

УДК 599: 574.3

https://doi.org/10.25221/2782-1978_2023_4_1

<https://elibrary.ru/hnпупуq>

Агонистическое поведение байкальской нерпы *Pusa sibirica* (Gmelin, 1788) на береговых лежбищах: агрессивные и умиротворяющие паттерны

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 5 сентября 2023 г.

Аннотация. Цель статьи – описание агонистического поведения байкальской нерпы *Pusa sibirica* на береговом лежбище на основе анализа видеоматериалов, полученных при непрерывной съёмке в течение нескольких сезонов на одном из основных береговых лежбищ на о-ве Долгий (Ушканьи острова, оз. Байкал). Составлена оригинальная этограмма агрессивного и умиротворяющего поведения байкальской нерпы, включающая 20 паттернов.

Преобладающую роль в агонистических отношениях вида на береговых лежбищах играют визуальные паттерны. Благодаря большому количеству умиротворяющих паттернов, байкальская нерпа может создавать относительно многочисленные залёжки из десятков особей на ограниченном пространстве береговых лежбищ и достаточно мирно сосуществовать, не нанося друг другу ощутимого урона и ограничиваясь редкими лёгкими ранениями. Почти все агонистические взаимодействия нерп на береговых лежбищах обусловлены конкуренцией за территорию, поскольку этот ресурс ограничен. Наиболее распространены замахи и удар передним ластом с частотой 48–64% в зависимости от плотности залегания и размера субстрата, а также драки в воде (до 18%). Из умиротворяющих паттернов чаще используются тактильные воздействия разной интенсивности (до 55%) и сход в воду или бегство (8–18%).

Ключевые слова: байкальская нерпа, *Pusa sibirica*, береговые лежбища, агрессивные и умиротворяющие паттерны, агонистические отношения, поведение.

Agonistic behavior of the Baikal seal *Pusa sibirica* (Gmelin, 1788) on a coastal rookery: aggressive and pacifying patterns

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 May 3, 2023; accepted September 5, 2023

Abstract. The purpose of the article was to describe the agonistic behavior of the Baikal seal *Pusa sibirica* at the coastal rookery based on the analysis of video materials obtained during continuous filming over several seasons at one of the main coastal rookeries on Dolgiy Island (Ushkany Islands, Lake Baikal). The original ethogram of aggressive and pacifying behavior was compiled for the species, including 20 behavioral patterns. Visual patterns play a predominant role in agonistic relations of seals at coastal rookeries. Due to diverse pacifying patterns, the Baikal seal can gather in relatively numerous haul-outs (tens of individuals) in a limited space of coastal rookeries and coexist quite peacefully without causing significant damage to each other, limited to rare minor injuries. Almost all agonistic interactions of seals on coastal rookeries are caused by competition for territory, a limited resource. The most common is front flipper swing and flipper hit (imitation and contact). The frequency of its use (48–64%) depends on the density and size of the substrate. Frequency of fights in the water is up to 18%. Other commonly used pacifying patterns include tactile influences of varying intensity (up to 55%) and descent into the water or flight (8–18%).

Key words: Baikal seal, *Pusa sibirica*, coastal rookeries, aggressive and pacifying patterns, agonistic relationship, behavior.

Введение

Изучение поведения животных в дикой природе актуально и важно, как само по себе, так и для понимания хода эволюции, поскольку оно содействует выживанию животных (Тинберген 1969). Большинство настоящих тюленей (Pinnipedia) значительную часть года обитает 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. У байкальской нерпы *Pusa sibirica* (Gmelin, 1788) не существует репродуктивных лежбищ, но во время линьки формируются многочисленные ледовые залёжки, на которых некоторое время (необходимое для протекания процесса смены волосяного покрова) должны перебивать абсолютно все животные, составляющие популяцию. Другими местами, где байкальская нерпа тесно общается со своими сородичами, являются береговые лежбища. Первый серьёзный исследователь байкальской нерпы 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. Одним из таких периодов становится время пребывания нерп на береговых лежбищах. 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 и, 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 растёт (Petrov et al. 2021a; Петров и др. 2021). На береговых лежбищах (впрочем, как и на льду) нерпы держатся на некотором расстоянии друг от друга, но плотные залёжки, в которых особи более или менее тесно соприкасаются друг с другом, обычны, и совсем нечасто можно увидеть залёжки, в которых бы животные лежали друг на друге.

Как известно, основным способом рассредоточения животных является взаимное агрессивное поведение – важнейший элемент социальных отношений в сообществах животных (Тинберген 1969), благодаря которому агрегация животных из относительно случайного скопления превращается в сообщество с элементами иерархии (соподчинения) (Sebeok 1968). Описанию поведения ушастых тюленей (Otariidae) на береговых лежбищах посвящено много публикаций. Изучались, главным образом, их сексуальные, репродуктивные и родительские отношения (Лисицына 1973, 1976, 1981; Jacobs et al. 2008; Gerber et al. 2010; French et al. 2011; Bohórquez-Herrera et al. 2014). О поведении настоящих тюленей (Phocidae) известно относительно немного, причём большая часть публикаций посвящена северному морскому слону *Mirounga angustirostris* Gill, 1866 (Christenson, Burney 1978; Voeuf et al. 2011 и др.) весьма далёкому от изучаемого вида, и лишь некоторые – байкальской нерпе (Petrov et al. 2021b; 2022; Петров 2009; Петров, Купчинский 2023). Мы не нашли публикаций о поведении других пресноводных представителей рода *Pusa* Scopoli, 1777: каспийской нерпы *Pusa caspica* Gmelin, 1788 и двух подвидов кольчатой нерпы *Pusa hispida* Schreber, 1775 – ладожского *Pusa hispida ladogensis* Nordquist, 1899 и сайменского *Pusa hispida saimensis* Nordquist, 1899, поэтому не можем сравнить и выявить общие для них поведенческие характеристики. Например, для байкальской нерпы установлено, что у данного вида в отличие от ушастых тюленей и морских слонов

не существует строгой иерархии (Иванов 1938; Пастухов 1993)¹, но наблюдается определённое групповое поведение, присущее всем членам сообщества, при котором нерпы оказывают влияние друг на друга и вынуждены уступать друг другу, в первую очередь, через взаимную агрессию членов сообщества. Недавно, на основе анализа видеоматериалов, полученных на о-ве Долгий (архипелаг Ушканьи о-ва, оз. Байкал), была описана общая картина поведения нерп на берегу (Petrov et al. 2022) и особенности «мирного» поведения (Петров, Купчинский 2023), но многие моменты остались неосвещёнными. В настоящей работе мы ставим целью дать более подробное описание агонистического (немирного) поведения байкальской нерпы на летних лежбищах, как одного из основных элементов группового поведения животных, выполняющего важную социальную функцию.

Материал и методы

Методика проведения видеосъёмок на о-ве Долгий – одном из главных береговых лежбищ байкальской нерпы уже была подробно описана (Пастухов, Фиалков 2011; Фиалков и др. 2013) и в кратком виде изложена в предыдущих наших работах (Petrov et al. 2021b; 2022; Петров 2009). Для данного исследования мы проанализировали видеоматериалы, полученные в течение 2011–2021 гг. Общая продолжительность видеозаписей составила около 800–1000 часов за каждый сезон. Из них использовали главным образом 1–3-минутные эпизоды крупным планом общей продолжительностью около 105 ч, а общая численность животных, участвующих в этих сценах, составляла несколько сотен особей (точнее сказать нельзя, поскольку какие-то особи участвовали в разных сценах). Анализ записанных видеоматериалов (а не просто полевых натуральных наблюдений), позволил использовать комбинацию этологических методов исследования в виде временных срезов и сплошного протоколирования с регистрацией отдельных поведенческих проявлений (Попов, Ильченко 1990; Емельянов, Гусев 2007). При этом фиксировали агонистическое поведение в основном при парных (неколлективных) социальных контактах. Для документирования материала значимые сцены взаимодействия нерп переводили в стоп-кадры. Значимыми считались поведенческие акты особей, которые оказывали влияние на поведение другого индивидуума или сами стимулировались действиями другой особи (что и составляет социальное поведение) (Sebeok 1968).

Следует заметить, что видеосъёмка нерп в дикой природе была организована с целью демонстрации «картинок» посетителям Байкальского музея и транслировалась через интернет в режиме «онлайн» для всех желающих (<http://bm.isc.irk.ru>). Режимы видеосъёмок год от года различались, и далеко не всегда из-за отсутствия крупных планов можно было оценивать поведение нерп. Полноценной статистической обработке материалов также препятствовали непродолжительность тех или иных сцен, съёмки залёжек на качественно неравноценном субстрате и т. п. Однако детальный хронометраж, проведённый при просмотре видео 35-ти сцен на замедленной скорости, в которых наблюдали поведение 1064 особей, позволил выявить 775 актов взаимодействия, частота использования которых оценена в процентах. Количество животных, использующих тот или иной паттерн, оценивали в процентах эвристически (приблизительно). Например, подсчитанная частота использования угроз с применением передних лап (замахивание, имитация удара и контактный удар) составляла 52% всех наблюдаемых паттернов, а паттерн применяли приблизительно 60% наблюдаемых животных. В статье описано поведение нерп разного пола

¹ В этих двух работах о-в Долгий ошибочно обозначен как о-в Тонкий.

и возраста, залегающих на двух типах лежбищного субстрата – на камнях (скалах), лежащих в прибрежной литорали, имеющих часто довольно неудобную для лежания нерп поверхность рельефа (тем не менее они регулярно используются) и на Камушке. Так в наших работах мы называем огромный камень, лежащий в нескольких метрах от коренного берега о-ва Долгий, имеющий плоскую, не сильно наклонённую поверхность, на которую нерпам легко выбираться из воды с пологой стороны и где одновременно могут размещаться более 50 особей (см. рисунки в тексте). Это излюбленное место нерп на наблюдаемом лежбищном участке. Остальные камни-субстраты значительно меньшего размера, поэтому залёжки на них немногочисленные (от 1 до 7 особей), и поведение нерп несколько отличается от того, что нерпы демонстрируют в пределах Камушка. Кроме видеозаписей, использованы наши непродолжительные натурные наблюдения, проведённые непосредственно на лежбищах Ушканьих о-вов в разные годы.

Результаты и обсуждение

Все действия в ситуациях, когда происходят борьба, бегство или умиротворение, входящие в понятие агонистического поведения, в случае с байкальской нерпой – всегда связаны с проблемой владения территорией. В целях передачи и приёма сигналов, несущих информацию о намерениях подающего сигналы животного, участники взаимодействия используют разные органы чувств, однако в условиях береговых лежбищ байкальские нерпы оценивают действия сородича, главным образом, визуально. Чтобы сигнализировать о социальных намерениях, тюлени применяют позы тела, мимику и движения. Этограмма агрессивного поведения одной особи по отношению к другой проявляется в **сигналах агрессии**, к которым у байкальской нерпы мы отнесли следующие:

- 1) поворот приподнятой головы в сторону, откуда исходит опасность, и прямой, фронтальный, целенаправленный взгляд на противника-респондента;
- 2) приподнимание передней части тела;
- 3) замахивание на конкурента вытянутым передним ластом (правым или левым);
- 4) шлепки и удары передним ластом по собственному телу;
- 5) шлепки и удары передним ластом по воде (если животные в воде рядом с камнем, на который они намереваются выбраться);
- 6) внезапные энергичные движения передней части тела (выпады головой);
- 7) имитация ударов передним ластом, когда удар явно не может достичь цели (замахивание ластом);
- 8) раскрытая пасть с демонстрацией зубов – оскал или щёлканье (кляцанье) челюстями на партнера;
- 9) энергичные удары передним ластом (часто с растопыренными когтями), наносимые по телу респондента;
- 10) нападение с применением приёма целенаправленного обливания (обрызгивания) конкурента водой;
- 11) непосредственное нападение с реальными попытками нанести противнику физическую боль (укусить соперника);
- 12) драки (в воде около лежбищных камней), погоня и преследование;
- 13) другие действия агрессивной направленности (тычок мордой/мыркой в оппонента, сталкивание конкурента в воду телом или лапами, стаскивание конкурента с лёжки в воду с использованием зубов, а также зевание).

Перечисленные сигналы расположены по мере усиления их интенсивности воздействия на респондента. Не все особи используют тот или иной паттерн. Например, обливание конкурента водой применяют не более 15–20% наблюдаемых особей. Для сравнения агонистические контакты ларги *Phoca largha* Pallas, 1811, обитающей в Японском море и сильно привязанной к берегу, включают 12 паттернов, из которых четыре считаются «контактами сильного уровня мотивации» (драки, преследование, укусы/угроза зубами, перешедшая в хватание зубами и удар телом) (Волошина 2007). Этограмма агрессивного поведения тихоокеанского обыкновенного тюленя *Phoca vitulina richardsi* Gray, 1864 включает восемь паттернов (Sullivan 1982), из которых к высокоинтенсивным (т. е. с физическим контактом) отнесены: удар передним ластом, одиночные или множественные удары, царапание сородича когтями вытянутого переднего лапа, толчок головой с закрытым ртом, или удар головой, толчок головой с открытым ртом или укус сородича. Согласно имеющимся представлениям, если животное идёт на неприкрытую агрессию (что случается не часто), значит, другого способа разрешения конфликта нет, но обычно противники прибегают к различного рода демонстрациям, общая цель которых – свести конфликт к минимуму путём снижения вероятности возникновения агрессивных действий, и/или на уменьшение степени агрессии, если таковая уже возникла, вплоть до полного её гашения. Это достигается с помощью умиротворяющих, успокаивающих поз (сигналов), которые всегда предшествуют или сопутствуют агрессивным паттернам и неразрывно с ними связаны. К **умиротворяющим, успокаивающим сигналам** байкальской нерпы мы относим следующие (приведена сквозная нумерация паттернов):

- 14) отворачивание головы в сторону, поднятие и удержание головы, отвод взгляда указывают на нежелание развивать конфликт (с оттенками в зависимости от контекста – «не хочу ссориться», или «меня здесь нет»);
- 15) втягивание головы внутрь «кожно-жирового мешка» (поза «съёживания») – шея как бы исчезает, и размеры тела визуально уменьшаются;
- 16) неоднократно повторяющиеся «нежные» прикосновения передней конечностью тела респондента («поглаживания»), способствующие мирному контакту и понижающие вероятность возникновения у него агрессивных намерений;
- 17) демонстрация вибрисс;
- 18) перемещение тела по субстрату подальше от респондента (например, освобождение пути, уступка места);
- 19) уход (убегание) со спорной территории в воду (признание поражения);
- 20) замирание (используется в качестве покорной реакции и/или сигнала тревоги).

Считается, что позы подчинения характерны для более слабых особей (мелких) по отношению к более сильным (крупным) животным. По нашим наблюдениям, у байкальской нерпы это правило справедливо (например, поза «съёживания» наблюдается практически только у некрупных особей), но всё же действует не при всех взаимодействиях. Сочетание агрессивных и умиротворяющих сигналов обеспечивает байкальской нерпе в целом мирное сосуществование на лежбищах многочисленных животных, что, вероятно, стало возможным благодаря сбалансированности этих сигналов. Об этом свидетельствует низкая частота встречаемости животных, имеющих следы свежих ранений (кровь на теле, кровоточащие раны) – в течение всего времени наблюдений они были единичными за сезон (смотрите ниже).

Для сравнения, в арсенале тихоокеанского обыкновенного тюленя драка и агрессивное преследование отсутствуют (Sullivan 1982), и, напротив, у ларги залива Петра Великого драки в отдельные сезоны «выглядят довольно значительно» даже по сравнению с драками ушастых тюленей, а на осенних лежбищах окровавленные ларги появляются 1–2 раза в день (Волошина 2007). Тихоокеанский обыкновенный тюлень, при наличии места для залёжек, избегает очень агрессивных схваток (поскольку они требуют затрат энергии и могут привести к травмам), но, если мест недостаточно, частота возникновения и время агонистических взаимодействий положительно коррелируют с плотностью животных (Neumann 1999). Обыкновенные тюлени, залегающие на обширных пляжах острова Сейбл (Канада), отличались низким уровнем взаимодействий даже среди самцов в период размножения и не представляли собой устойчивых социальных единиц. Ассоциации между особями были следствием использования сходных участков, а не социальной сплочённости (Godsell 1988). По другому источнику взрослые обыкновенные тюлени на берегу образуют слабо организованные группы, состоящие из самок и самцов разных возрастов, и редко взаимодействуют друг с другом (кроме как для спаривания), поскольку тюлени обычно не соприкасаются друг с другом, сохраняя дистанцию около одного метра (Reeves et al. 2002). При возникновении контактов тюлени реагируют рычанием, фырканьем, взмахами ласт, выпадом головы, царапаньем и укусами, но драки случаются редко (Riedman 1990).

Проанализировав 35 поведенческих эпизодов, общей продолжительностью 53 мин, мы зарегистрировали 775 поведенческих актов и оценили частоту использования перечисленных выше паттернов на двух типах лежбищ (таблица).

Из таблицы видно, что байкальская нерпа в зависимости от типа и площади субстрата и, очевидно, плотности нерп в залёжках, использует эти паттерны с неодинаковой частотой. На Камушке с большой площадью поверхности в залёжках средней численностью 39 ± 2.1 (\pm SD; $n = 18$) (нерпы лежали плотно, соприкасаясь друг с другом) за 1 мин в среднем отмечены 17.9 агрессивно-умиротворяющих актов. В залёжках на отдельных камнях, на каждом из которых нерпы лежали группами (от 2 до 10 особей, но общая средняя численность особей, участвующих в одном эпизоде, составляла 22 ± 2.8 нерпы, $n = 18$) – только 9.7/мин. В первом случае на каждую нерпу приходилось 0.86, во втором – 0.50 актов взаимодействий. Таким образом, нерпы усиливают взаимодействие при более высокой плотности залёжек, что показано и на других ластоногих. В частности, у западно-атлантического обыкновенного тюленя *Phoca vitulina concolor* DeKay, 1842 интенсивность агрессивных взаимодействий также была положительно связана с численностью (плотностью) тюленей (Honeywell, Maher 2017). На лежбищах обыкновенного тюленя частота взаимодействий положительно коррелировала с плотностью тюленей, при этом в залёжках на субстрате ограниченной площади количество агонистических взаимодействий было значительно больше (на 1 тюленя/час), чем на участках с большой площадью (Neumann 1999; 2006).

Такая же зависимость отмечена для тихоокеанского подвида обыкновенного тюленя (Neumann 1999). В плотных залёжках на Камушке, по сравнению с менее плотными на отдельных камнях, нерпы чаще используют такие приёмы, как преувеличение размеров тела (5% против 1.3%), попытки укусить и укусы (4.7% и 2%), а также обливание респондента водой и другие паттерны, но реже наблюдаются бегство, покидание лёжки. Около Камушка чаще происходят драки (\approx 18% и 8%, соответственно).

Таблица. Частота использования агрессивных и умиротворяющих паттернов байкальской нерпой.

Table. Frequency of use of aggressive and pacifying patterns by the Baikal seal.

№ по списку No. on the list	Краткое название паттерна Short name of the pattern	Залёжки на Камушке Haul-outs on the Kamushek rock		Другие участки лежбища Other areas of the rookery		Все участки лежбища All areas of the rookery	
		<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%
1	Прямой взгляд (Staring)	32	8.4	10	6.7	42	7.9
2	Преувеличение размера тела (Exaggeration of body size)	19	5.0	2	1.3	21	4.0
3	Замахивание (Front flipper wave)	57	15.0	51	34.0	108	20.4
4	Шлепки по своему телу (Flapping front flipper)	2	0.5	0	0	2	0.4
5	Шлепки по воде (Water slaps)	10	2.6	8	5.3	18	3.4
6	Выпады головой или тычки (Head-butting)	21	5.5	11	7.3	32	6.0
7	Удар-имитация (Extended front flipper)	74	19.6	26	17.3	100	18.9
8	Демонстрация зубов (Teeth demonstration)	Дано с № 11					
9	Удар контактный (Front flipper hit)	48	12.7	20	13.3	68	12.9
10	Обливание водой (Water splashing)	13	3.4	3	2.0	16	3.0
11	Кусание/попытка укунить (Bite or attempt to bite)	18	4.7	3	2.0	21	4.0
12	Драки в воде (Fight in the water)	67	17.7	12	8.0	79	14.9
13	Другие акты (Other acts)	18	4.8	4	2.7	22	4.1
Всего (Total) (Σ 1–13)		379	100	150	100	529	100
14	Отвод взгляда, поднятие головы (Averting the gaze, raising the head)	35	18.1	9	17.0	44	18.0
15	Втягивание головы (Retraction of the head)	0	0	0	0	0	0
16	Прикосновения, царапанье и т. п. (Touching, scratching, etc.)	106	54.9	28	52.8	134	54.4
17	Демонстрация вибрисс (Vibrissae demonstration)	6	3.1*	0	0*	6	2.4
18	Перемещения (Moving away)	15	7.8	3	5.7	18	7.3
19	Сход в воду, бегство (Descent into the water, flight)	31	16.1	13	24.5	44	18.0
20	Замирание (Freezing)	0	0*	0	0*	0	0*
Всего (Total) Σ 14–20		193	100	53	100	246	100
Итого (Total) Σ 1–20		572		203		775	
Время наблюдения, мин (Observation time, min)		32		21		53	
Количество эпизодов (Number of episodes)		17		18		35	
Количество наблюдаемых нерп, шт. (Number of observed seals, ind.)		662		402		1064	

* частота паттерна занижена, т. к. для его наблюдения требуются очень крупные планы съёмки (the frequency of the pattern is underestimated, because observation requires very close-up shots)

Поведение на лежбище также зависит от сезона и физиологического состояния животных. В частности, во время линьки по сравнению с периодом после её завершения частота агрессивных взаимодействий увеличивалась в 5–6 раз, и их интенсивность была отрицательно связана с плотностью тюленей на лежбище. В нашем случае значительная часть нерп на залёжках продолжала линять. Байкальские нерпы, вероятно, в силу дефицита доступного и подходящего субстрата для залёжек, могут формировать залёжки большой плотности, они не выдерживают никакой особой дистанции между отдельными особями, но в то же время никогда не лежат друг на друге.

Порядок действий при появлении нарушителя спокойствия, посягателя на территорию и других нежелательных сородичей чаще всего следующий. Нерпа поворачивает голову или разворачивается головой в сторону противника и выражает своё неудовольствие взглядом, ударами передних лап по бокам своего тела, замахи-ванием ластом или делает угрожающие выпады (передней частью тела) в сторону респондента. Разберём подробнее сигналы (позы), используемые байкальской нерпой.



Рис. 1. Взгляд на оппонента (в воде) и приподнимание передней части тела (стоп-кадр 15.06.2017 г.)

Fig. 1. Looking at the opponent (in the water) and lifting the front part of the body (freeze frame, June 15, 2017).

Поворот головы в сторону, откуда исходит опасность, и прямой (пристальный) взгляд, как выражение интереса (при длительном разглядывании оппонента), так и в качестве предупреждения и сигнала недовольства и даже угрозы. Применяются многими особями, однако частота использования этого паттерна оценена всего в $\approx 8\%$ (см. таблицу и рис. 1).

Приподнимание передней части тела (частота использования 4%) – один из простейших визуальных сигналов, призванный преувеличить размер собственного тела, что помогает произвести на противника угрожающее впечатление и избежать конфликта, а иногда и избавиться от конкурента (Sebeok 1968). Так, примерно 30% взрослых нерп, вступающих в конфликтную ситуацию при взаимодействии друг с другом, используют этот приём; с этой же целью животное может просто расположиться на камне выше, чем соперник. Однако в силу анатомических особенностей возможности нерпы ограничены: не имея опоры на короткие передние конечности, нерпа невысоко приподнимает переднюю часть тела только за счет

позвоночника. Поэтому такой приём у взрослых самцов не имеет какого-либо влияния на оппонента, как у самцов ушастых тюленей (семейство Otariidae), хотя самцы байкальской нерпы превосходят самок по массе и размеру, что предполагает наличие конкуренции между самцами при сохранении моногамии (Amano et al. 2000). Простой демонстрации поз, «увеличивающих» размер, обычно оказывается недостаточно.

Замахивание на конкурента вытянутым передним ластом (средняя частота применения 20%) наблюдается у 100% животных и имеет разные оттенки в зависимости от ситуации (рис. 2), иногда этот паттерн выглядит как **размахивание лапами**.



Рис. 2. Замахивание и контактный удар. При любом использовании передних лап в качестве «оружия» нерпы часто зажимают глаза, очевидно, оберегая глаза от когтей соперника; в белых кружочках – зажившие раны/шрамы (стоп-кадры 17.07.2017 г.).

Fig. 2. Swinging and contact hit. With any use of the front flippers as a “weapon”, seals often close their eyes, obviously protecting their eyes from the rivals’ claws; healed wounds / scars are marked by white circles (freeze, June 17, 2017).

У кольчатой нерпы и гренландского тюленя *Pagophilus groenlandicus* Erxleben, 1777 замахивание (размахивание) лапами расценивают как визуальное предупреждение низкой интенсивности, которое у серого/длинномордого тюленя *Halichoerus grypus* Fabricius, 1791 может предшествовать угрозе открытым ртом (Sebeok 1968). У байкальской нерпы вслед за маханием могут последовать более серьёзные агрессивные акты, но чаще наблюдается уступка, приводящая к удовлетворению претензий конкурента путём перемещения тела и освобождения места. Махание лапами в сторону соседа, не проявляющего видимой агрессии, может иметь и «предупредительный» характер, выражающий негативное отношение к его действиям. Сигналы, подаваемые передними конечностями (лапами), по большей части производятся в стереотипной позе – в положении лёжа на боку (чаще правом), брюшная сторона обращена к респонденту, голова приподнята, взгляд на респондента, рот закрыт. У лежащих на близком расстоянии особей махание может перерасти в трогание или постукивание. Разновидностью паттерна замахивание служит **имитация ударов передним ластом** (без контакта) – это популярный паттерн (частота использования в среднем 19%, см. таблицу) наглядно демонстрирует намерение ударить, но иногда выглядит как бесцельное (безадресное) помахивание ластом в воздухе. Обычно производится одной конечностью в положении лёжа на боку, реже – на спине; ещё реже – на животе, когда нерпа пытается задействовать одновременно оба передних лапа (что затруднительно, поскольку приходится одновременно высоко поднимать переднюю часть туловища). Логическим завершением разбираемого паттерна являются **реальные удары передним ластом** (возможно, с «выпуском» когтей). Они расцениваются как насильственный тактильный контакт, могущий вызвать болевое давление на кожно-жировую ткань, а также нанести ранения кожи или увечья органам зрения (рис. 3), и, как правило, имеют социальные последствия.

Такое поведение наблюдается довольно редко (13% паттернов, см. таблицу) примерно у 15–20% наблюдаемых нерп преимущественно крупного размера. Однако, если у ларги противник стремится попасть в нос и в глаза, и царапины от когтей

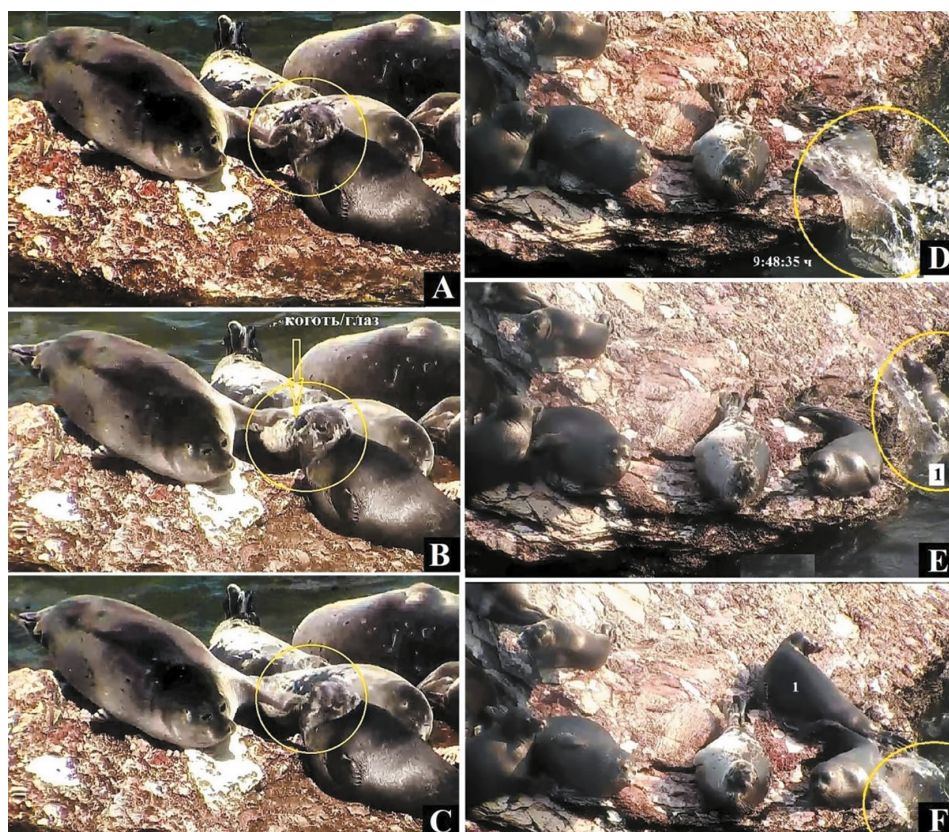


Рис. 3. Прямой удар расправленным передним ластом в голову (А–С) и целенаправленное обливание водой нерп, лежащих у края Камушка (D–F) (стоп-кадры, соответственно, 12.06.2020 г. и 10.07.2021 г.).

Fig. 3. A direct blow to the head with a straightened front flipper (A–C) and purposeful water splashing on seals lying at the edge of the Kamushek rock (D–F) (freeze frames, respectively, June 12, 2020 and July 10, 2021).

на морде – обычное дело (Волошина 2007), то для байкальской нерпы такие ранения нехарактерны. За десятки часов наблюдений мы ни разу не фиксировали на лежбище нанесения раны одной нерпы другой. Однако каждый сезон отмечали 4–6 нерп с кровоточащими ранами, явно полученными недавно, предположительно уже на лежбище (рис. 4, 9 D), и десятки особей со шрамами на теле, что интерпретировали, главным образом, как последствия бывлых агрессивных взаимодействий между собой (Купчинский и др. 2021). Наличие увечий (дефектов) глаз, которые встречаются у нерп (Petrov et al. 2022), скорее всего, также являются последствием подобных взаимоотношений (рис. 3 А, 3 В).

Шлепки и удары передним ластом по собственному телу используются нечасто (таблица) и немногими животными ($\approx 15\text{--}20\%$), обычно в стереотипной позе – лёжа на боку (второй ласт придавлен телом). Однако эти сигналы у нерпы не настолько серьёзные, как, например, у северного морского слона, у которого угроза хлопком служит сигналом о начинающейся атаке, и имеет высокую интенсивность (Sebeok 1968).

Шлепки и удары передним ластом по воде (без намеренья облить лежащего на камне оппонента водой) наблюдаются чаще (таблица), но используют этот паттерн 10–20% наблюдаемых нерп при взаимодействиях двух–трёх претендентов выбратья



Рис. 4. Взрослый линяющий самец с рваной раной (свисает клочок шкуры) (фото К. М. Иванова) (05.06.2022 г.).

Fig. 4. A molting adult male with a lacerated wound (a piece of skin hangs down) (photo by K. M. Ivanov) (May 06, 2022).

на Камушек. Этот сигнал скорее выражает недовольство, которое может затухнуть после ударов или перерасти в драку.

Внезапные энергичные движения тела в сторону оппонента (выпады) можно расценить в одних случаях, как подготовку к нападению, или предупреждение о возможности такового, в других – как демонстрацию физического превосходства, что может подействовать на респондента умиротворяюще. Выпады применяются довольно часто (6% паттернов) и, как правило, наблюдаются при взаимодействиях взрослых (примерно у 20% особей); могут проводиться с открытой пастью (см. ниже).

Нападение с угрозой (попыткой) укусить и, собственно, кусание, составляющих 4% всех агрессивных паттернов, одно из самых действенных мер для устрашения респондента и достижения поставленной цели (Иванов 1938). Примерно 10–20% нападающих из воды нерп пытаются подвинуть мешающего респондента к освобождению места путём укуса.

Когда такие действия достигают цели, они, вероятно, весьма болезненны – респондент сразу старается убрать (поджать) задние ласты, сворачивая плавательную перепонку в «замок», подскакивает всем телом, разворачивается головой к противнику, иногда буквально огрызается. Во время этих манипуляций нерпа, особенно лежащая на краю камня (а такие животные чаще всех и подвергаются нападению с воды), нередко теряет равновесие и падает в воду, где может вступить в драку с обидчиком. Само действие (укус, угроза укуса) производится молниеносно, за доли секунды, и может повторяться несколько раз подряд. В силу анатомических особенностей нерпа может эффективно провести укус только в узком месте – за голень заднего лапа (что и наблюдается на видео) (рис. 5).

Некоторые нерпы пытаются кусать противника и за другие места (чаще за бок, но и со стороны спины), но это им не удаётся – подкожный жир препятствует «полноценному» укусу (рис. 6B-6D). К укусам чаще прибегают нерпы, нападающие с воды, а объектами нападения служат нерпы, занимающие место на лёжках (на камнях). Однако бывают и сцены, когда лежащая на камне нерпа, защищая своё место, недвусмысленно угрожает раскрытой пастью соседу (рис. 6F).

Например, между лежавшим на камне животным и другой более крупной нерпой, которая, выбравшись на камень, умащивалась рядом, наблюдали обоюдное трёхминутное (с короткими передышками) очень агрессивное взаимодействие с угрозами укуса, завершившееся миром.



Рис. 5. Укусы за голень свешивающегося над водой заднего лапа нерпы (А–С), забравшейся на камень лаза (стоп-кадр 05.06.2014 г.).

Fig. 5. Biting a seal's hind flipper, hanging over the water (A–C) (freeze frame, June 05, 2014).

Нападения путём обливания (обрызгивания) сородича водой применяют не более 20% животных и наблюдаются немного реже (3%), чем укусы (4%), особенно в ситуациях, когда нерпы лежат по краям Камушка, мешая другим особям выбраться на него. По словам Т. М. Иванова, ни одна нерпа не выдерживает такого натиска и уходит в воду (Иванов 1938), что, по нашим наблюдениям, далеко не так, но целенаправленное обливание водой (как и угроза укусом или сам укус) вполне действительно (Петров и др. 2021в). Нерпам очень не нравится, когда на них попадает вода, они отворачиваются, отодвигаются подальше от края камня, вытягивают шею и трясут

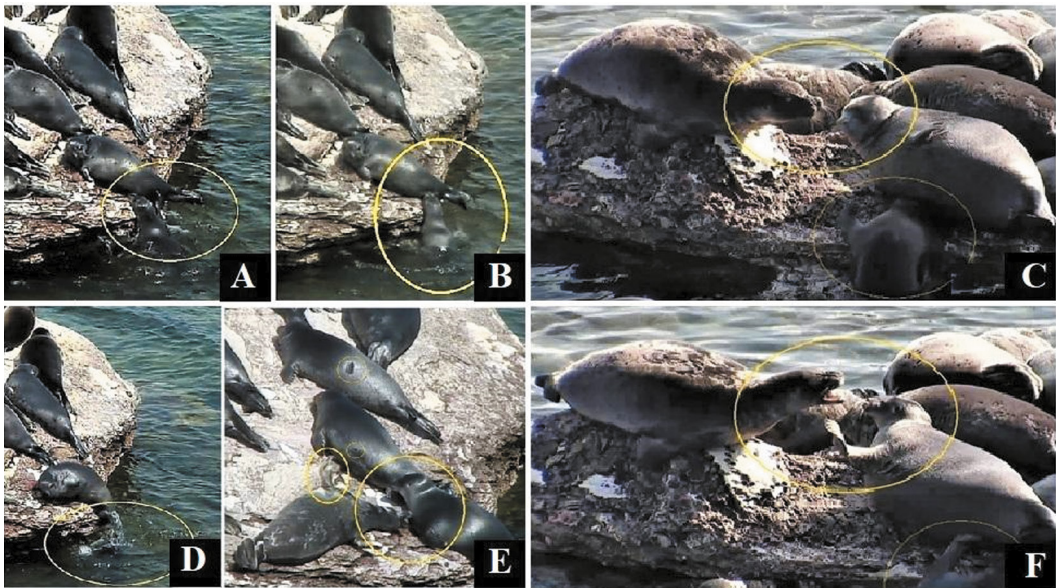


Рис. 6. Попытка забраться на пологий край Камушка при низкой воде (А), попытка укуса за бок конкурента (В) и его падение в воду (С); лежащая на спине нерпа замахивается правым передним ластом и угрожает укусом сородичу (D), выбирающемуся на Камушек; (стоп-кадры 05.06.2012 г.); выпад головой (E) и демонстрация зубов (F), маленькая нерпа царапает более крупную из воды (стоп-кадр 11.06.2017 г.).

Fig. 6. An attempt to climb the edge of the Kamushek rock at low tide (A), an attempt to bite a competitor's side (B) and its fall into the water (C); a seal lying on its back swings with its right front flipper and threatens to bite another seal (D) climbing the Kamushek rock (freeze frames, June 05, 2012); headbutting (E) and showing teeth (F), a small seal scratches a larger one from the water (freeze frame, June 11, 2017).

головой (стряхивая воду) и нередко сходят в воду. Обычно такое действие направлено на конкретную особь с целью вынудить её уступить место на лёжке (рис. 3 D, 3 F). Но мы наблюдали, как медленно проплывающая вдоль Камушка взрослая нерпа, по очереди обрызгала всех сородичей, лежащих на краю, и даже не предприняв попытки выбраться на лёжку, уплыла восвояси. Такое поведение можно расценить как «хулиганство», но никак не игру, поскольку респондентам эта процедура явно не нравилась. В другом эпизоде крупная нерпа с воды несколько раз нападала с угрозой укуса сразу на двух конкурентов, продолжительное время занимающих лёжку. Каждый раз, получая отпор, она так и не смогла вылезти на камень, и «в сердцах» несколько раз ударила ластом по воде. Снова предприняв неудачную попытку выбраться, нерпа облила конкурентов водой и удалилась.

Мы наблюдали попытки обливания водой конкурента одновременно двумя передними лапами, но это плохо получается и выглядит забавно. Таким образом, обрызгивание сородича, лежащего на камне – не только угроза или приём поведения для побуждения респондента к соответствующим действиям, но и проявление эмоций, в данном случае раздражения. Плескания с брызгами распространены среди играющих в воде неполовозрелых особей обыкновенного тюленя *Phoca vitulina* Linnaeus, 1758 (Bishop 1967; Wilson 1978), а взрослые тюлени могут плескаться во время ухаживания, чтобы привлечь самок в период течки, запугать конкурентов и заявить о своём превосходстве (Sullivan 1981). Если в ответ на полученный сигнал респондент уходит от контакта, покидая свою лёжку, то мы классифицируем это поведение как **бегство**. Нерпы часто прибегают к такому поведению: частота использования этого паттерна на Камушке составляет 16%, а на отдельных камнях \approx 25% (таблица). В ответ на бегство у побеждающей нерпы могут проявляться такие паттерны, как **погоня и преследование** (не более чем у 10% особей). Они очень кратковременны и наблюдаются только в воде, когда возникают драки рядом с камнями за право занять эту территорию. Судя по тому, что удаётся разглядеть в прозрачной воде, преследование не бывает дальним – отогнав противника на 2–3 м, нерпа успокаивается. При этом респондент, как и в случаях с ларгой (Волошина 2007), нередко убегает по типу «торпедного плавания» – очень быстро и по прямой в сторону открытого «моря». У молодых животных погоню и преследование обычно рассматривают как игровое поведение, но у взрослых эти модели поведения явно связаны с агрессией.

Другие приёмы борьбы применяются относительно редко, за исключением *зевания*. В поле зрения наблюдателя зевающие нерпы попадают часто. Но зевание – не просто физиологический дыхательный акт, а может демонстрировать «вооружённость» зевающего и служить предупреждением сородичам, тем более что нередко зевание выглядит весьма устрашающе (и часто сопровождается звуком), хотя и не адресовано кому-то конкретно (рис. 7). Как полагают зоопсихологи, в связи с зеванием вторично появился такой акт угрозы, как раскрытие челюстей (Фабри 1999).

К другим приёмам мы отнесли случаи необычного (крайне редкого) поведения нерп. Так, мы наблюдали три случая, когда нерпа, схватив конкурента зубами за плавательную перепонку заднего лапа, стаскивала его с камня в воду. Однако жёсткость этих схваток не шла ни в какое сравнение с аналогичным паттерном поведения ларги, у которой очень крепкая хватка зубами оставляет на теле соперника глубокие раны, кровоточащие 3–4 дня (Волошина 2007).

Ненамного чаще у нерпы наблюдали сталкивание конкурента с камня телом (обычно «хвостовой частью») (рис. 8). Интересен эпизод, когда у лаза на Камушек

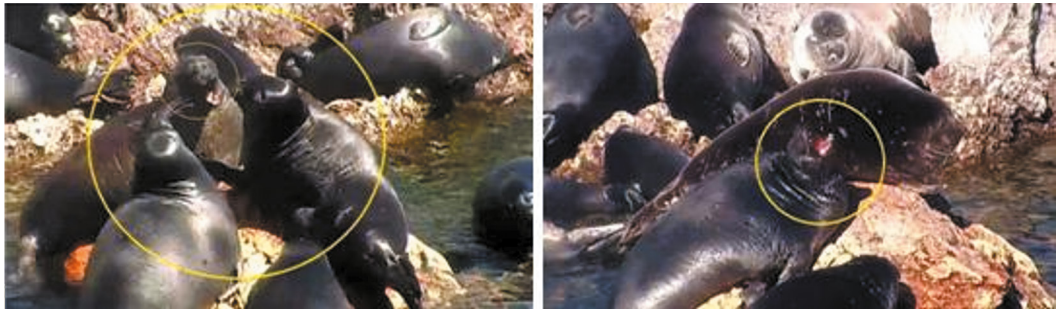


Рис. 7. Зевание взрослой нерпы (справа) выглядит не менее устрашающе, чем угроза укусом (слева) (стоп-кадры 02.06.2014 и 13.06.2020 г.).

Fig. 7. The yawning of an adult seal (right) looks just as intimidating as the threat of a bite (left) (freeze frames, June 02, 2014 and June 13, 2020).

несколько минут шла коллективная драка за право предпринять попытку выбраться на камень (рис. 9). Животные активно нападали друг на друга и не давали никому выбраться на сушу, при этом на камне было предостаточно свободного места. Ситуация усугублялась тем, что из-за низкого уровня воды нерпам было трудно преодолеть высокий «порог» лаза, и процесс занимал некоторое время. Поэтому конкуренты успевали помешать завершить выход на субстрат. Такая ситуация стала причиной взаимного раздражения и агрессии сразу нескольких животных.

Около других камней (скал) подобного поведения ни разу не наблюдали. Более того, когда на лежбищном участке практически все лежки на отдельных камнях заняты, неустроенные нерпы плавают между камней в поисках места, практически

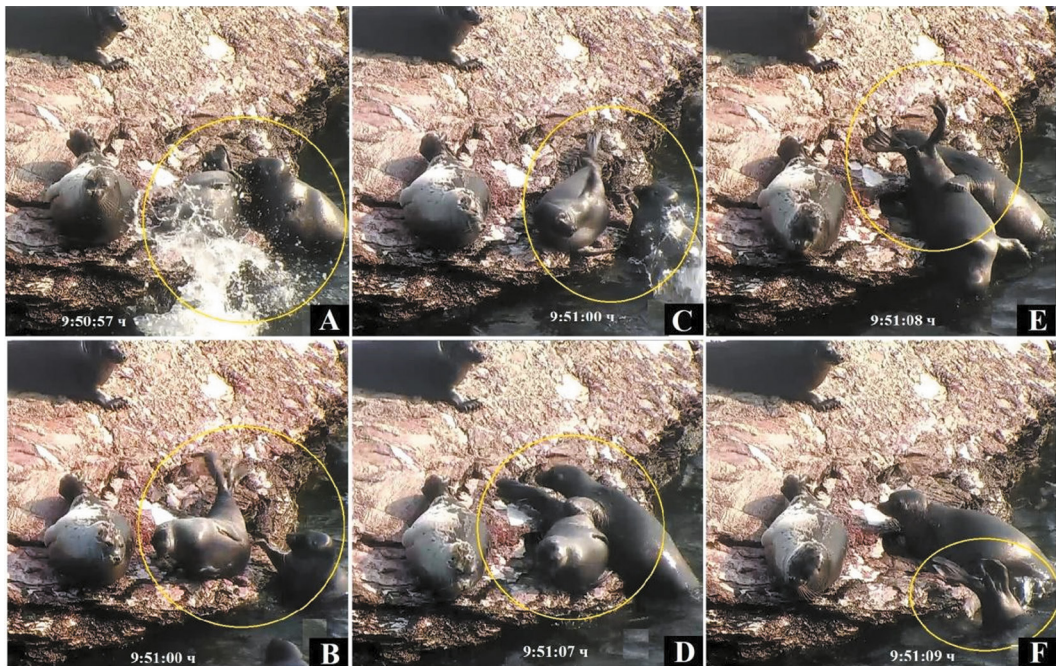


Рис. 8. Обливание водой (А), царапанье ластом (В) и стадии сталкивания соперника телом (С–F, стоп-кадры 23.07.2014 г.).

Fig. 8. Splashing water (A), scratching with a flipper (B) and the stages of pushing the opponent with the body (C–F, freeze frames, July 23, 2014).

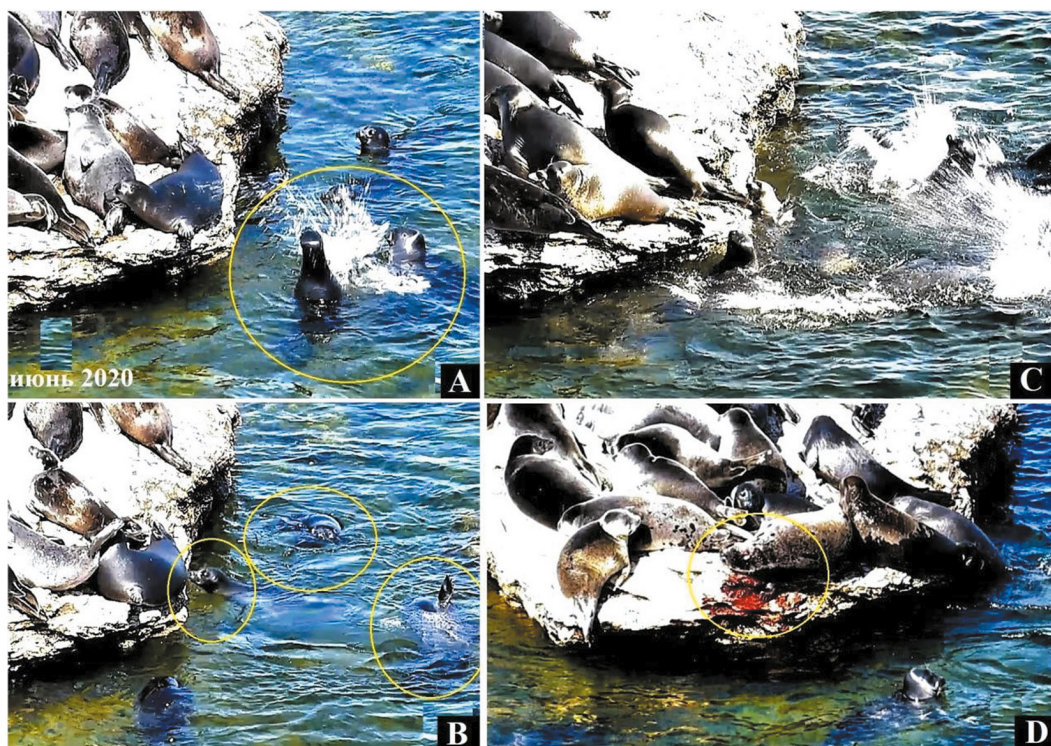


Рис. 9. Драка нерп в воде за право воспользоваться лазом (А, В, С) и тычок мордой в бок лежащей на краю камня большой нерпы (В) сопровождаются обрызгиванием (А, С); на краю Камушка нерпа с кровоточащей (свежей) раной (D), явно полученной в подобной схватке (стоп-кадры 10 и 17.06.2020 г.).

Fig. 9. Seals fighting in the water for the right to use the entrance hole (A, B, C) and nudging a muzzle into the side of a large seal lying on the edge of the rock (B) are accompanied by splashes (A, C); A seal with a bleeding fresh wound on the edge of the Kamushek rock (D), clearly obtained in a similar fight (freeze frames, June 10 and 17, 2020).

не делая серьёзных попыток согнать лежащих особей. Нерпы предпочитают дожидаться, когда найдётся свободное место. Также поступает тихоокеанский подвид обыкновенного тюленя (Neumann 1999), но плавающие нерпы (если их много) при этом постоянно сталкиваются между собой и дерутся. С другой стороны, на видеоматериалах отмечено много, казалось бы, беспричинных нападений на мирно лежащих соседей (рис. 10).

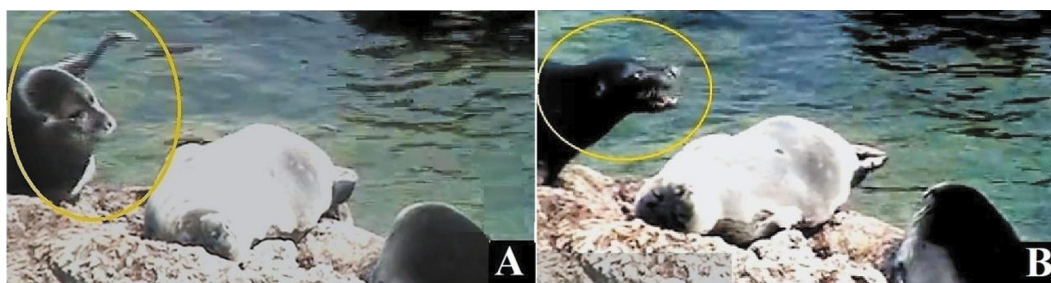


Рис. 10. Внешне немотивированная агрессия высокой интенсивности (стоп-кадр 22.06.2011 г.).
Fig. 10. Apparently unmotivated intense aggression (freeze frame, June 22, 2011).

Показательна мизансцена, когда давно лежащая на вершине камня взрослая самка, более 2 мин многократно угрожала мелкой нерпе, вылезшей на тот же камень значительно ниже, ложными выпадами головы (она физически не могла достать оппонента). При этом мелкая нерпа, не обращая внимания на действия соседки, и даже не смотря в её сторону, продолжала умищаться, демонстрируя отсутствие чёткой иерархии доминирования в поведении на лежбище. Вообще молодые особи не проявляют особого страха перед более сильными, они спокойно лежат рядом с большими нерпами и даже могут вступать с ними в агрессивные взаимоотношения по своей инициативе (Petrov et al. 2022). Похожее поведение отмечено у западно-атлантического обыкновенного тюленя (Honeywell, Maher 2017). Тем не менее за счёт физического превосходства крупный тюлень всё же с большей вероятностью отстоит свою территорию (нежели мелкий, который с большей вероятностью прекратит взаимодействие и отступит (Haley 1994; Arnott, Elwood 2009). Примечательно, что, когда в залёжке две-три нерпы проявляют друг к другу агрессию, остальные члены залёжки не реагируют на происходящее и не прерывают своих занятий (отдых, сон).

Особо следует сказать о **тактильных сигналах** (через кожный покров). Провести четкую границу между невинными тактильными взаимодействиями и более грубыми, которые, вероятно, несут более чувствительный сигнал, достаточно трудно, и в качестве таковой мы принимаем наличие или отсутствие видимой реакции респондента. По этому критерию большинство тактильных сигналов не относится (или условно относится) к сигналам агрессии, поскольку очень часто остаются безответными. Кожно-жировая ткань тюленей имеет демпферные свойства (Белькович 1964), и животные могут оказывать многократное и продолжительное местное давление ластом на кожу с разными градиентами (поглаживание, скребки, постукивание, легкие тычки мордой в бок и т. п.), определяющими функции этого паттерна – от успокаивающих «мягких» почёсываний до выражения «просьбы» или «требования» совершить действие. Относительно интенсивные тактильные сигналы обычно побуждают респондента уступить дорогу (подвинуться) или освободить место, при этом нередко респондент начинает отмахиваться ластом в ответ, демонстрируя неудовольствие. Повторяющиеся «поглаживания» (почёсывания) разных участков тела респондента часто продолжаются несколько минут, при этом респондент, не возражая против них, скорее всего, получает удовольствие. Почёсывание соседа больше присуще молодым и неполовозрелым нерпам, а взрослые самцы (аргалы) и матери самки этим почти не занимаются (вероятно, имеет значение статус индивидуума). Некоторые авторы считают, что подобные поведенческие паттерны ларги не являются агрессивными, потому что направлены на установление индивидуальной социальной дистанции (Нестеренко, Катин 2014). По их мнению, наблюдаемая иногда «конкуренция» за наиболее удобные участки на восстановительных лежбищах ларги «кажущаяся», поскольку демонстрирует «не столько стремление прогнать, сколько желание лечь рядом» (Нестеренко, Катин 2014, с. 130). Однако в такой ситуации у байкальской нерпы второй участник общения (уже лежащий тюлень) может проявлять агрессию, поскольку он может не хотеть, чтобы кто-то лёг рядом. Добавим, что иногда взаимным касанием («троганием» или «почёсыванием») занимаются одновременно несколько байкальских нерп (рис. 11), общение становится коллективным, и тогда не всегда понятно, кто чего добивается своими действиями. При большой плотности залёжки, часто наблюдаемой на Камушке, случается «цепная реакция», когда действия новой вылезшей на камень особи будоражат несколько лежащих сородичей – все они начинают так или иначе задирать соседей, но реагируют по-разному.



Рис. 11. Взаимное почесывание (трогание) нерп на лежке (стоп-кадр 10.06.2017 г.).

Fig. 11. Mutual scratching (touching) on a haul-out (freeze frame, June 10, 2017).

При этом об установлении оптимальной дистанции между соседями по залёжке, как отмечено у ларги (Волошина 2007), речи нет. Только отдельные сцены допускают подобную трактовку².

Интерпретация такого сигнала, как **демонстрация вибрисс** в варианте «у кого длиннее», затруднительна (Petrov et al. 2022), хотя отмечено, что «контакт вибрисс» является агонистическим сигналом и используется тюленями при приветствии (Bonner 1968; Bonner, Laws 1964; Orr, Poulter 1967), а придание вибриссам разного положения у млекопитающих считается мимическим выражением (Фабри 1999).

На исход взаимодействия двух особей влияют степень «асимметричности» столкновения, когда один из участников имеет преимущество. Например, первенство обладания лёжкой (Haley 1994; Kvingedal, Einum 2011), когда особи, занимающие место на лёжке, защищают свою территорию с большей интенсивностью, нежели новые претенденты (тюлени из воды) пытаются её занять (Honeywell, Maher 2017). Другое преимущество – более удобная позиция обороняющегося (на камне) (Петров и др. 2021). У байкальской нерпы такие взаимодействия в 70–80% случаев заканчиваются победой обороняющегося. На самцах калифорнийского морского льва *Zalophus californianus* Lesson, 1828 показано, что с большей вероятностью выигрывают «бои» инициаторы агонистических взаимодействий (Jacobs et al. 2008), что объясняется внутренним состоянием и настроением особи (Тинберген 1969). Например, мы наблюдали плавающую байкальскую нерпу (с бельмом), уровень агрессии которой был значительно выше обычного³, что, возможно, объясняется последствиями получения травмы (Petrov et al. 2022). Мы заметили, что разные особи байкальской

² Например, две лежащие в пол-оборота друг к другу нерпы в течение 1 мин 20 с как бы бьют друг друга передними лапами (один правым, другой левым), успокаиваются и остаются лежать в тех же позах, не сдвигаясь с места (между телами 15–20 см).

³ Эта нерпа, используя самые действенные приёмы, в течение 8 мин пыталась согнать лежащую на камне нерпу в воду; после того, как цель была достигнута, она заняла освободившееся место и сразу начала ссориться с другими членами залёжки.

нерпы в одной и той же жизненной ситуации проявляют агрессию в разной степени, при этом физически сильные могут быть миролюбивыми, а слабые – весьма злобными (Petrov et al. 2022), что объясняется особенностями психологии индивидуумов (Фабри 1999).

Байкальская нерпа вне воды довольно молчаливая, и перечисленные внутривидовые сигналы не сопровождаются вокализацией⁴, чем она отличается, например, от ларги, которая при залегании на лежбищах стремиться «лечь как можно ближе друг к другу, из-за чего возникают конфликты», сопровождаемые вокальными сигналами (предупреждающий рев, лай, вой, чихание, и фыркание как постоянный фоновый сигнал) (Волошина 2007, с. 126). У тихоокеанского обыкновенного тюленя также существует вокальная угроза/предупреждение (рычание) (Sullivan 1982; Neumann 1999). Однако на лежбище нерп не царит тишина. Постоянное бульканье воды (от перемещений животных и от волн), отдалённо напоминающее шум небольшого водопада – постоянное шумовое оформление лежбища. К нему добавляются звуки механического (не вокального) генезиса, производимые животными, например, шлепками ластом по телу, а также фыркание при выныривании (освобождение дыхательных путей от воды), клцание зубами. Вынужденное ныряние испуганного животного в воду (бегство), также часто имеет очевидную акустическую составляющую, несущую информацию для других животных, располагающихся в пределах досягаемости звукового сигнала: громкий всплеск воды при нырянии служит сигналом тревоги, оборонительным сигналом, характерным и для других видов тюленей (Волошина 2007).

Крайне редко агрессия байкальской нерпы бывает направлена не на сородича. За все время наблюдений был единственный случай преследования плывущей нерпой утки, что мы расценили как игру, а не преследование потенциальной добычи (наблюдение 2021 г.). Отмечалось, что нерпа отмахивается от чаек *Larus argentatus mongolicus* Suschkin, 1925 (Иванов 1938), но мы такого не наблюдали – чайки, как и вороны *Corvus cornix* Linnaeus, 1758, обычно спугивают нерп с залёжек, хотя прямой агрессии птицы не проявляют. Одним ранним июльским утром 2021 г. на лежбище появилась лисица (*Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758), долго пытавшаяся достать какую-то падаль, застрявшую между камней в урезе воды. Но в контакт с нерпами она не вступала, а останками маленькой нерпы (?) после её ухода заинтересовались сначала вороны, потом чайки.

Выводы

Приведённые данные об агрессивном поведении байкальской нерпы позволяют заключить, что этот вид тюленей не настолько миролюбивый, как полагали прежде, но намного менее агрессивный, по сравнению с обыкновенным тюленем, ларгой, а также с каспийской нерпой (данные авторов и личное сообщение Т. Ю. Лисицыной). Вероятно, байкальская нерпа достаточно долго эволюционировала в изолированном, внутриконтинентальном водоёме при низкой начальной численности (Sasaki et al. 2003), в условиях практически полного отсутствия врагов (в том числе в силу своей экологии). В ходе этой эволюции естественный отбор свёл к минимуму агрессивное поведение немногочисленных вселенцев, несмотря на общую зависимость от идентичных ресурсов и потенциальные конкурентные отношения по мере роста численности, усугубляемые пространственной ограниченностью озера. Вероятно, по этой

⁴ На лежбище бывают слышны трудно передаваемые звуки (пр-р..., у-ую... хр-р..., у-у), но их назначение неизвестно.

причине агонистическое поведение байкальской нерпы на береговом лежбище достаточно разнообразно и содержит минимум 20 паттернов, из которых только 3–4 имеют относительно интенсивное физическое воздействие на респондента (контактные). Арсенал паттернов вмещает большой набор сигналов, контекстуальное значение которых определяется как «я сдаюсь, потому что признаю твою силу» (Фабри 1999), которые понижают уровень агрессии респондента, вплоть до полного её прекращения. Умиротворяющие (успокаивающие) паттерны позволяют байкальской нерпе создавать на ограниченном пространстве береговых лежбищ относительно многочисленные групповые сообщества и достаточно мирно сосуществовать, не нанося друг другу ощутимого урона, ограничиваясь редкими лёгкими ранениями.

Количественно определить, сколько времени нерпы тратят на агрессивное поведение на береговых лежбищах, по нашим материалам затруднительно, однако, по визуальной оценке, оно составляет незначительную часть бюджета, в том числе и потому, что у байкальской нерпы такие контакты очень кратковременные. Несомненно, что практически все агонистические взаимодействия нерп на береговых лежбищах обусловлены конкуренцией за территорию, поскольку этот ресурс ограничен. При этом наиболее часто используются такие паттерны, как замахивание передним ластом и удар ластом (имитация и контактный), а также драки (в воде). Из умиротворяющих паттернов наиболее часто используются тактильные воздействия разной интенсивности и сход в воду (бегство).

Благодарности

Авторы благодарят технический персонал Байкальского музея Сибирского отделения РАН, обеспечивший проведение видеосъёмки 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)

- Белькович В. М.** 1964. Строение кожного покрова некоторых ластоногих // Морфологические особенности водных млекопитающих. – М.: Наука. С. 5–47. (**Belkovich V. M.** 1964. The structure of the skin of some pinnipeds]. In: Morphological features of aquatic mammals. M.: Science, pp. 5–47. [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 NI pri Vostochno-Sibirskom gosudarstvennom universitete* 8 (1/2): 1–119. [In Russian].)
- 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.** 1973. Поведение и звуковая сигнализация северного морского котика (*Callorhinus ursinus*) на лежбище // *Зоологический журнал*. Т. 52. Вып. 8. С. 1220–1228 (**Lisitsyna T. Yu.** 1973. Behavior and sound signaling of the northern fur seal (*Callorhinus ursinus*) on a rookery. *Zoologicheskij Zurnal* 52 (8): 1220–1228. [In Russian].)
- Лисицына Т. Ю.** 1976. Территориальное поведение сивучей *Eumetopias jubatus* (Otariidae) // *Зоологический журнал*. Т. 55. Вып.3. С. 408–420. (**Lisitsyna T. Yu.** 1976. Territorial behavior of sea lions *Eumetopias jubatus* (Otariidae). *Zoologicheskij Zurnal* 55 (3): 408–420. [In Russian].)
- Лисицына Т. Ю.** 1981. Структура лежбищ и социальное поведение ушастых тюленей // Вопросы териологии: Экология, структура популяций и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих. – М.: Наука. С. 99–150. **Lisitsyna T. Yu.** 1981. [Structure of rookeries and social behavior of eared seals]. In: [Questions of theriology: Ecology, structure of populations and intraspecific communication processes in mammals]. М.: Science, pp. 99–150.
- Нестеренко В. А., Катин И. О.** 2014. Ларга *Phoca largha* в заливе Петра Великого. – Владивосток: Дальнаука. 219 с. (**Nesterenko V. A., Katin I. O.** 2014 [Spotted seal *Phoca largha* in the Peter the Great Bay]. Vladivostok: Dalnauka, 219 pp. [In Russian].)
- Пастухов В. Д.** 1993. Нерпа Байкала: биологические основы рационального использования и охраны ресурсов. – Новосибирск: Наука. 272 с. (**Pastukhov V. D.** 1993. [Baikal seal: biological basis for the rational use and resource protection]. Novosibirsk: Nauka, 272 pp. [In Russian].)
- Пастухов В. В., Фиалков 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. С. 5–9. (**Pastukhov V. V., Fialkov V. A.** 2011. The removed monitoring in the mode of real time on Ushkaniy islands of Lake Baikal as the modern method of research of the Baikal seal. *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.** 2023. «Мирное» поведение байкальской нерпы *Pusa sibirica* (Gmelin, 1788) на береговых лежбищах // *Биота и среда природных территорий*. Т. 11. № 3. С. 53–74 (**Petrov E. A., Kupchinsky A. B.** 2023. Peaceful behavior of the Baikal seal, *Pusa sibirica* (Gmelin, 1788), on coast rookeries. *Biota and Environment of Natural Areas* 11(3): 53–74. [In Russian]). https://doi.org/10.25221/2782–1978_2023_3_4
- Петров Е. А., Купчинский А. Б., Фиалков В. А.** 2021. К вопросу о значении береговых лежбищ в жизни байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) в условиях потепления климата // *Международный научно-исследовательский журнал*. № 3. Ч. 2. С. 42–47. (**Petrov E. A., Kupchinsky A. B., Fialkov V. A.** 2021. On the importance of coastal rookeries in the life of Baikal seals (*Pusa sibirica* Gm.) in warming climate conditions. *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. – М.: 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].)
- 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 protected areas]. *Vestnik IrGSHA* 57 (2): 149–155. [In Russian.]
- Amano M., Miyazaki N., Petrov E. A.** 2000. Age Determination and Growth of Baikal Seals (*Phoca sibirica*). In: A. Rossitter and H. Kawanabe (Eds.). *Advances in Ecological Research*. Vol. 31. San Diego, San Francisco, New York, Boston, London, Sydney, Tokyo: Academic Press, pp. 449–462.
- Arnott G. A., Elwood R. W.** 2009. Assessment of fighting ability in animal contests. *Animal Behaviour* 77: 991–1004. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.02.010>
- Bishop R. H.** 1967. Reproduction, age determination, and behavior of harbor seal, *Phoca vitulina* L. in the Gulf of Alaska. M. S. Thesis. University of Alaska. Fairbanks, 121pp. <http://hdl.handle.net/11122/8256>
- 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., Aurióles-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>
- Bonner W. N.** 1968. The fur seal of South Georgia. *British Antarctic Survey Scientific Reports* 56: 1–81.
- Bonner W. N., Laws, R. M.** 1964. Seals and sealing. In: *Antarctic Research*. R. Priestly, R. J. Adie, and G. de Q. Robins (Eds). London: Butterworths, pp. 163–190.
- Christenson T. E., Burney L.** 1978. Aggression in the Female Northern Elephant Seal, *Mirounga angustirostris*. *Behaviour* 64 (1/2): 158–172.
- 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>
- Godsell J.** 1988. Herd formation and haul out behavior in harbor seals *Phoca vitulina*. *Journal of Zoology* 215 (1): 83–98.
- Haley M. P.** 1994. Resource-holding power asymmetries, the prior residence effect, and reproductive payoffs in male northern elephant seal fights. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 34: 427–434.
- Honeywell A., Maher Ch.** 2017. Intensity, rate, and outcome of agonistic interactions in harbor seals (*Phoca vitulina concolor*) vary with density on haul-out ledges. *Journal of Mammalogy* 98 (1): 135–142. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyw155>
- 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>
- Kvingedal E., Einum S.** 2011. Prior residency advantage for Atlantic salmon in the wild: Effects of habitat quality. *Behavioral ecology and sociobiology*. 65:1295–1303. <https://doi.org/10.1007/s00265-011-1143-0>.
- Neumann D. R.** 1999. Agonistic behavior in harbor seals (*Phoca vitulina*) in relation to the availability of haul-out space. *Marine Mammal Science* 15: 507–525.
- Neumann D. R.** 2006. Agonistic behavior in harbor seals (*Phoca vitulina*) in relation to the availability of haul-out space. *Marine Mammal Science* 15 (2): 507–525. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.1999.tb00816.x>
- Orr R. I., Poulter T. C.** 1967. Some observations on reproduction, growth and social behavior in the Steller sea lion. *Proceedings of the California Academy of Sciences* 35: 193–226.
- Petrov E. A., Kupchinsky A. B., Fialkov V. A.** 2021a. 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.** 2021b. The Importance of Hauling Grounds in the Life of the Baikal Seals (*Pusa sibirica* Gmelin 1788, Pinnipedia):

2. Behavior on Hauling Grounds. *Biology Bulletin* 48 (9): 1715–1728. <https://doi.org/10.31857/S0044513421060106>
- 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>
- Reeves R. R., Stewart B. S., Clapham P. J., Powell J. A.** 2002. Guide to Marine Mammals of the World. New York: Alfred Knopf, Inc., 527 pp.
- Riedman M.** 1990. The Pinnipeds: Seals, Sea Lions, and Walruses. Berkeley. Los Angeles. Oxford. University of California Press, 439 pp.
- Sasaki H., Numachi K., Grachev M. A.** 2003. The origin and genetic relationships of the Baikal seal, *Phoca sibirica*, by restriction analysis of mitochondrial DNA. *Zoological Science* 20: 1417–1422. DOI:10.2108/zsj.20.1417
- Sebeok T. A.** (Ed.). 1968. Animal communication. Techniques of study and results of research. Bloomington, London: Indiana University Press, 686 pp.
- Sullivan R. M.** 1982. Agonistic Behavior and Dominance Relationships in the Harbor Seal, *Phoca vitulina*. *Journal of Mammalogy* 63 (4): 554–569.
- Wilson S. C.** 1978. Social organization and behavior of harbor seals, *Phoca vitulina concolor*, in Maine. U. S. Marine Mammal Commission. Contract no. MM6AC013.