение, даже праздное времяпрепровождение (idle) на лежбище гренландского тюленя (*Pagophilus groenlandicus* Erxleben, 1777) не отнесены к комфортному поведению (Kovacs, Innes 1990). Из 11 форм поведенческих реакций животных, выделяемых этологами (Теребова, Лапшин 2016), пять можно отнести к «мирному» времяпрепровождению. Это комфортное поведение (терморегуляция, выделение, поддержание чистоты тела), исследовательское, игровое, сон и социальное поведение, в частности, общение между особями посредством различных сигналов. Логично предположить, что байкальские нерпы выходят на лежбища не только ради завершения линьки, но и чтобы отдохнуть и выспаться. Релаксационная функция береговых лежбищ в кратком виде описана (Petrov et al. 2022).

Цель настоящей работы – составить этограмму и дать подробное описание наиболее часто наблюдаемых элементов «мирного» – то есть заведомо не относящегося к агрессивному – поведения нерпы на летних лежбищах, которое (так же как агрессивное) является основным элементом группового (социального) поведения животных и выполняет важную социальную функцию.

Материалы и методы

Основным методом изучения поведения животных в дикой природе являются полевые наблюдения. Для нашего исследования мы использовали видеоматериалы, полученные в течение 2011–2021 гг. на одном из главных лежбищ байкальской нерпы, расположенном на северном конце о-ва Долгий (Ушканьи острова, оз. Байкал). Методика проведения видеосъемок подробно описана (Пастухов, Фиалков 2011; Фиалков и др. 2013), а физико-географическая характеристика района исследования и описание лежбища даны в работе (Купчинский и др. 2021). Съемка проводилась ежедневно с 6 до 21 ч независимо от погодных условий. Видеосъемка первоначально предназначалась для показа по интернету в режиме онлайн (<http://bm.isc.irk.ru>), она осуществлялась в разных режимах, но чаще всего объектив камеры двигался от одного края лежбища к другому, снимая преимущественно панорамные виды. Продолжительность видеозаписей составила тысячи часов (около 800–1000 часов за один сезон), и они послужили материалами для других публикаций. Но в данном случае мы использовали только сцены, снятые крупным планом, т. е. 1–3-х минутные эпизоды, общая продолжительность которых составила около 105 ч, а общая численность

¹ В цитируемой работе допущена ошибка в названии острова, он назван Тонкий, но правильное название – Долгий.

животных, участвующих в этих сценах – несколько сотен (точнее сказать нельзя, поскольку какие-то особи попадали в кадр неоднократно). Изучение видеоматериалов проводили методом срезов – значимые сцены поведения нерп переводили в стоп-кадры и анализировали.

При анализе материалов мы опирались на методические рекомендации (Попов, Ильченко 1990; Емельянов, Гусев 2007). Поскольку поведение нерп зависит от характера субстрата, при анализе мы выделяли две экологические разности – отдельно проводили анализ поведения нерп на окружённой водой скале под названием Камушек, имеющей относительно плоскую поверхность большой площади, на которой одновременно могли поместиться до 50 особей, и поведения нерп на небольших скалах (камнях), выступающих из воды в литоральной зоне и служащих субстратом для небольшого количества животных (рис. 1). Эти камни чаще всего малопригодны для длительного времяпрепровождения, во всяком случае неудобные для лежания в силу своего рельефа. При обработке материала, где было возможно, использовали стандартные методы вариационной статистики (Exell). В тексте приведены m_x – среднее арифметическое значение, $\pm SE$ – стандартная ошибка, и n – количество измерений или животных.

Результаты и обсуждение

В результате исследований мы составили этограмму «мирного» поведения байкальской нерпы, включающую 16 основных позиций: 1. Плавание, исследовательское поведение. 2. Вылезание на субстрат. 3. Сон (в положении лёжа, глаза закрыты). 4. Отдых без сна (покой) (в положении лёжа, глаза обычно зажмурены). 5. Ориентация (расположение) на лёжке. 6. Сканирование. 7. Чесание собственного тела. 8. Чесание сородича, соседа по залёжке. 9. Потягивание (растяжка тела). 10. Зевание. 11. Использование других животных и посторонних предметов. 12. Игровое поведение. 13. Поведение, связанное с терморегуляцией. 14. Добровольный уход с лёжки в воду. 15. Отряхивание (стряхивание излишков воды). 16. Демонстрации намерений. Ниже приведена характеристика каждого из перечисленных паттернов, многие из которых обычно относят к комфортному поведению. К. Э. Фабри подчёркивал, что комфортное поведение служит уходу за телом животного и может рассматриваться как ритуал манипулирования (с той разницей, что объектом манипулирования является не посторонний предмет, а собственное тело) (Фабри 2003). Фабри выделяет такие категории комфортных движений как очищение тела, потряхивание, почёсывание, катание по субстрату, купание (в воде, песке и т. д.), однако сон, отдых рассматривает отдельно.

1. Плавание и исследовательское (поисковое) поведение. Поисковое поведение нерп начинается, когда животное, находящееся в акватории озера, «принимает решение» отправиться к местам отдыха, к берегу. На наших материалах видно, как одиночные или в составе небольших разреженных групп животные приближаются к острову «с моря». В пределах видимости камеры они обычно спокойно плывут в поверхностном слое воды, совершая кратковременные (на несколько первых десятков секунд) и мелководные ныряния, преодолевая отрезки пути между ныряниями в надводном положении. Подойдя к периферии лежбищного участка (дно уже хорошо просматривается), нерпы довольно долго и внимательно осматривают (сканируют) дальние (морские) камни, курсируя вдоль береговой линии на большом удалении (до 100 м). Потом отдельные особи проникают на лежбищный участок и также основательно изучают камни и скалы, спокойно плавая между ними.

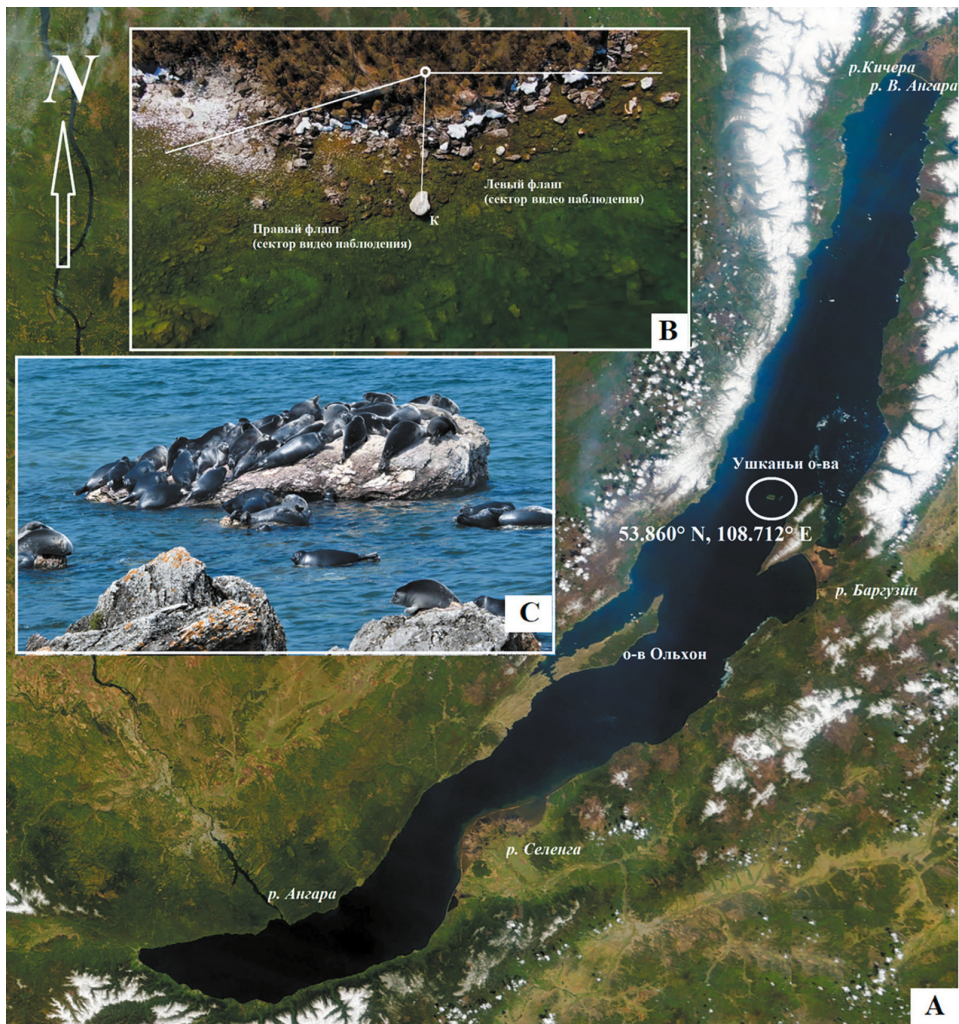


Рис. 1. Озеро Байкал: А – местоположение Ушканьих островов (в кружке; sputnik.irk.ru); В – лежбище на северо-западном мысу о-ва Долгий, на котором велась видеозапись (обозначены сектора видеонаблюдения, скала Камушек, место установки камеры) (фото БПЛА с высоты 100 м); С – скала Камушек и несколько камней меньшего размера, вид с северо-восточной стороны (фото К. М. Иванова).

Fig. 1. Lake Baikal: А – Location of the Ushkan Islands (circled; sputnik.irk.ru); В – view of the haul-out site on the northwestern cape of Dolgiy Island, where the video was recorded (video angles, Kamushek rock, camera installation site are noted) (UAV photo at a height of 100 m); С – Kamushek rock and several smaller rocks, viewed from the northeast side (photo by K. M. Ivanov).

Вынырнув, нерпа осматривает небольшой сектор перед собой и снова ныряет, в 2–3 м снова выныривает и осматривается и так далее. Но, если нерпа выныривает столбиком (с глубины, то есть когда нерпа приплыла под водой), она осматривается, поворачиваясь на 360°. Нерпа никогда не вылезет на камень, предварительно не обследовав облюбованное место особо тщательно, если на камне ещё нет сорочичей. С этой целью она не спеша оплывает камень, а если он высокий, то старается заглянуть на него с верхней точки, для чего принимает вертикальное положение, вытягивая шею и высовываясь из воды иногда на $\frac{3}{4}$ длины тела (бывает виден пупок).

После окончательного выбора места нерпа начинает вылезать на камень (завершающая фаза этой формы поведения).

2. Вылезание на субстрат всегда происходит с приложением физической силы, а потому успех этого действия определяется, кроме прочего, и физическими параметрами особи. Самое замечательное в этом процессе – не использование передних конечностей (что сохраняет когти для более важных занятий в зимний период) (Petrov et al. 2022). Нерпа выбирается на облюбованное место толчками всего тела и с помощью интенсивной «работы» задних конечностей. Помогают этому процессу демпфирующая функция подкожного жира, а также жёсткие волосы, удерживающие тело нерпы на покатой поверхности (рис. 2С). У нерпы, выбравшейся на камень, обычно учащённое дыхание, как следствие физической работы, но одновременно нерпа, скорее всего, обнюхивает место лёжки и соседей, стремясь их опознать (во всяком случае нерпа глубоко дышит, что видно по широко открываемым ноздрям). Выбравшись на камень, нерпа некоторое время устраивается на нем – либо сразу



Рис. 2. Позы спокойного отдыха (А), характерный рельеф камня, используемого нерпами для залегания (В), пример залёжки на труднодоступном камне (С), поза «поплавка» (D), залегание на полузатопленной скале сложного рельефа (E) и залегание в полуводе на затопленном субстрате (F) (стоп-кадры 2014 и 2020 гг.).

Fig. 2. Postures of calm rest (A), characteristic rock relief used by seals for haul-out (B), an example of a haul-out on a hard-to-reach rock (C), a “float” posture (D), hauling-out on a semi-submerged rock of complex relief (E) and hauling-out in shallow water on a submerged surface (F) (freeze frames, 2014 and 2020).

укладывается, принимая удобную позу для продолжительного лежания, либо – если позволяют размеры камня – перемещается по камню, выбирая место, например, на вершине Камушка (наиболее спокойное место) или ближе к краю (наиболее удобное для побега место).

Места залегания нерп по комфорту разные. Плоские поверхности редки, большинство камней сложного рельефа, «ноздреватые», с острыми гранями и небольшой площади (рис. 2). Нерпе почти всегда требуются усилия, чтобы выбраться на камень, а иногда, и чтобы удержаться на нем. Тем не менее, когда к лежбищу приходят много нерп (привал), все камни оказываются занятыми. Как нерпа достигает намеченной цели во многом зависит от уверенности в себе (которая отражает статус животного), от психологического типа особи (Petrov et al. 2022). Существование индивидуальных различий в поведении тюленей выявлены у диких серых тюленей (*Halichoerus grypus* Fabricius, 1791), в неволе – у обыкновенного тюленя (*Phoca vitulina* Linnaeus, 1758) и у калифорнийского морского льва (*Zalophus californianus* Lesson, 1828) (De Vere 2018). Наблюдения за несколькими особями с «метками» (шрамы на теле) показали, что байкальские нерпы, улежавшиеся на камне, до схода в воду по собственному почину проводили на нём от 30 до 370 мин, в среднем более 3 ч ($173 \pm 33,2$ мин, $n = 12$). Случаи, когда нерпа, выбравшись на камень, почему-то не остаётся на нем, а уходит сразу или почти сразу, и когда нерпы, занявшие вершину Камушка, лежат там по полдня, не учитывали.

3. Сон. Регулярный сон является абсолютно необходимым для всех млекопитающих. В данном случае под сном мы понимаем более или менее продолжительное лежание нерпы в одной и той же позе; такое состояние – самый часто наблюдаемый элемент поведения байкальской нерпы на берегу. Сну предшествует подготовка: нужно убедиться в безопасности окружения, подыскать для сна подходящее место и уместиться (то есть принять удобную для конкретных условий лёжки позу).

Многие ластоногие (Pinnipedia), как социальные животные, часто спят вповалку, наваливаясь друг на друга, но для байкальской нерпы подобное поведение не характерно. Его можно наблюдать только при массовом подходе нерп на лежбище (во время привалов), когда мест для лежания недостаточно, и только в крупных залёжках, занимающих относительно большие площади (Камушек, каменистый берег). Но и в этих условиях так спят около 2% животных ($n = 736$), в основном ограничиваясь использованием соседа в качестве «подушки» (рис. 3А, 3D).

Явно предпочтительной позы сна мы не выявили (рис. 3, 4). На относительно плоском и большом Камушке 34% спокойно отдыхающих нерп (по крайней мере, периодически спящих) лежали на животе ($n = 736$), а на каменистой литорали и отдельных камнях сложного рельефа в такой позе лежали только 22% ($n = 443$). На правом боку, когда, как правило, голова не касается субстрата, передние лапы прижаты к телу, задние – вытянуты, реже сомкнуты в «замок», предпочитали лежать, соответственно, 27 и 36% особей, а на левом боку – по 26%.

В расслабленной позе на спине (передние лапы раскинуты в стороны, тело вытянуто) отдыхали всего 4.6% и 3.6% нерп. Это, пожалуй, самая опасная для нерпы поза – в случае необходимости нерпа не может быстро перевернуться и убежать, да и возможностей для сканирования обстановки меньше.

Для сравнения, частота использования основных поз отдыха (сна) секачей сивуча примерно такая же, как у байкальской нерпы. Чаще всего они отдыхают, лёжа на животе в двух позах, реже – лёжа на боку (также в двух вариантах), и совсем редко – лёжа на спине (Крупина, Мамаев 2006). Ларга Японского моря проводит



Рис. 3. Позы сна (отдыха) байкальской нерпы. А – в плотной залежке на Камушке; В – в разреженной залёжке на Камушке; С – на отдельных камнях; D – на камне среднего размера: на боку (2, 7, 7а, 9, 10), типичная поза спящего сеголетка (5), на спине (1), с опорой для головы (8), задние ласты остаются в воде (4) или навесу (7); E – на периферии Камушка (стоп-кадры 2012, 2014 и 2017 гг.).

Fig. 3. Postures of sleep (rest) of the Baikal seal. A – in a dense haul-out on the Kamushek rock; B – in a sparse haul-out on the Kamushek rock; C – on separate rocks; D – on a medium-sized rock: on its side (2, 7, 7a, 9, 10), typical sleeping posture of an underyearling (5), on its back (1), with a support for the head (8), rear flippers remain in the water (4) or canopy (7); E – on the periphery of the Kamushek rock (freeze frames, 2012, 2014 and 2017).

на берегу по 2–3 дня, её позы сна, судя по описанию, заметно отличаются от поз байкальской нерпы. Выделены позы (Волошина 2007): **1.** На боку – передние ласты вытянуты вдоль тела, задние сложены в «замок» (байкальская нерпа редко спит со сложенными задними ластами). **2.** На боку вниз головой – тюлень свисает с камня головой и хвостом, ласты расправлены (в такой позе отдыхают 60–67% зверей, а у байкальской нерпы – в единичных случаях). **3.** На животе – голова поднята, передние ласты прижаты к телу, задние соединены и чуть приподняты (30–35%) (у нерпы голова и задние ласты чаще лежат на субстрате, иногда голова остаётся навесу (рис. 3С)). **4.** Серповидная – голова и задние ласты максимально подняты над субстратом, глаза закрыты (у нерпы практически не наблюдается). **5.** На спине – голова лежит на субстрате, передние ласты прижаты к телу, задние плотно сомкнуты (1–2%), байкальская нерпа на спине спит чаще, но несколько в другой позе.

Довольно большое количество нерп отдыхали в промежуточных (между указанными) позах – на Камушке почти 9%, на других камнях – 11%, что определялось неровностью субстрата. Совершенно ясно, что позы сна (отдыха) определяются в первую очередь рельефом поверхности, плотностью нерп в залёжке, а также

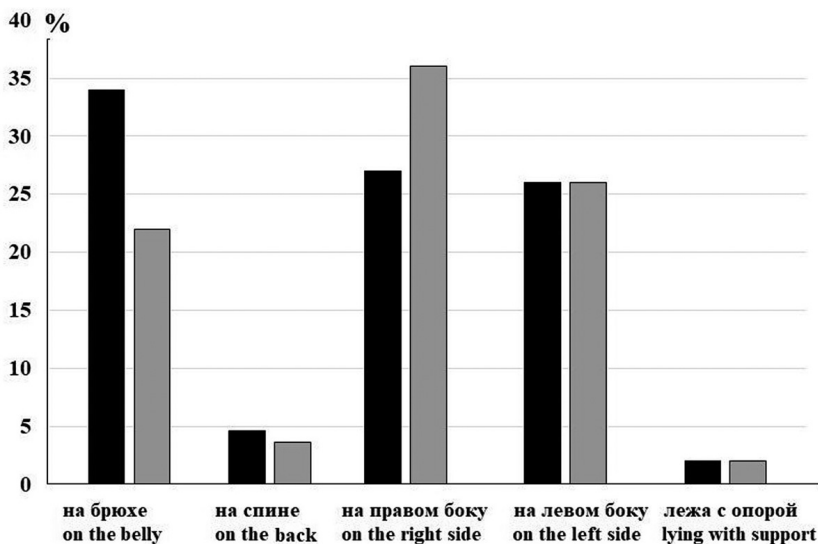


Рис. 4. Частота поз, спящих (отдыхающих) байкальских нерп, залегающих на Камушке (черные столбики), и на камнях небольшой площади (серые столбики), по данным видеонаблюдений.

Fig. 4. The frequency of sleeping (resting) positions of Baikal seals lying on the Kamushek rock (black columns) and on smaller rocks (gray columns) according to video observations.

временем, проводимым нерпой на субстрате. Выбравшиеся на субстрат нерпы долго устраиваются, ворочаются, стараясь принять наиболее удобную позу, очевидно, исходя из рельефа и безопасности. В идеале в такой позе отдельные особи могут находиться несколько часов (в отсутствии конкурентов и опасности), почти не шевелясь, однако, не забывая периодически осматриваться. Бывает, что нерпы принимают весьма замысловатые позы, как по собственному почину, так и приспособляясь к неровной поверхности субстрата. Например, нерпа в центре кадра (рис. 3В) демонстрирует редко встречающуюся позу – спит на левом боку со сложенными «на груди» лапами. На рис. 3Е худой взрослый самец безмятежно спит совершенно в необычной позе. Зафиксировать продолжительность сна по нашим видеозаписям практически невозможно, но максимальное время пребывания отдельных особей на лежке в спокойном положении превышает 10 ч (почти весь световой день). Известно, что тихоокеанские обыкновенные тюлени *Phoca vitulina richardsi* (Gray, 1864), находясь на воде, 69% своего времени спят и 12% времени проводят в состоянии бдительности; но, находясь на прибрежных участках, в состоянии бдительности они проводят больше времени (Sullivan 1979).

Крепче всех спят нерпы, залегающие на вершине Камушка, а также на отдельных камнях, на которых могут поместиться 1–2 крупные нерпы, поскольку таких животных другие особи беспокоят нечасто. В районе лежбища на воде часто можно наблюдать нерп, спящих в положении «столбиком» или «поплавка», при котором тело расположено вертикально в воде, голова, торчащая над водой, убрана в «кожно-жировой мешок», дрейфующее тело удерживается в таком положении за счёт вялых движений задних ластов, но и передние лапы изредка шевелятся (рис. 2D). В таком положении нерпа может спать более 40 мин, а сон бывает очень крепким, о чём свидетельствует случай, когда с борта судна заметили «пльвуна» (т. е. погибшую нерпу), который при попытке подтянуть его багром к борту лодки, метнулся в сторону и нырнул.

4. Отдых без сна (положение покоя) трудно отличить от сонного состояния, поскольку у нерпы глаза закрыты (прикрыты) и в том, и в другом случае (по физиологическим причинам). Отдыхающие, так же как и спящие нерпы, часто лежат в очень неудобных местах (с нашей точки зрения) и вынуждены принимать самые разные позы (рис. 2). Особый случай – использование в качестве субстрата для лежания камней, в той или иной мере затопленных водой (вплоть до полного затопления) (Petrov et al. 2022). Времяпрепровождение на них не выглядит полноценным отдыхом (сном) – тело нерпы может качаться на зыби, нерпе нередко приходится прикладывать определённые усилия, чтобы удерживаться на камне. Однако и от такого времяпрепровождения нерпы явно получают удовольствие (нежатся, потягиваются, жмурятся). К тому же в такой позе у нерп, вероятно, не возникает опасность перегрева. Не совсем понятны мотивы, которыми руководствуется животное, принимая решение залечь в столь неподходящих (как нам представляется) местах. Но частично в воде нерпы лежат, не только когда все сухие места заняты. Находясь нередко наполовину в воде, нерпы чаще всего принимают характерную позу: лёжа на боку, они приподнимают голову и задние лапы (обычно замкнутые в «ключ») (рис. 2F), но не настолько высоко, как это делают ларги при «серповидной» позе (Волошина 2007). Очевидно, что оберегание задних конечностей от намокания, имеет терморегуляторное значение.

По визуальной оценке, сон и отдых у байкальской нерпы занимают значительную часть «лежбищного» времени – для этого, собственно, нерпы и выбирают берег. Но даже при самом глубоком сне нерпа периодически на несколько секунд поднимает голову и осматривается (смотрите ниже). У взрослых самок серого тюленя на отдых приходилось 86–90% времени, проводимого на репродуктивном лежбище, при этом комфортное поведение занимало всего 1% времени (кормление 2–4%, уход за щенком 1%, движение 1–4%, сексуальные – 1% (Andersen, Harwood 1985). У самок южного морского слона (*Mirounga leonina* Linnaeus, 1758) отдых занимал 82% бюджета времени, кормление – 12% (McCann 1983). Нас настораживает в этих бюджетах ничтожная доля, приходящаяся на агонистические и сексуальные взаимоотношения (по 1% у обоих видов). Но и кормящие самки сивуча (*Eumetopias jubatus* Schreber, 1776) на береговом лежбище проводили в отдыхе 74% бюджета времени (а самка без потомства – 92%), и только около 4–6% времени заняло комфортное поведение (17% занимал уход за щенком) (Metrick 1987). Чем отличается комфорт от отдыха, не объясняется.

5. Ориентация (расположение) животных на лёжке. Положение тела улежавшихся нерп зависит от нескольких обстоятельств, главное из которых – размер субстрата. На небольших камнях большинство нерп при любой ориентации оказываются головой к воде. Если площадь лёжки большая, то главным обстоятельством становится первенство в залегании. Так, нерпы, первыми попавшие на Камушек, как правило, занимают его вершину и ложатся рядом головой к краю (к воде), чтобы проще было его покинуть. Прибывшие позже довольствуются «вторым ярусом», и ориентация головы может быть разной; нерпы, выбравшиеся на Камушек последними, остаются на периферии, по низкому краю, и, как правило, лежат, уткнувшись головой в верхних соседей. Однако так поступают не все. Есть особи, которые, очевидно, в силу своего «психотипа», стремятся пробраться наверх, иной раз буквально по головам сородичей, вызывая недовольство и беспокойство значительной части залёжки. На фоне отдыха нерпы попутно принимают «солнечные ванны», для чего лежащие нерпы периодически меняют положение, подставляя разные участки

тела солнечным лучам. Большинство нерп на Камушке лежат боком (реже спиной) к солнцу. Такое поведение можно отнести к терморегуляторному, однако оно имеет место быть и в пасмурную погоду, в условиях нейтральных температур.

По наблюдению, даже после незначительного испуга и схода нерп в воду, первыми к камню возвращаются молодые особи (массой до 30 кг), они обследуют Камушек, плавая вокруг, часто резко со всплеском ныряют, будто чего-то испугавшись (возможно, это игровое поведение), пытаются выбраться на сушу, но, если это им удаётся, не сразу остаются на камне – не улежавшись, они вскоре уходят в воду. Так повторяется несколько раз. Животные большего размера возвращаются следом за мелкими особями и почти сразу начинают выбираться на лёжки.

Известно, что тюлени отдыхают и вдали от берега, на открытой воде. Может ли отдых в море заменить отдых на суше? Показано, что 25% серых и 8% обыкновенных тюленей отдыхают в море, проводя за этим занятием более 5% своего времени, из чего авторы исследования делают вывод, что в определённой степени время, проведённое в море и на суше, взаимозаменяемо (Russell et al. 2015). Тем не менее, очевидно, что отдых на суше должен выполнять особую функцию, иначе нет веских причин прерывать добычу пищи в открытом море и совершать порой дальние заплывы, чтобы попасть на берег.

6. Сканирование. Под этим термином понимают любое движение тюленя, увеличивающее его поле зрения (Terhune 1985). У байкальской нерпы сканирование окружающей обстановки сопутствует отдыху (сну) животных, но и прерывает его, то есть эти два паттерна поведения несовместимы. При сканировании чаще всего используется зрение, но иногда нерпа вынуждена немного менять положение тела, чтобы опять-таки лучше разглядеть объект (явление), вызвавший тревогу или любопытство животного. Во время сканирования тюлень в большей или меньшей степени вытягивает шею и поднимает голову, поворачивает её в ту или иную сторону, или даже приподнимает переднюю часть тела и поворачивает голову в разные стороны (рис. 5). Благодаря гибкости шейного отдела, нерпа может осмотреться не только по сторонам, круто поворачивая шею вправо или влево, но и лёжа на животе, заглянуть за спину. Для этого ей приходится задирать голову настолько, что теменная часть почти касается лопаточной области спины. Нерпа может смотреть и «через плечо»: повернув голову вправо, видеть, что творится за спиной слева, и наоборот. Когда на Камушке много нерп, можно наблюдать забавную позу «сидение в кресле» (рис. 5).

По наблюдениям днём, лежащий на Камушке на левом боку самец (массой 40–50 кг) в состоянии «дремоты» (полусна), за 120 с приподнял голову и осмотрелся 19 раз (0.158 раз/с или через каждые 6.3 с). Другая нерпа близкого размера в течение 90 с, не меняя положения тела, подняла голову и осмотрелась 14 раз (0.156 раз/с или через каждые 6.4 с). Осмотру подвергались, как береговая линия, так и водная поверхность, в последнем случае нерпе приходилось приподнимать и запрокидывать голову к спине. Другая особь того же размера, но имеющая ограниченный обзор, поскольку лежала за сородичем, за 180 с осмотрелась только 9 раз (0.05/с или через каждые 20 с), очевидно, полагаясь на бдительность соседа. И всё же такая модель поведения считается отдыхом и/или сном.

Заметив (услышав, учуяв) нечто необычное на берегу, нерпа поднимает голову и начинает осматриваться. Прежде чем принять решение, нерпа может 5–10 с смотреть в одну точку (не меняя положения головы). В другом варианте поведения животное замечает нечто необычное и оценивает его опасность практически одно-



Рис. 5. Зрительное сканирование обстановки: А – поза «сидение в кресле», В – оглядывание через левое плечо, С – оглядывание через правое плечо, внимание на задний план, D – сильный изгиб шеи (1) и другие позы, E – две нерпы удостоверятся в наличии опасности с берега, F – загиб шеи, взгляд за спину (стоп-кадры 2014 и 2017 гг.).

Fig. 5. Visual scanning of the situation: A – “sitting in an armchair” posture, B – looking over the left shoulder, C – looking over the right shoulder, attention to the background, D – strong bending of the neck (1) and other postures, E – two seals verify the presence of danger from the shore, F – bending the neck, looking behind the back (freeze, 2014 and 2017).

временно, очень быстро. В обоих случаях ориентировочно-исследовательская часть поведения завершается активным бегством животных в воду. Прибавим, что тюлени, в том числе и байкальская нерпа, часто одновременно покидают лежбище предположительно потому, что одни особи реагируют на поведение соседей, возможно, благодаря сигналам тревоги, мгновенно запускающим защитно-оборонительные поведенческие стереотипы (Sullivan 1979; Terhune, Almon 1983). Но байкальские нерпы одновременно покидают лежбище не только для того, чтобы избежать опасности. Периодически, обычно ближе к ночному времени, они уходят с лежбища в неизвестном направлении без видимой на то причины.

Тюлени, отдыхающие в составе крупных залёжек, имеют преимущество в виде сокращения времени, затрачиваемого на сканирование (в расчёте на особь), что в итоге повышает бдительность всей группы, гарантируя каждому индивидууму лучшую защиту от опасности, по сравнению с одиночным животным. Одновременно

высвобождается время на другие формы поведения (того же сна). Обыкновенные тюлени в составе больших групп на сканирование тратили от 82% до 27% своего времени с интервалом между сканированиями, составляющим в среднем 20 с. Однако групповое залегание на лёжке имеет и отрицательные стороны. Скученность, кроме очевидного неудобства поз для отдыха и сна, значительно увеличивает уровень беспокойства самих членов этой группы – животные не могут спокойно спать, поскольку любое шевеление одного соседа вызывает реакцию других. В случае паники скученность затрудняет и замедляет сход животных в воду, особенно если они залегают непосредственно на берегу, далеко от уреза воды.

Упомянутые выше особи, кроме осмотра местности, одна за 90 с 2 раза потянулась и расправила задние лапы, 3 раза почесала морду (одним и двумя лапами) и 1 раз зевнула; другая за 180 с 2 раза потянулась, 3 раза зевнула и 6 раз совершила агрессивные действия в адрес соседа (в том числе угрожающий выпад головой). Такое поведение трудно назвать полноценным отдыхом. Байкальская нерпа, спящая на краю Камушка, поднимала голову не менее 4–5 раз в 1 мин и реагировала на шумы, создаваемые водой. Другая нерпа в позе сна поднимала голову каждые 10–11 с, третья – осматривалась каждые 16 с (Petrov et al. 2022).

7. Чесание собственного тела в физиологическом смысле служит для снятия ощущения зуда, возникающего в какой-то части тела, вызванного эктопаразитами (в частности, известны вши *Echinophthirius horridus* var. *baicalensis* Ass, паразитирующие на коже (Иванов 1938)), или другими, не столь очевидными причинами.

Для чесания используются, главным образом, передние лапы, которые у нерпы довольно короткие, но благодаря подвижности лопаточно-плечевого пояса (и шейного отдела) и гибкости тела, нерпа может достать лапой почти до любого участка туловища (рис. 6). Чесание (почёсывание) – самый часто наблюдаемый элемент активного поведения байкальской нерпы на берегу. Чаще всего нерпа чесала себя в области головы (52% зарегистрированных актов, $n = 100$), причём на морду (нос, «мырку») приходилось 27% чесаний, на лоб и верх головы, соответственно, 6 и 4%, и на затылок («за ухом») – 15%. На шейный отдел направлено 32% чесаний (19% – на шею со стороны спины, и 13% – на горло и подбородок), и совсем мало (8%) – на остальное туловище, включая подмышки (2%), области живота (4%), груди (1%) и спины (1%). Ещё 8% всех чесаний – это почёсывания передних лап друг о друга (когда нерпа одним передним лапой чешет ладонь или тыльную сторону кисти другого лапы). В предыдущей работе (Petrov et al. 2022) даны несколько иные оценки, в частности из 104 зарегистрированных актов чесания собственного тела на голову пришлось 71% чесаний (36% на нос и «мырку», 19% – на затылок и 16% – на лоб). Шее были адресованы только 7% чесаний, остальные участки тела (плечо, лопатка, крестец, грудь и бока) чесались редко (5–2%), и только почёсывание «руки об руку» наблюдалось столь же часто (7%), как указано выше. Поскольку, как интенсивность (частота) чесаний, так и адресация чесаний на тот или иной участок тела зависят от ряда обстоятельств (прежде всего, от интенсивности заражения эктопаразитами, численности животных с ранами и кожными заболеваниями, а также от физиологического состояния животных/линька), то в разные годы мы будем иметь разную картину.

Чесание собственного тела отмечено и для других настоящих тюленей, но весьма фрагментарно. Например, в отношении ларги сведения ограничиваются утверждением, что при сухом волосяном покрове она передними лапами чешет морду, бока, а задние лапы почти не принимают участия в почёсывании (у байкальской нерпы

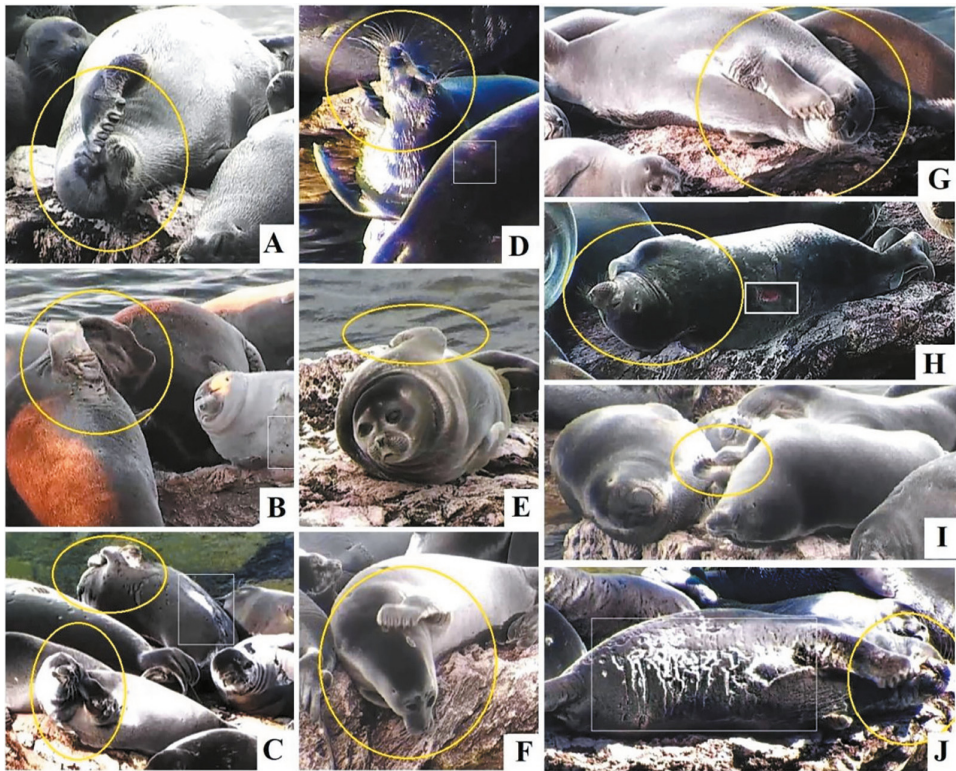


Рис. 6. Некоторые разновидности чесания собственного тела у байкальской нерпы: А, G – чесание морды (мырки, носа); В, С – чесание затылка; D, H, J – чесание шеи и нижней челюсти; E – чесание спины; F – чесание шеи со стороны спины; I – чесание «рука об руку»; в белых квадратах – ранения и болячки на теле (различного генезиса) (стоп-кадры 2017, 2020, 2021 гг.).

Fig. 6. Some types of body scratching in Baikal seals: A, G – scratching the muzzle (nose); B, C – scratching the back of the head; D, H, J – scratching the neck and lower jaw; E – back scratching; F – scratching the neck from the back; I – scratching “hand in hand”; injuries and sores on the body (of various genesis) are marked by white rectangles: (freeze frames, 2017, 2020, and 2021).

они никогда не используются), и что почёсывание – это уход за шерстью и кожным покровом на воздухе (Волошина 2007). Возможно, «самочесание» можно рассматривать как уход за кожно-волосным покровом. Однако волосной покров у настоящих тюленей, по крайней мере, у байкальской нерпы, не нуждается в особом уходе. Короткие волосы смазаны секретом сальных желёз, они относительно гидрофобные, и, по сути, всегда чистые². Даже во время интенсивной линьки байкальские нерпы редко демонстрируют поведение, которое обычно интерпретируют как движения телом, ускоряющее выпадение отмерших волос, или для удовлетворения необходимости почесать большие участки тела. К тому же в отличие от той же ларги, байкальская нерпа не испражняется на лежбищах (но мочеиспускание наблюдается). Фекалии

² Весной 1993 г. в северной части Байкала нерповщики добыли с плавающих льдов несколько щенков-сеголеток, обычных по экстерьеру, но сильно испачканных «нефтепродуктами». Тогда этот уникальный случай мы рассценили как результат какого-то антропогенного воздействия. Позже на Байкале нашли источники и зафиксировали выбросы нефти со дна озера, и стало ясно, что нерпы «выкупались» в одном из углеводородных пятен, достигших поверхности. 7 июля 1993 г. такую же запачканную нерпу мы наблюдали на береговом лежбище Ушканьих островов.

нерп в большом количестве обнаруживаются на дне на лежбищных участках около мест залегания. У ларги после 2–3 ч сна на лежбище происходит дефекация, при этом тюлени часто бывают перепачканы экскрементами (Волошина 2007).

8. Чесание сородича, соседа по залёжке у животных, живущих группами, распространено широко (Фабри 2003). Этот самый типичный способ общения байкальских нерп на лежбище напоминает уход за шерстью и кожей у наземных млекопитающих, но в данном случае, рассматривать его как элемент груминга, мы бы не стали. Взаимный груминг играет важную роль в осуществлении тактильных коммуникаций. Нерпы тоже чешут не только сами себя. Чаще они чешут (или почёсывают) соседей по залёжке. Объектами чесания чаще всего служат бока респондента, реже – крестцовая область и ещё реже – собственно спина. Чесание с умеренным давлением на кожные покровы, наблюдаемое время от времени практически у всех нерп, лежащих на твёрдом субстрате, несомненно, доставляет удовольствие респонденту, но грань между комфортным чесанием и агрессивным царапанием очень тонкая. Есть ли в подобных действиях физиологическая необходимость, или такое поведение досталось в наследство от предков, не совсем понятно. Судя по частоте применения, такое поведение имеет социальный характер и более практичные функции чесания разной интенсивности, используемые животными для достижения каких-то явных целей, мы рассмотрели раньше (Petrov et al. 2022). Почёсывания соседа присущи молодым и неполовозрелым особям, во всяком случае, взрослые самцы (секачи, аргалы) этим занятием почти не увлекаются. Вероятно, имеет значение статус индивидуума, хотя внешне яркого выражения иерархии мы не наблюдаем.

9. Потягивание (растяжка тела) у млекопитающих направлено на восстановление и улучшение кровообращения в мышцах и вызывает у животных чувство комфорта и удовольствия. Интенсивное потягивание тела наблюдается у спящих и отдыхающих нерп, у которых от продолжительного однообразного положения тела возникает и накапливается дискомфорт (рис. 7). У этих нерп тело буквально вытягивается (головной отдел вперёд, задний – назад), а задние лапы очень часто расправляются в виде веера. Случаются и другие типы потягивания, при котором нерпы демонстрируют поразительную гибкость тела.

10. Зевание нередко сопровождает потягивание тела (рис. 7А, 7С). Непроизвольный, очень глубокий вдох, обычно осуществляется с широким раскрытием пасти (расширяется полость рта и горла); затем следует резкий выдох со специфическим звуком. За счёт глубокого вдоха напрягаются мышцы шеи, рта и морды, и улучшается кровоток, в первую очередь, в головном мозге. Зевать нерпа может и без потягивания тела. Добавим, что зевание нередко относят к мимике, и что в некоторых обстоятельствах зевание выполняет роль угрожающего сигнала.



Рис. 7. Позы сна (отдыха), потягивание (растяжка тела, А, В) часто сопровождается глубокой зевотой (А, С) (стоп-кадры 2014 г.).

Fig. 7. Postures of sleep (rest), stretching (stretching the body, А, В) are often accompanied by deep yawning (А, С) (freeze frames, 2014).

11. Использование других животных и посторонних предметов. Недавно описан новый поведенческий элемент, который можно с натяжкой интерпретировать как способ ухода за телом. Нерпа, находясь в воде, чесала спину о край камня, выступающего из воды (Петров и др. 2021), вероятно, пытаясь унять зуд. Такую картину мы наблюдали только у одной особи всего два раза в течение 30 мин, поэтому такое поведение, конечно, следует считать редким. С точки зрения зоопсихологии, чесание нерпой спины о камень, скорее всего, можно рассматривать как приобретение нового навыка.

Как упоминалось ранее, при большой скученности в залёжках можно наблюдать, как одна нерпа кладёт голову на другую нерпу (словно на «подушку»), но это случается не часто. Ещё реже одна нерпа кладёт на другую задние лапы, или «обнимает» соседа передними лапами. На Камушке (в соответствии с его рельефом) при высокой плотности залегания нерпы нередко «сажаются в кресло», чтобы увеличить сектор обзора, облакачиваясь на тела соседей всей передней частью тела, при этом «лицо» всегда обращено в сторону берега (рис. 3А, 5А).

12. Игровое поведение у байкальской нерпы наблюдается только в воде, и в игре участвуют только молодые особи. У многих животных игра часто включает в себя притворные стычки и драки. Мы наблюдали необычный способ быстрого плавания крупной нерпы в поверхностном слое воды. Оно напоминало плавание дельфина с той разницей, что нерпы при горизонтальном плавании вдоль лежбища обнажали около $\frac{1}{3}$ тела, а не выпрыгивали из воды целиком. Плавание по поверхности «дельфином» очень редкое явление, возможно, это игровой элемент (рис. 8). Единственный раз на видео попала сцена, как нерпа преследовала плывущую утку (28.06.2021 г.), хотя различные водоплавающие птицы попадали в кадр достаточно часто. Чем завершилось преследование – неизвестно (объекты удалились из сектора обзора), но мы расценили этот феномен, как игру. В отличие от байкальской нерпы, ладожская нерпа довольно часто нападает на водоплавающих, но все наблюдаемые нападения были неудачными, и тюлени, напугав птиц, не повторяли попыток и не преследовали даже птенцов, и это поведение расценили как игровое (Агафонова 2008).

В литературе описано поведение байкальских нерп (в том числе взрослых) – первых в сезоне посетителей береговых лежбищ – которое можно расценить как игровое поведение (Иванов 1938), однако мы ничего подобного не наблюдали.

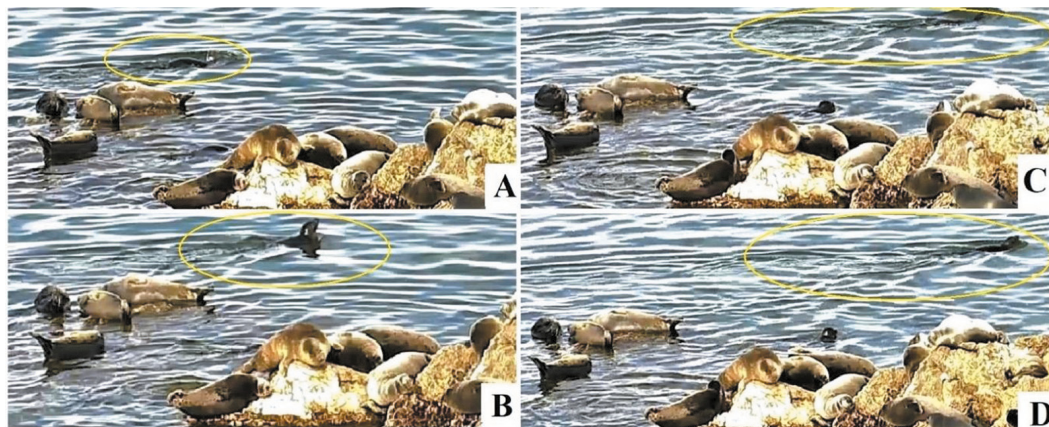


Рис. 8. Последовательные кадры плавания стилем «дельфин» (стоп-кадры июнь 2020 г.).
Fig. 8. Dolphin-style swimming (freeze frames, June 2020).

13. Поведение, связанное с терморегуляцией. Находясь длительное время на воздухе, температура которого летом и ранней осенью значительно выше, чем температура воды, нерпа может испытывать дискомфорт, чаще всего, страдать от излишнего тепла. Не говоря о соответствующих физиологических реакциях, регулирование температуры тела достигается разными способами, как правило, очень простыми. 1. **Выбор места нахождения** по отношению к солнцу (тень, солнцепёк) и ветру (вершина Камушка наиболее обдуваемое место, а лёжки на берегу – напротив, самые защищённые от ветра). 2. Периодическая **смена положения тела** относительно солнца (переворачивание с боку на бок, подставляя более холодный бок солнцу, опускание головы в воду). 3. **Расправление задних лап** (подобно вееру), или наоборот, их **смыкание** в «замок». 4. **Помахивание расправленными лапами** (как добавление к 3 – для увеличения съёма тепла). 5. **Сход в воду (купание)** – то есть покидание лёжки для смены тёплой среды обитания на более холодную. 6. **Понижение общей активности.** Все эти действия имеют физиологическую основу, но объем данной статьи не позволяет останавливаться на этом вопросе.

Часть животных залегает на более или менее затопленных камнях-лёжках. Зачастую это вынужденное поведение, обусловленное высоким уровнем воды, но нередко таких нерп можно наблюдать и при низком уровне. При этом часть тела находится в воде или омывается, и нерпа, наверное, редко испытывает перегрев, но и в этом случае она часто меняет положение тела, подставляя под лучи солнца мокрый бок. У некоторых особей сразу после вылезания на лёжку (на стадии «укладывания») наблюдается **холодовая дрожь** – начинают дрожать мышцы шеи, потом дрожь распространяется на мышцы туловища и передних лап. Дрожь наблюдали нечасто, возможно, потому что крупных планов видеосъёмки немного. Она способна за несколько минут повысить величину теплопродукции в несколько раз за счёт её прироста, возникающего при сокращении мышц (Иванов 1984; Слоним 1984).

14. Уход с лёжки в воду у байкальской нерпы обычно не вызывает трудностей. Нерпа на суше практически беззащитна, очень осторожна и боязлива – при малейшем намёке на опасность моментально убегает в воду. Но и этот поведенческий акт может быть, как минимум, двоякого рода, то есть у животного как бы есть выбор, определяемый уровнем раздражений, исходящих от биологически значимых объектов. Можно различить добровольный, относительно спокойный сход в воду, и паническое убегание от опасности (реальной или мнимой). Под **добровольным сходом** мы подразумеваем уход нерпы с лёжки, когда не понимаем причину схода. Когда нерпа сходит в воду по собственному почину, то делает это не спеша, как бы взвешивая каждое своё движение и, похоже, «нюхая воду», в которую ей предстоит попасть. Такие уходы обычно не сопровождаются лишним шумом. При этом, судя по скорости ротации залёжек, добровольные или полудобровольные сходы при «содействии» других нерп с лёжек происходят довольно часто.

Если нерпы покинули лёжки, чего-то испугавшись, то оказавшись в воде, они почти сразу выныривают и осматриваются, и, не обнаружив источник опасности (а нередко он для большинства животных остаётся неизвестным), буквально через 10–30 с начинают возвращаться на Камушек, особенно те особи, которые успели «улежаться» до бегства. Но после панического схода испуганные нерпы, отплыв от лежбищ на 10–30 м, «замирают» под водой и, выждав 1–2 мин, начинают возвращаться к своим покинутым камням. Возвращение на другие камни, находящиеся в прибрежной зоне, происходит тоже быстро. С каменистого пляжа, как эвакуация животных, так и их возвращение, происходят заметно медленнее. Практически все

наблюдаемые нами паники у байкальской нерпы были вызваны человеком, при этом у обитателей лежбища никакого «привыкания» к каким-то факторам беспокойства не наблюдали, в отличие от ладожской нерпы, у которой отмечено снижение порога реакции, например, на звук мотора (Агафонова, Соколовская 2018а). Отметим, лежбище на о-ве Долгий в летний сезон посещают многочисленные туристы, которые регулярно привносят в жизнь нерп определённый дискомфорт. В частности, почти ежедневно по несколько раз нерп спугивают, обычно они относительно быстро возвращаются, но нередко уходят с лежбища, иногда насовсем. Несомненно, слишком частый фактор беспокойства имеет негативные последствия, в том числе и в поведенческом аспекте. Например, в результате «общения» туристов с гренландскими тюленями на репродуктивном лежбище, самки тратили значительно больше времени на бдительность (сканирование) и меньше времени на кормление своих детёнышей (Kovacs, Inness 1990). Или, если тюленям не дают возможности проводить время на лежбище, то впоследствии они увеличивают время пребывания на берегу, компенсируя неиспользованное время лежания (Brasseur et al. 1996). Если портится погода (начинается дождь, расходится волна и т. п.) нерпы покидают залёжки, но далеко не сразу – дождь должен стать продолжительным и достаточно сильным, волна достаточно высокой, чтобы доставать лежащих животных, а к туманам и ветру (без волны) нерпы индифферентны.

15. Отряхивание (стряхивание) излишков воды – это поведенческие реакции, направленные на ускорение высушивания волосяного покрова. Выбираясь на сушу, нерпа редко стряхивает излишки воды с тела – с коротких волос она стекает сама, и кожно-волосяной покров очень быстро высыхает, благодаря значительному и быстрому увеличению кровотока в периферических тканях (Петров 2009). Но когда сухую нерпу, лежащую на камне, сородич обливает водой, ей это не нравится – она зажмуривается, отворачивает голову и даже меняет положение всего тела. Нерпа может стряхивать воду, не успевшую намочить волосы, приподнимая переднюю часть тела и потряхивая головой и шеей. Довольно часто можно наблюдать, как вынырнувшая нерпа вытягивает шею и интенсивно трясёт головой, напоминая этим движения человека, вытряхивающего воду из ушей. Возможно, это не только внешнее сходство – хотя ушные отверстия у нерпы во время подводного плавания надёжно закрыты, небольшое количество воды, возможно, иногда остаётся в ушных ямках, и перед открытием ушного прохода необходимо освободиться от этой воды. Сивучи, выходя из воды на сушу, также отряхиваются и/или принимают вертикальную позу, чтобы ускорить высыхание шерсти (Крупина, Мамаев 2006).

16. Демонстрации намерений у байкальской нерпы играют важную роль при агрессивном поведении (Petrov et al. 2022), однако, их можно рассматривать и как одну из сторон мирно взаимодействующих животных, поскольку цель всевозможных демонстраций – предупредить или разрешить назревающий конфликт мирным путём, то есть сохранить покой (комфорт). Примером яркой демонстрации двойного назначения являются **расправленные вибриссы** (когда вибриссы топорщатся в разные стороны). Этот часто используемый паттерн служит зрительным сигналом для респондента при агрессивном поведении, но применяется и при **знакомстве** с соседом, и при **обследовании** потенциальной лёжки. В исследовании поведения самок гренландского тюленя на лежбище (на льду) демонстрации включены в социальное поведение и выделены как одно из пяти форм мирного поведения. Ещё к таковому отнесены: праздное времяпрепровождение (*idle*), комфортные движения

(*comfort movements*), передвижение по субстрату (*locomotion*) и тревога (*alert*) (Kovacs, Inness 1990).

Заключение

Повседневное «мирное», несвязанное с агрессией, поведение байкальской нерпы на береговых лежбищах достаточно разнообразное и мало отличается от поведения других настоящих тюленей. Исходя из анализа видеонаблюдений, проведённых на одном из массовых лежбищ на о-ве Долгий (Ушканьи острова), выделены 16 базовых паттернов, из которых некоторые имеют несколько вариантов. К таковым отнесены: 1. Плавание, исследовательское поведение. 2. Вылезание на субстрат. 3. Сон (в положении лёжа, глаза закрыты). 4. Отдых без сна (покой) (в положении лёжа, глаза обычно зажмурены). 5. Ориентация (расположение) на лёжке. 6. Сканирование. 7. Чесание собственного тела. 8. Чесание сородича, соседа по залёжке. 9. Потягивание (растяжка тела). 10. Зевание. 11. Использование других животных и посторонних предметов. 12. Игровое поведение. 13. Поведение, связанное с терморегуляцией. 14. Уход с лёжки в воду. 15. Отряхивание (стряхивание излишков воды). 16. Демонстрации намерений.

Имеющиеся отличия от других видов настоящих тюленей, вероятно, связаны не только с разными размерами животных, но и с особенностями самого характера залегания байкальской нерпы на твёрдом субстрате в тёплое время года. Например, если каспийская нерпа использует песчаные пляжи, то байкальская нерпа их избегает. Если ряд тюленей на лежбищах выдерживают некую дистанцию, то нерпа этого не делает, и так далее. Свою роль, возможно, играет и факт отсутствия наземных хищников, которые могли бы напасть на тюленей вне воды (впрочем, как и летающих). Байкальская нерпа для залёжек использует почти исключительно камни и скалы, имеющиеся, как правило, в неширокой прибрежной зоне, и крупные камни (глыбы) на береговой линии, доступные нерпе при высоком уровне воды. Непосредственно на коренной берег нерпы не выходят, за исключением островных лежбищ. Отсюда и некоторые различия в поведении тюленей.

Благодарности

Авторы благодарят технический персонал музея, обеспечивающий проведение видеосъемок на Ушканьих островах и их архивацию.

Работа выполнена на бюджетное финансирование в рамках проекта № 121032900077–4 «Экологическая диагностика изменений некоторых элементов биогеоценозов территории Восточной Сибири».

Литература (References)

- Агафонова Е. В. 2008. Некоторые аспекты взаимоотношений ладожской кольчатой нерпы (*Phoca hispida ladogensis*) и птиц // Морские млекопитающие Голарктики: сборник научных трудов по материалам V Международной конференции, Одесса, Украина, 14–18 октября 2008 г. – Одесса: РОО «Совет по морским млекопитающим». С. 33–35. (Agafonova E. V. 2008. Some aspects of the interactions of the Ladoga ringed seal (*Phoca hispida ladogensis*) and birds. In: Marine Mammals of the Holarctic. Collection of scientific papers based on the materials of the V International Conference, Odessa, Ukraine, October 14–18, 2008. Odessa: RPO “Marine Mammal Council”, pp. 33–35. [In Russian and English].)
- Агафонова Е. В., Соколовская М. В., Шахназарова В. Ю. 2003. Агонистическое поведение ладожской кольчатой нерпы (*Phoca hispida ladogensis*) на летних залежках // Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы: материалы III Международного симпозиума 16–20 июня 2002, г. Сортавала, Республика Карелия, Россия. – Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 7–10. (Agafonova E. V., Sokolovskaya M. V., Shakhnazarova V. Yu. 2003. [Agonistic behavior of the Ladoga ringed seal (*Phoca hispida ladogensis*) on summer haulouts]. In: Population dynamics

- of game animals in Northern Europe: proceedings of the III International Symposium, June 16–20, 2002, Sortavala, Republic of Karelia, Russia. Petrozavodsk: KRC RAS, 7–10 pp. [In Russian].)
- Агафонова Е. В., Соколовская М. В.** 2018а. Уровень осторожности ладожской кольчатой нерпы (*Pusa hispida ladogensis*) на летних релаксационных залежках разного типа // Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы: тезисы докладов VII Международного симпозиума, 24–28 сентября 2018 г., г. Петрозаводск, Республика Карелия, Россия. – Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 8–9. (Agafonova E. V., Sokolovskaya M. V. 2018a. [The level of caution of the Ladoga ringed seal (*Pusa hispida ladogensis*) on summer resting haul-outs of various types]. In: Dynamics of the game animals populations in Northern Europe: books of abstracts of the VII International Symposium, September 24–28, 2018, Petrozavodsk, Republic of Karelia, Russia. Petrozavodsk: KRC RAS, pp. 8–9. [In Russian].)
- Агафонова Е. В., Соколовская М. В.** 2018b. Долговременные изменения в поведении ладожской кольчатой нерпы на залежках на островах Валаамского архипелага // X Международная конференция «Морские млекопитающие Голарктики», посвящённая памяти А. В. Яблокова, г. Архангельск, 29 октября–02 ноября 2018 г. – Архангельск: РОО «Совет по морским млекопитающим». С. 12–14. (Agafonova E. V., Sokolovskaya M. V. 2018b. Long-term changes in the behavior of the Ladoga ringed seal on haulouts on the islands of the Valaam Archipelago. In: X International Conference “Marine Mammals of the Holarctic”, dedicated to the memory of A. V. Yablokov, Arkhangelsk, October 29–November 02, 2018. Arkhangelsk. RPO “Marine Mammal Council”, pp. 12–14. [In Russian].)
- Волошина И. В.** 2007. Береговые тюлени Японского моря. Владивосток: Русский остров. 304 с. (Voloshina I. V. 2007. Coastal seals of the Sea of Japan. Vladivostok: Russkiy Ostrov, 304 pp. [In Russian].)
- Емельянов А. В., Гусев А. А.** 2007. Практикум по изучению экологии и этологии животных в условиях неволи. – Тамбов: Изд-во ТГУ им. Г. Р. Державина. 45 с. (Emelyanov A. V., Gusev A. A. 2007. [Workshop on the study of ecology and ethology of animals in captivity]. – Tambov: Izd-vo TGU im. G. R. Derzhavina, 45 pp. [In Russian].)
- Иванов Т. М.** 1938. Байкальская нерпа, её биология и промысел // Известия Биолого-географического НИИ при Восточно-Сибирском государственном университете. Т. 8. Вып. 1/2. С. 1–119. (Ivanov T. M. 1938. [Baikal seal, its biology and sealing]. *Izvestiya Biologo-geograficheskogo NII pri Vostochno-Sibirskom gosudarstvennom universitete* 8 (1/2): 1–119. [In Russian].)
- Иванов К. П.** 1984. Гомойотермия и энергетика гомойотермного организма. Физиология терморегуляции. –Л.: Наука. С. 7–28. (Ivanov K. P. 1984. [Homeothermy and energetics of a homeothermic organism. Physiology of thermoregulation]. Leningrad: Nauka, pp. 7–28. [In Russian].)
- Крупина Е. Г., Мамаев Е. Г.** 2006. Позы сивучей (*Eumetopias jubatus*) при комфортном поведении // Морские млекопитающие Голарктики: сборник научных трудов по материалам четвёртой международной конференции, Санкт-Петербург, Россия, 10–14 сентября 2006 г. – СПб.: РОО «Совет по морским млекопитающим». С. 281–284. (Krupina E. G., Mamaev E. G. 2006. Postures of Steller sea lions in rest behavior. In: Marine mammals of the Holarctic. Collection of scientific papers after the fourth International Conference, Saint-Petersburg, September 10–14, 2006. St. Petersburg: RPO “Marine Mammal Council”, pp. 281–284. [In Russian and English].)
- Купчинский А. Б., Петров Е. А., Овдин М. Е.** 2021. Первый опыт применения дистанционного мониторинга берегового лежбища байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) // Биота и среда природных территорий. № 2. С. 77–94. (Kupchinsky A. B., Petrov E. A., Ovdin M. E. 2021. First attempt at remote monitoring the Baikal seal’s (*Pusa sibirica* Gm.) coastal rookery. *Biota and Environment of Natural Areas* 2: 77–94. [In Russian].) https://doi.org/10.37102/2782-1978_2021_2_6
- Лисицына Т. Ю., Бурдин А. М.** 2006. Межвидовые взаимоотношения в сообществе морских млекопитающих северного побережья острова Беринга (Командорские острова) // Морские млекопитающие Голарктики: сборник научных трудов по материалам четвёртой международной конференции, Санкт-Петербург, Россия, 10–14 сентября 2006 г. – СПб.: РОО «Совет по морским млекопитающим». С. 316–319. (Lisitsyna T. Yu., Burdin A. M. 2006. Interspecific interaction in the community of marine mammals of the northern coast of Bering Island (Commander Islands). In: Marine Mammals of the Holarctic. Collection of scientific papers after the fourth International Conference, Saint-Petersburg, September 10–14, 2006. St. Petersburg: RPO “Marine Mammal Council”, pp. 316–319. [In Russian and English].)
- Пастухов В. В., Фялков В. А.** 2011. Удаленный мониторинг в режиме реального времени на Ушканьих островах озера Байкал как современный метод исследования байкальской нерпы

- (*Phoca sibirica* Gmelin) // Байкальский зоологический журнал. № 1(6). С. 5–9. (Pastukhov V. V., Fialkov V. A. 2011. [Realtime remote monitoring on the Ushkan Islands of Lake Baikal as a modern method for studying the Baikal seal (*Phoca sibirica* Gmelin)]. *Baikal Zoological Journal* 1: 5–9. [In Russian].)
- Петров Е. А.** 2009. Байкальская нерпа. – Улан-Удэ: ИД «Экос». 176 с. (Petrov E. A. 2009. [Baikal seal]. Ulan-Ude: Ekos, 176 pp. [In Russian].)
- Петров Е. А., Купчинский А. Б., Фиалков В. А.** 2021. К вопросу о значении береговых лежбищ в жизни байкальской нерпы (*Phoca sibirica* Gm.) в условиях потепления климата // *Международный научно-исследовательский журнал*. № 3(105). Ч. 2. С. 42–47. (Petrov E. A., Kupchinsky A. B., Fialkov V. A. 2021a. [On the issue of the importance of coastal rookeries in the life of the Baikal seal (*Phoca sibirica* Gm.) in a warming climate]. *International Research Journal* 3(part 2): 42–47. [In Russian].) <https://doi.org/10.23670/IRJ.2021.105.3.032>
- Попов С. В., Ильченко О. Г.** 1990. Методические рекомендации по этологическим наблюдениям за млекопитающими в неволе. – Москва: Московский ордена Трудового Красного Знамени Зоологический парк. 40 с. (Popov S. V., Pchenko O. G. 1990. [Guidelines for ethological observations of captive mammals.]. Moscow: Moscow Order of the Red Banner of Labor Zoological Park, 40 pp. [In Russian].)
- Слоним А. Д.** 1984. Температура среды обитания и эволюция температурного гомеостаза. Физиология терморегуляции. – Л.: Наука. С. 378–440. (Slonim A. D. 1984. [Environmental temperature and evolution of temperature homeostasis. Physiology of thermoregulation]. L.: Nauka, pp. 378–440. [In Russian].)
- Теребова С. В., Лапшин Л. В.** 2016. Основы этологии животных. – Уссурийск: ФГОУ ВО ПГСХА. 285 с. (Terebova S. V., Lapshin L. V. 2016. [Fundamentals of Animal Ethology]. Ussuriysk: FGOU VO PGSHA, pp. 285. [In Russian].)
- Тинберген Н.** 1969. Поведение животных (пер. с англ., под ред. К. Фабри). – М.: Мир. 192 с. (Tinbergen N. 1969. Animal behavior (ed. C. Fabry). Moscow: Mir, 192 pp. [In Russian].)
- Фабри К. Э.** 2003. Основы зоопсихологии (6-е издание). – М.: УМК «Психология». 464 с. (Fabry K. E. 2003 [The basics of zoopsychology (6-th edition)]. Moscow: UMK “Psikhologiya”, 464 pp. [In Russian].)
- Фиалков В. А., Бадардинов А. А., Кузеванова Е. Н., Егранов В. В.** 2013. Совершенствование метода дистанционного мониторинга за флорой и фауной ООПТ Байкальской природной территории // *Вестник ИрГСХА*. Вып. 57. Ч. 2. С. 149–155. (Fialkov V. A., Badardinov A. A., Kuzevanova E. N., Egranov V. V. 2013. [Improving the method of remote monitoring of the flora and fauna of the protected areas of the Baikal natural area]. *Vestnik IrGSHA* 57 (2): 149–155. [In Russian].)
- Anderson S. S., Harwood J.** 1985. Time budgets and topography; how energy reserves and terrain determine the breeding behavior of grey seals. *Animal Behaviour* 33: 1343–1348.
- Boeuf Le B. J.** 2011. The Northern Elephant Seal (*Mirounga angustirostris*) Rookery at Año Nuevo: A Case Study in Colonization. *Aquatic Mammals* 37 (4): 486–501. <https://doi.org/10.1578/AM.37.4.2011.486>
- Bohórquez-Herrera J., Hernández-Camacho C., Auriolos-Gamboa D., Cruz-Escalona V.** 2014. Plasticity in the agonistic behaviour of male California sea lions, *Zalophus californianus*. *Animal Behaviour* 83: 31–38. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.12.008>
- Brasseur S., der Werf B. V., Creuwels J. C. S.** 1996. Deprivation indicates necessity for haul-out in harbor seals. *Marine Mammal Science* 12 (4): 619–624.
- Christenson T. E., Burney L.** 1978. Aggression in the Female Northern Elephant Seal, *Mirounga angustirostris*. *Behaviour*. 64 (1–2): 158–172.
- De Vere A. J.** 2018. Personality in California Sea Lions (*Zalophus californianus*) and Harbor seals (*Phoca vitulina*): Methodological Convergence and Species-Specific Emotional Repertoires: Ph. D. Thesis. The University of Southern Mississippi, 87 pp. <https://aquila.usm.edu/dissertations/1527>
- French S., González-Suárez M., Young J., Durham S., Gerber L.** 2011. Human Disturbance Influences Reproductive Success and Growth Rate in California Sea Lions (*Zalophus californianus*). *PLoS ONE*. 6: e17686. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017686>
- Gerber L. R., Gonzalez-Suarez M., Hernandez-Camacho C. J., Young J. K., Sabo J. L.** 2010. The Cost of Male Aggression and Polygyny in California Sea Lions (*Zalophus californianus*) // *PLoS ONE*5(8): e12230. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0012230>
- Jacobs D. F., Hernandez-Camacho C. J., Young J. K., Gerber L. R.** 2008. Determinants of outcomes of agonistic interactions among male California sea lions (*Zalophus californianus*). *Journal of Mammalogy* 89 (5): 1212–1217. <https://doi.org/10.1644/07-MAMM-A-171.1>

- Kovacs K. M., Inness S.** 1990. The impact of tourism on harp seals (*Phoca groenlandica*) in the Gulf of St Lawrence, Canada. *Applied Animal Behaviour Science*. 26: 15–26.
- McCann, T. S.** 1983. Activity budgets of southern elephant seals, *Mirounga leonina*, during the breeding season. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 61: 111–126.
- Merrick R. L.** 1987. Behavioral and demographic characteristics of northern sea lion rookeries: unpubl. M. Sc. Thesis. Oregon State University, 124 pp. https://www.researchgate.net/publication/34356059_Behavioral_and_demographic_characteristics_of_northern_sea_lion_rookeries
- Petrov E. A., Kupchinsky A. B., Fialkov V. A.** 2021. Summer coastal rookeries and perspectives of the Baikal seal (*Pusa sibirica*) population in the conditions of the global warming. *Biosystems Diversity* 29 (4): 387–392. <https://doi.org/10.15421/012149>
- Petrov E. A., Kupchinsky A. B., Fialkov V. A., Badardinov A. A.** 2022. The Importance of Coastal Hauling Grounds in the Life of the Baikal Seal (*Pusa sibirica* Gmelin 1788, Pinnipedia): 4. Behavior of Seals on Coastal Hauling Grounds of Uskii Ushkan Islet (Ushkan Islands, Lake Baikal), Based on Video Observations. *Biology Bulletin* 49 (7): 992–1002. <https://doi.org/10.1134/S1062359022070160>
- Russell D. J. F., McClintock B. T., Matthiopoulos J., Thompson P. M., Thompson D., Hammond P. S., Jones E. L., MacKenzie M. L., Moss S., McConnell B. J.** 2015. Intrinsic and extrinsic drivers of activity budgets in sympatric grey and harbour seals. *Oikos* 124 (11): 1462–1472. <https://doi.org/10.1111/oik.01810>
- Sullivan B. M.** 1979. Behavior and ecology of harbor seals, *Phoca vitulina*, along the open coast of northern California: unpubl. M. Sc. Thesis. Humboldt State Univ., California, 115 pp. <https://searchworks.stanford.edu/view/790996>
- Terhune J. M.** 1985. Scanning behavior of harbor seals on haul-out sites. *Journal of Mammalogy* 66 (2): 392–395.
- Terhune J. M., Almon M.** 1983. Variability of harbour seal numbers on haul-out sites. *Aquatic Mammals* 10: 71–78.