

## **РАЗНООБРАЗИЕ СОЦИАЛЬНЫХ СТРУКТУР У EQUIDAE (PERISSODACTYLA, MAMMALIA)\***

**Н.Н. Спасская**

*Зоологический музей МГУ имени М.В. Ломоносова; equusnns@mail.ru*

В работе представлен обзор разнообразия социальных структур у видов семейства Equidae на основании литературных данных (более 140 источников) и оригинальных многолетних наблюдений популяции одичавших лошадей. Показана существенная внутривидовая вариабельность как на уровне подвидов, так и на уровне отдельных популяций. Предполагается возможность представления социальных образований внутри семейства в терминах гомологических рядов изменчивости. Выявленные особенности опровергают устоявшийся дихотомический подход к анализу пространственно-социальной организации Equidae, существующий с 1970-х гг. Обсуждены факторы, которые влияют на пластичность пространственно-социальной организации на популяционном и видовом уровнях.

## **DIVERSITY OF THE SOCIAL ORGANIZATION IN THE EQUIDAE (PERISSODACTYLA, MAMMALIA)**

**N.N. Spasskaya**

*Zoological Museum of Lomonosov Moscow State University; equusnns@mail.ru*

The article provides an overview of the diversity of the social organization in the species of the family Equidae based on both published data (more than 100 sources) and the original long-term observations on a feral horse population (Vodny Isl., “Rostovsky” Natural Reserve). An essential intraspecific variability at the levels of both subspecies and particular populations is shown. A possibility to represent the diversity of social patterns within the family in the form of homological series is suggested. An important aspect of the functioning of the social structure is the group stability, viz. permanence of its membership and duration of its existence. The revealed features refute strictly dichotomous interpretation of spatial and social organization in Equidae established since 1970s. The factors that affect plasticity of the spatial and social organization at population and species levels are discussed.

A possible way of forming of a highly flexible social structure in the family Equidae is discussed. Its evolution is carried out within a channel delimited by a combination of restricted number of social and behavioral stereotypes. The formation of a particular social structure in particular equid population is determined by a combination of both external (environment) and internal (population) factors. In general, diversity of social and territorial behavior patterns in Equidae reflects diversity of the joint effects of these factors.

The following large-scale classification is suggested to describe diversity of social organization in the Equidae:

**group** is a stable and long existing social unit, while **grouping** is a social unit with non-constant membership and short duration;

**harem, harem group/grouping** consists of a single mature male and several females with offspring;

**bachelor group/grouping** is a union of several males of different ages;

**mixed group/grouping** is a union of individuals of both different sex and age;

**herd** is a second order (level) social unit combining several groups/groupings of varying membership; it is temporary in most cases.

It is emphasized that the study of social and territorial behavior of the horses should employ a specific techniques based on combination of individual identification of the animals and long-term (comparable to the individual animal life span) observations in nature with a minimal human intervention.

Начиная с 1960-х гг. интерес к социальному поведению животных начал расти, достигнув пика в 1980–1990 гг. Именно тогда были проведены многочисленные полевые исследования представителей семейства Equidae, выявлены основные характерные черты их социального поведения. Ещё в 1960-х гг. Клингел после изучения социального поведения трёх видов зебр, диких ослов и куланов предложил выделить два типа пространственно-социальной организации названного семейства, тесно связанных с разнообразием стратегий размножения (Klingel, 1972, 1979; табл. 1). Первый тип организации — так называемый *гаремный*, при котором жеребец охраняет самок своей группы. В такой группе существуют долговременные социальные связи. Второй тип назван *территориальным*, т. к. жеребцы охраняют территории, а самки

могут посещать нескольких самцов. При этом наиболее устойчивыми оказываются связи только между самкой и её неполовозрелым потомством. Выделение этих двух вариантов социальных структур стало основополагающим принципом при дальнейшем обсуждении аспектов поведения Equidae.

За последние несколько десятков лет проведены многочисленные исследования разных видов семейства, в том числе многолетние исследования с индивидуальной идентификацией животных, которые позволили выявить ряд существенных особенностей социального поведения и динамики социальной структуры их популяций. Однако крупной обобщающей работы для этих материалов не появилось, кроме нескольких небольших сводок и статей, рассматривающих отдельные сравнительные аспекты поведе-

**Табл. 1.** Социальная организация современных видов Equidae (по Goodwin, 2002).  
**Table 1.** Social organization in the extant species of Equidae (after Goodwin, 2002).

Типы / виды	Территориальность	Социальные образования	Расселение
<b>ТИП I</b> <i>E. caballus</i> <i>E. przewalskii</i> <i>E. quagga</i> <i>E. zebra</i> <i>E. hartmannae</i>	НЕТ (самцы защищают гарем)	Стабильные гаремные группы (обычно 1 самец и несколько самок)	Полувзрослые самцы уходят из гарема, собираются вместе и формируют холостяцкие группы.  Полувзрослые самки присоединяются к другим гаремам / формируют новые гаремы.
<b>ТИП II</b> <i>E. a. africanus</i> , <i>E. a. somalicus</i> <i>E. asinus</i> <i>E. hemionus</i> <i>E. grevyi</i> <i>E. kiang</i>	ЕСТЬ (самцы защищают территорию)	Нет постоянных связей между взрослыми особями  (самки посещают территории нескольких самцов)	Полувзрослые самцы объединяются и формируют кочующие холостяцкие группы.  Полувзрослые самки посещают территории нескольких самцов.

ния (например, Buisman, Weeren, 1982; Rubenstein, 1982, 1989, 1994; Carson, Wood-Gush, 1983; Keiper, 1986; Linklater, 2000; Rubenstein, Nunez, 2009).

В русскоязычной литературе этот массив данных практически не введён в научный оборот и тема мало обсуждается. Исключение составляет лишь работа Л.М. Баскина (1976), основанная на собственных наблюдениях и предшествовавшая основной массе зарубежных исследований. Несколько общих монографий по поведению лошадей, переведённых и опубликованных в последнее десятилетие (Шеффер, 2004; Уоринг, 2009; МакГриви, 2011), одни из которых носят популярный характер, а другие содержат ряд досадных недочётов, не могут существенно исправить создавшуюся ситуацию. Таким образом, назрела необходимость переосмысления накопленных к настоящему моменту данных

по социальной структуре представителей семейства Equidae.

Одними из основных задач настоящей статьи становится обобщение имеющихся данных по социальной организации представителей семейства Лошадиных как на видовом, так и на популяционном уровне, а также выявление закономерностей при формировании той или иной социальной структуры.

Большая часть статьи будет посвящена обзору литературных данных (более 140 источников) по исследуемому вопросу. Описания в этой части статьи будут приведены по видам (в ряде случаев по подвидам) семейства согласно последней систематической сводке (Grubb, Groves, 2011).

При описании социальных структур одичавших лошадей будут дополнительно привлечены результаты исследований, проведённых автором в 2006–2015 гг. в популяции на о. Водный (Государственный

природный заповедник «Ростовский», Ростовская обл.). Популяция существует с 1950-х гг., первые научные исследования её были проведены в 1984–1988 гг. (Паклина, Климов, 1990). Плановый мониторинг популяции после образования заповедника в 1995 г. начался с 2006 г. (Спасская, Щербакова, 2006; Спасская и др., 2010а,б). Долговременное исследование динамики социальной структуры популяции стало возможным благодаря индивидуальной идентификации особей и фиксации всех изменений статусов животных. Некоторые данные об условиях обитания и демографических параметрах этой популяции представлены в Приложении 1.

Отдельными вопросами, на которых будет заострено внимание, станут использование терминов и выявление факторов, влияющих на социальные структуры.

В заключение предложено объяснять развитие социально-пространственной организации как проявление гомологичных рядов изменчивости социальных образований в семействе Equidae.

## 1. Терминология

Среди зарубежных авторов нет единства в использовании терминологии для обозначения социальных структур у представителей сем. Equidae. Так, размножающуюся социальную единицу называют:

— *стадом* (herd) (Gates, 1979; Zervanos, Keiper, 1979) или *размножающимся стадом* (breeding herd) (Penzhorn, 1984);

— *гаремом* или *гаремной группой* (harem, harem group) (Feist, McCullough, 1975; Salter, Hudson, 1982; McCort, 1984);

— *семейной группой* (family group) (Klingel, 1972);

— *бандой* или *семейной бандой* (band, family band) (Berger, 1977; Waring, 1983; Pacheco, Herrera, 1997; Linklater, 2000 и др.);

— *размножающейся единицей* (breeding unit) (Joubert, 1972, цит. по: Penzhorn, 1984).

Некоторые авторы различают *band* и *group*. В первом случае понимают длительно существующую группу лошадей с устойчивыми социальными связями, во втором случае — группировку менее устойчивую, с непостоянным составом (например, Linklater, 2000).

В отечественной литературе проблемы с терминологией для обозначения объединений лошадей долгое время не существовало, т. к. групповое содержание лошадей практиковалось в двух вариантах: при круглогодичном пастбищном и культурном табунном коневодстве (они будут описаны ниже). В коневодческой литературе семейные группы, возглавляемые жеребцом, называют *косяком*, объединение косяков или вообще лошадей — *табуном* (Баскин, 1976; Свечин и др., 1984). Попытка ввести более подробную классификацию и терминологию групп лошадей была впервые предпринята Л.М. Баскиным (1976) при изучении поведения копытных. В своей работе (с. 11–12) он определяет *группу* как общее название для всех объединений животных со сколь угодно взаимосвязанным поведением; напротив, в *скоплении* такое поведение отсутствует или слабо выражено. Среди *групп* Л.М. Баскин выделяет:

— *семью*, связанную кровным родством;

— *компанию* как группу лично знакомых и привязанных друг к другу животных;

— *парцеллярную группу* лично знакомых животных;

— *косяк* или *гарем* как группу, объединённую доминирующим самцом;

— *стадо* или *табун* как достаточно большие группы (десятки голов и более)

со взаимосвязанным поведением животных.

Из этого разделения видно, что принципиальных различий между *компанией* и *парцеллярной группой* нет, их можно рассматривать как синонимы.

Среди *скоплений* специально выделялась *рыхлая стая*, где животные связаны взаимной сигнализацией, но при описании лошадей Л.М. Баскин этот термин не использует.

В дальнейшем при обсуждении этологической структуры у лошадей Л.М. Баскин описывает *семью* как группу, состоящую из самки с её потомством нескольких лет, и вводит понятие *маточная группа*, которая состоит из самок, одно- и двухгодовалых лошадей (т. е. из нескольких семей). *Компании* оказываются более крупными объединениями, включающими *семьи* и группы особо привязанных друг к другу животных (с. 23). Последние обычно состоят из трёх животных — кобылы, жеребёнка-сеголетка и её более старшего отпрыска. А далее термин *компания* применяется как синоним для *маточной группы* и *косяка* (с. 23–24) и определяется основной единицей этологической структуры популяции (с. 26). Взрослый жеребец, объединяя несколько маточных групп, создаёт *косяк*. Таким образом, чёткого разделения понятий и их иерархии в работе Л.М. Баскина не прослеживается.

Этот недочёт был восполнен в первом оригинальном исследовании социальной организации одичавших лошадей (Паклина, Климов, 1990), где авторы, ориентируясь на иностранные литературные источники, пользуются следующими терминами:

— *гарем* (*гаремная группа*) для обозначения группы, состоящей из взрослого жеребца, нескольких кобыл с потомством или без и молодых животных. Частным

случаем гарема являлась *диада* как долгосрочный союз двух разнополых особей. В гареме выделяли *семейные ячейки*, включающие взрослую кобылу и её потомство;

— *холостяцкие группы*, состоящие из жеребцов разного возраста. Долгосрочный союз двух жеребцов был назван *альянсом*;

— *стадо* как объединение нескольких гаремных групп.

В данной статье прямо не указано, с какого возраста животные считаются взрослыми, но авторы используют методику определения возраста по внешним признакам, описанную в ряде работ (Boyd, 1979; Miller, 1979) и, видимо, следуют предложенной там же возрастной периодизации, где взрослыми считаются животные старше 2-х лет.

В переводе работы Д. Уоринга (2009, с. 211–213) терминологии не уделялось специального внимания, но была сделана попытка использовать русскоязычные аналоги, правда не всегда удачно. Так, при переводе *family (harem) band*, использовались термины *родовая группа, косяк, гарем* в качестве синонимов; *herd* назван *табуном*, как объединение нескольких групп. Для объединений холостяков использовались термины *холостяцкие группы* (*bachelor group*) или *компани*.

В переводном варианте работы П. МакГриви (2011, с. 117–118) прямо указано, что «в табунах различают две основные категории групп: родовые (или же семейные) и холостяцкие. Обычно родовая группа, или косяк, организована подобно гарему, т.е. состоит из жеребца, его кобыл, жеребят и молодых особей». Термин *гаремная группа* здесь не используется.

Как показывает приведённый выше обзор, и в русскоязычной литературе нет единства в использовании специальных терминов.

Подробная типологическая схема социальных систем была разработана Е.Н. Пановым (1983), но он использовал общие понятия для всех животных, не вдаваясь в особенности терминологии в каждой отдельной таксономической группе.

В следующих разделах статьи при описании разнообразия социальных структур у Equidae будут приведены авторские названия. Однако в связи со значительным разбросом в терминологии есть необходимость упорядочивания понятий. В дальнейшем описании я буду придерживаться следующих терминов:

**группа** — для обозначения устойчивого социального образования и **группировка** для обозначения непостоянного по составу и во времени социального образования;

**гарем, гаремная группа/группировка** — состоит из одного половозрелого самца и нескольких самок с потомством;

**холостяцкая группа/группировка** — объединение нескольких самцов разного возраста;

**смешанная группа/группировка** — объединение разнополых и разновозрастных особей.

В типологии социальных систем Е.Н. Панова (1983) это объединения III типа (с разновидностями III.1.А и III.1.Б). Все перечисленные структуры могут отличаться, соответственно, по времени существования.

**Стадо** — объединение второго порядка (уровня), т. е. нескольких групп или группировок разного состава. Стадо имеет в большинстве случаев временный характер.

## 2. Социальная структура у разных Equidae

Наиболее изученными представителями семейства оказываются домашние

лошади и в частности их одичавшие популяции. Именно на их примере будут более подробно описаны виды социальных структур. Если такие же структуры встречаются у других видов, то они будут упомянуты уже без описания, а внимание будет заострено на выявленных особенностях или новых социальных единицах.

### 2.1. Настоящие лошади

За последнее десятилетие систематика настоящих лошадей подрода *Equus s. str.* пересматривалась несколько раз. Проблемным вопросом было систематическое положение тарпана и лошади Пржевальского. Согласно последней систематической сводке (Grubb, Groves, 2011) они выделены в самостоятельные виды: дикая лошадь, или тарпан *E. ferus* Boddaert, 1785; лошадь Пржевальского, или тахи *E. przewalskii* Poliakov, 1881. Для домашней лошади, предком которой считается тарпан, и её одичавших популяций используется название *Equus caballus* Linnaeus, 1758. Подробнее о видовых названиях см.: Павлинов, Хляп (2012).

#### 2.1.1. Домашние лошади и их одичавшие популяции

Групповое содержание домашних лошадей встречается при круглогодичном пастбищном и культурном табунном коневодстве. Круглогодичное пастбищное табунное коневодство мясо-молочной направленности практикуется для ряда российских аборигенных пород лошадей, например: башкирской, якутской, алтайской, тувинской, бурятской, забайкальской. Косяки самостоятельно круглогодично находятся на пастбище, контроль за ними осуществляется периодически (кроме дойного стада), несколько раз в год поголовье может собираться вместе (стабуниваться) для таврения животных

и отделения молодняка. Из молодняка 1–2 лет формируют отдельные группы, которые пасутся под предводительством старого жеребца или мерина. Таким же образом содержатся и некоторые зарубежные породы — шетландский, эксмурский и уэльский пони, соррайская, камаргская, кушумская, адаевская и другие. В некоторых случаях используют дополнительно сарайно-базовую форму содержания (Гуревич, 2001), когда лошадей часть года подкармливают и укрывают в искусственных сооружениях. В англоязычной литературе такие формы содержания лошадей получили название *free roaming* или *free randing*.

При культурном табунном коневодстве подкормку лошади получают зимой регулярно, а летом — при выгоне на пастбища. Жеребят отбирают в возрасте 6–8 месяцев и содержат на базах (левадах). Вне случного периода отдельно содержат и жеребцов-производителей либо в денниках, либо в отдельных табунах. Основную массу лошадей разделяют по полу и возрасту и собирают в табуны. Различают маточные табуны (с жеребятами до отъёма) и табуны молодняка. Эти табуны на пастбищах находятся под постоянным наблюдением табунщиков. В зависимости от племенных задач в период размножения в табун маток запускают жеребцов, которые самостоятельно в результате конкурентных сражений образуют свои косяки, или косяки подбираются под каждого жеребца табунщиками (Каштанов, 2011). Подобным образом содержат племенных лошадей донской, будённовской, кабардинской и ряда других пород.

Из приведённого выше описания табунного коневодства следует, что естественные, т. е. самостоятельно образующиеся лошадьми социальные ячейки, — это косяки. Далее на примере одичавших

популяций домашних лошадей будут показаны и другие варианты естественных социальных структур. Литература по поведению одичавших лошадей очень обширна, поэтому в настоящей работе будет проанализирована и упомянута лишь часть работ. Основное внимание будет уделено публикациям, а) которые непосредственно касаются социальной структуры популяций и б) в которых описываются популяции, структура которых минимально нарушена из-за воздействия человека.

Социальная структура одичавших лошадей может включать несколько образований — гаремные и холостяцкие группы/группировки, объединения смешанного состава и объединения второго порядка (стада, табуны), а также одиночных животных.

**Гаремная группа** (*harem band, family band*) состоит из гаремного жеребца, нескольких половозрелых кобыл и их потомства нескольких лет (см., например, Berger, 1977; Rubenstein, 1981; Carson, Wood-Gush, 1983; Waring, 1983; Keiper, 1986; Linklater, 2000; Linklater et al., 2000). Количество половозрелых самок в гаремной группе может определяться силой и опытом жеребца, выражающихся в его способности сохранять целостность группы и защищать её от посягательств других жеребцов (Haupt, Keiper, 1982). Семейная группа является наиболее стабильной социальной единицей, между членами которой устанавливаются прочные связи. Половозрелые члены группы составляют постоянный костяк, который может существовать продолжительное время (не менее нескольких лет, по нашим наблюдениям 5 лет и более). Срок владения гаремом у жеребцов может достигать более 10 лет (Keiper, 1986). Состав гаремов достаточно постоянен, изменения

в них возможны в основном за счёт ухода молодых животных, переходы которых из группы в группу являются обязательным условием поддержания структуры популяции и способом избегания близкородственного скрещивания. Молодые животные могут покидать группу: кобылки переходят в другие гаремы (самостоятельно или в результате насильственного угона другим жеребцом), жеребчики в основном в результате изгнания их гаремным жеребцом присоединяются к холостяцким группам/группировкам (Rutberg, 1990; Monard et al., 1996).

Есть единственная описанная популяция с нестабильными гаремами, обитающая в Rachel Carson Estuarine Sanctuary в Северной Каролине, США. В течение времени исследования (1985–1986 гг., всего 235 часов наблюдений) 30% взрослых кобыл сменили гаремные группы, в основном это происходило в конце зимы. Было показано, что стабильность гаремной группы не зависела от возраста кобыл и гаремных жеребцов, а также размера группы, но присутствие субдоминантного жеребца (см. ниже смешанные — много-самцовые группы) повышало стабильность группы (Franke Stevens, 1990). Однако в работе не указано, какой возраст лошадей был принят за категорию «взрослые». Вполне вероятно, что здесь имело место расселение молодых кобыл.

Размер гаремных групп, как правило, составляет в среднем 5–12 особей, крупные гаремы встречаются в популяциях, где в результате управления изменяется соотношение полов, а более мелкие группы — на территориях с ограниченными ресурсами (см. Linklater, 2000).

**Холостяцкая группа/группировка** (bachelor group) состоит из жеребцов разного возраста. В неё входят как молодые животные (с 2-летнего возраста),

недавно покинувшие семейную группу, так и половозрелые особи, которые ещё не успели создать собственную гаремную группу или, наоборот, её потеряли. Старые гаремные жеребцы, потерявшие в конкурентной борьбе свой гарем, как правило, становятся одиночками и к холостякам не присоединяются. Для холостяков принято использовать термин *группировка* (group), подчёркивая тем самым её непостоянный состав. Действительно, холостяки стремятся обзавестись гаремами — отбить кобыл из других гаремов, затабунить отделившихся от родительских групп молодых самок или изгнать стареющего гаремного жеребца и занять его место в гареме, если он уступит холостяку в силе и упорстве. Однако отдельные жеребцы могут иметь тесные дружеские отношения и держаться вместе (Feist, 1975; Welsh, 1975; Berger, 1977; Rubenstein, 1981; две первые ссылки по: Keiper, 1986). Так, в популяции одичавших лошадей Ростовского заповедника мы на протяжении 1–3 лет наблюдали устойчивые взаимоотношения нескольких холостяков, образующих ядро группировки. Таким образом, можно считать, что для холостяков уместно использовать оба термина — *группа* и *группировка*. Размер холостяцких групп в среднем 4–7 животных, более крупные формирования встречаются редко (см. Linklater, 2000).

**Одиночные животные** также встречаются в популяциях. Чаще всего ими являются старые жеребцы (есть упоминание о кобылах: Hoffmann, 1983b), либо молодые жеребцы, изгнанные из гаремов и не присоединившиеся к какой-либо холостяцкой группе (Rubenstein, 1981; Hoffmann, 1983a; Pacheco, Herrera, 1997; Linklater et al., 2000). В последнем случае одиночками они могут быть непродолжительное время — от нескольких недель до полугода.



**Группы/группировки смешанного состава.** Помимо перечисленных выше вариантов групп ряд исследователей отмечает во многих популяциях одичавших лошадей социальные образования, отличающиеся по составу от стандартных гаремных и холостяцких. Так как в литературе не было введено обобщающего названия для таких формирований, был предложен термин «смешанные» (Щербакова, Спасская, 2009). Смешанные группы/группировки включают:

*а) гаремные группы* с несколькими взрослыми жеребцами (multi-stallion bands, multiple males bands, harem bands with two stallions) (Berger, 1977; Miller, Denniston, 1979; Miller 1981; Salter, Hudson, 1982; Hoffman, 1983a,b; Keiper, 1986; Franke Stevens, 1990; Pacheco, Herrera, 1997; Linklater, 2000; Linklater et al., 2000; Спасская, Щербакова, 2006; Спасская и др., 2010а) — количество жеребцов здесь меньше или равно количеству кобыл, жеребята могут отсутствовать. В наших исследованиях взрослыми считались жеребцы от 5 лет и старше;

*б) холостяцкие группы/группировки* с одной или несколькими кобылами (prostitute band), иногда с потомством 1–2 лет (Feist, 1971, цит. по: Buisman, Weeren, 1982; Hoffmann, 1983a; Спасская, Щербакова, 2006; Спасская и др., 2010а) — количество жеребцов всегда больше чем кобыл. Возраст жеребцов 3 года и старше;

*в) молодёжные группы/группировки* (youngsters herd, mixed-sex peer groups) (Keiper, 1986; Linklater et al., 2000; Спасская и др., 2010а) — включают разнополых особей преимущественно одной или близкой возрастных категорий;

*г) микротабун* — ассоциация, состоящая из нескольких гаремных групп (Linklater et al., 2000; Спасская, Щербакова, 2006; Спасская и др., 2010а), к ним

могут присоединяться и небольшие холостяцкие группы. Это не временное объединение животных, образованное для миграции или пастбы, как, например, стадо (herd). Возможно сюда же следует отнести супергруппу (super group), включавшую более 2 жеребцов и более 2 кобыл, которая была описана Р. Хоффманном у одичавших лошадей Центральной Австралии (Hoffmann, 1983b);

*д) образования непостоянного состава* из разнополых особей, упоминание о таких формированиях есть для островных популяций Sable и Shackleford Banks (Rubenstein, 1981).

Для многосамцовых образований (вариант «а») известно их устойчивое существование в течение ряда лет (Berger, 1977; Miller 1981; Salter, Hudson, 1982; Pacheco, Herrera, 1997; Linklater, 2000; Linklater et al., 2000), поэтому здесь уместно использовать термин *группа*. Не у всех исследователей для вариантов «в»–«г» указана степень стабильности этих образований, поэтому здесь использованы термины *группа/группировка*. В исследуемой нами ростовской популяции одичавших лошадей подобные образования существовали 1–2 года (часть из них исчезла в результате массового падежа зимой 2009/2010 гг.), а один из описанных микротабунов существует уже 5 лет (см. описания ниже и табл. 2).

Являются ли группы/группировки смешанного состава исключением из правил и уникальным явлением или нет? По мнению В. Линклэйтера (Linklater, 2000), такие группы (в первую очередь многосамцовые) всегда присутствуют в популяциях одичавших лошадей: в приводимом им списке популяций они регистрировались в 71.4% случаев. Их количество может быть различно. Так, в разных популяциях США количество многосамцовых групп

Табл. 2. Смешанные группы в популяции одичавших лошадей о. Водный в 2008–2015 годы.  
 Table 2. Mixed groups in the feral horse population of the Vodny Isl. in 2008–2015.

Вид смешанных групп	Группа	История образования, состав
Гаремные группы с несколькими взрослыми жеребцами	8А1	Общая численность 5–8 особей в 2008–2009 гг.: включая двух взрослых жеребцов (одному из которых было около 20 лет — «дедушка») и двух–трех взрослых кобыл.
	9А50	Численность 8 особей в 2009 г., включая двух взрослых жеребцов и трех взрослых кобыл.
	10М2	С августа 2015 г. в составе группы ходит бывший гаремный жеребец 10М16 (см. далее в табл. раздел «микротабун»).
Холостяцкие группы с одной или несколькими кобылами	8А5	Численность 5–7 особей в 2009 г., включая одного–трех взрослых жеребцов, двух 3-летних жеребцов, взрослому кобылу с жеребёнком (самкой) 2008 г. рожд.
	8А6	Численность 4 особи в 2008–2009 г., включая двух взрослых жеребцов, двух кобыл (взрослую и 3-летнюю).
	8А55	Численность 3–4 особи в 2008–2009 г., включая двух жеребцов (взрослого и 3-летнего), взрослому кобылу с жеребёнком (самкой) 2009 г. рожд.
	8А59	В 2008 г. 4 холостяка образовывали группу. В 2009 г. один из них группу покинул, а присоединилась (или была загабунена) 3-летняя кобыла.
	9А22	Численность 5 особей в 2009 г., включая трех взрослых жеребцов, взрослому кобылу с кобылкой 2008 г. рожд.
	9А24	Численность 3 особи в 2009 г., включая двух взрослых жеребцов и кобылу 2–3-летнего возраста.
	9А36	Численность 6 особей в 2009 г., включая двух взрослых жеребцов, трех жеребцов 4–5 лет, одну 3-летнюю кобылу.
	9А42	Численность 5 особей в 2009 г., включая двух взрослых жеребцов, взрослому кобылу с кобылкой 2008 г. рожд. и жеребёнком (самкой) 2009 г. рожд.
	9А66	Численность 4 особи в 2009 г., включая трех взрослых жеребцов и взрослому кобылу.

Табл. 2. Продолжение.  
Table 2. Continuing.

Вид смешанных групп	Группа	История образования, состав
Холостяцкие группы с одной или несколькими кобылами	1407	<p>Жеребцы-холостяки угнали взрослому кобылу с жеребенком (самка 2014 г. рожд.) из гаремной группы 10M5 осенью 2014 г.</p> <p>Два жеребца (4-летние X14 и X22) до образования смешанной группы 1.5 года входили в одну холостяцкую группу.</p> <p>Группа существовала в том же составе в сентябре 2015 г.</p>
	15A1	<p>Жеребцы-холостяки забрали взрослому кобылу с жеребенком (самец 2014 г. рожд.) из гаремной группы 10M15 весной 2015 г.</p> <p>Эти жеребцы (4-летний X26, 5-летний X15) до образования новой смешанной группы 1,5 года входили в одну холостяцкую группу.</p>
	15C2	<p>Жеребцы-холостяки забрали взрослому кобылу с жеребенком (самец 2014 г. рожд.) из гаремной группы 14O5 летом 2015 г.</p> <p>Эти жеребцы (5-летние X27 и X28), происходят из одной гаремной группы 10M3, которую покинули летом 2014 г., далее более года находились в одной холостяцкой группе.</p>
	15C3	<p>5-летний жеребец (рожд. в апреле 2010 г.) был изгнан из гаремной группы 10M1 летом 2015 г. К нему вскорости присоединилась 2-летняя кобыла, покинувшая гаремную группу 10M9. В начале сентября к ним присоединились: X46 (3-летний, изгнанный или покинувший гаремную группу 10M1 летом 2015 г., и некоторое время ходивший в одиночестве), X47 (2-летний, изгнанный или покинувший гаремную группу 10M1 летом 2015 г.) и X48 (4-летний, изгнанный или покинувший гаремную группу 10M4 летом 2015 г.). Холостяки 47 и 48 некоторое время (видимо не более месяца) ходили вместе. Таким образом, в одной группе оказались три жеребца из одной гаремной группы 10M1.</p>

Табл. 2. Окончание.  
Table 2. Ending.

Вид смешанных групп	Группа	История образования, состав
Молодежные группы	8A18	В 2008–2009 гг. состояла из 11–13 особей сходного возраста (3–4 года), включая четырёх жеребцов.
Микрогруппы	8A17+	Гаремная группа 8A17 состояла из 11–9 особей в 2008–2009 гг., включая пять взрослых кобыл. Гаремная группа 8A12 включала 3–4 особи (одна взрослая кобыла с потомством) в 2008–2009 гг. В течение двух лет гаремные группы ходили вместе. С 2011 г. три гаремные группы держатся вместе, но не перемешиваются.
	8A12	
	10M2+	Группа 10M2 состояла из 10–15 особей в 2010–2015 гг., включая пять взрослых кобыл. Гаремный жеребец в 2008–2009 гг. входил в состав смешанной группы 8A5.
	10M13+	Гарем 10M13 состоял из 3–7 особей в 2010–2015 гг., включая одну взрослую кобылу и две кобылы 5-ти и 4-х лет. Гаремный жеребец в 2008–2009 гг. возглавлял гаремную группу 8A23.
	10M16	Группа 10M16 состояла только из жеребца и взрослой кобылы (она не размножалась в 2010–2014 гг.). Гаремный жеребец в 2009 г. был холостяком (1-9A27). Летом 2015 г. гаремный жеребец 10M16 потерял кобылу (её забрал гаремный 10M15) и присоединился к гаремной группе 10M2.

**Примечания.** В случае отсутствия данных о конкретном возрасте особи отмечено, что она «взрослая», если она старше 5 лет. В 2008 г. были описаны ещё одна гаремная группа с двумя жеребцами и пять холостяцких групп с одной или несколькими кобылами, однако они не сохранились в 2009 г. и в таблице не приводятся.

**Comments.** The age of an individual is indicated as “adult”, if its exact age is not known. One harem group with two stallions and five bachelor groups with one or several mares were additionally recorded in 2008, but they were not persisted in 2009 and therefore are not included in the table.

от общего количества групп в популяции составило 7% в Pryor Mountains (Perkins et al., 1979), 12% в Carson National Park, 16% на Assateague Island, 17% в Alberta (Kirkpatrick, Turner, 1986), 23–45% в Red Desert (Miller, 1979; Keiper, 1986).

Однако здесь исходно, возможно, заложена ошибка. При полевых наблюдениях, особенно кратковременных, точное определение возраста по комплексу экстерьерных признаков оказывается затруднительным — высока доля ошибки определения возраста для 2–4-летних животных: нужна определённая квалификация и опыт исследователя. Существуют различия в определении категории «взрослых» животных. Половая зрелость наступает с момента, когда лошадь может размножаться (в возрасте 1 года кобылы могут покрываться жеребцом); физиологическая зрелость — когда все системы органов полностью сформированы (например, зубная система формируется к 5 годам); социальная зрелость — когда животное начинает активно участвовать в социальной жизни популяции (жеребцы начинают попытки сформировать гарем с 4–5 летнего возраста). Многие исследователи расходятся в определении категории «взрослых»: старше 1 года (Linklater, 2000), старше 2 лет (Boyd, 1979; Miller, 1979), от 3 лет (Perkins et al., 1979). Вполне вероятно, что значительное количество гаремных групп с несколькими жеребцами — это те группы, из которых ещё не ушли молодые самцы. Так, в популяции Pryor Mountains средний возраст субдоминантных жеребцов составлял  $1.7 \pm 0.4$  года, т. е. они были ещё не половозрелыми (Perkins et al., 1979).

В наших исследованиях популяции одичавших лошадей Ростовского заповедника средний возраст жеребчиков, покидающих семейную группу, составлял 2.9

лет, с диапазоном от 2 до 5 лет. Во многих случаях время ухода зависит от поведения самого жеребчика и степени лояльности к нему гаремного жеребца. Однако количество смешанных групп, в том числе многосамцовых, в популяции действительно может быть значительным. Так в наших исследованиях в 2008–2009 гг. смешанные группы составляли около 30% от всех групп в популяции и, соответственно, 18.5–25.8% от численности популяции (Спаская и др., 2010а), в 2015 г. — 22.7% групп и 13.2% от численности популяции.

Причины формирования и взаимоотношения в подобных группах пока остаются не полностью выясненными. По мнению Л.М. Баскина (1976) второй жеребец («адъютант») в такой группе не играет существенной роли в размножении. В целом было показано, что субдоминантный жеребец значительно меньше участвует в спаривании, чем доминантный, но при этом может играть большую роль в защите гаремной группы от посягательств других жеребцов (Miller, 1981; Franke Stevens, 1990; Linklater, Cameron, 2000). Но генетический анализ крови жеребят из многосамцовых групп показал, что субдоминантные жеребцы также являются отцами (Bowling, Touchberry, 1990; Feh, 1999; Linklater, Cameron, 2000).

Тема данной статьи не предполагает разбор взаимоотношений между жеребцами и выяснения выгод их кооперации: этому аспекту посвящён ряд работ (Feh, 1999, 2000; Linklater, Cameron, 2000; Cameron et al., 2003). Однако уместно указать гипотезы, объясняющие причины образования многосамцовых гаремных групп (Denniston, 1979; Miller, Denniston, 1979; Keiper, 1986):

— свободная агрегация самцов из нескольких гаремов при отсутствии жёсткой социальной структуры популяции;

например, присоединение нескольких жеребцов-холостяков к кобыле или к семейной единице;

— молодые самцы по достижению половой зрелости ещё не изгнаны гаремным жеребцом из семейной группы;

— медленное ослабление влияния гаремного жеребца, при котором жеребец из холостяцкой группы постепенно внедряется в гаремную группу;

— несколько молодых самцов и самок из одной гаремной группы после расселения остаются вместе.

На протяжении 10 лет исследований популяции одичавших лошадей о. Водный мы неоднократно наблюдали процесс образования подобных «нестандартных» формирований. Ниже дано описание выявленных способов формирования смешанных групп.

**А.** Гаремные группы с несколькими взрослыми жеребцами.

**А.1.** Возможный сценарий образования подобной группы: холостяк отбивает гарем у старого гаремного жеребца, однако не полностью изгоняет старого жеребца, который продолжает ходить вместе с гаремной группой. Такой процесс мы в полном виде не наблюдали в исследуемой популяции (см. табл. 2), но видели отдельные его элементы.

Так, после джута зимой 2009/2010 гг. гаремная группа 10М18 состояла из жеребца и молодой кобылки 2009 г. рождения — это были единственные уцелевшие особи из гаремной группы 9А11 (в 2009 г. группа включала помимо перечисленных ещё взрослую кобылу с кобылкой 2008 г. рождения). В 2010–2011 гг. группа обычно ходила в непосредственной близости от холостяцких групп, гаремный жеребец часто общался с холостяками (ритуальные встречи, взаимный груминг, отдых рядом). Один из жеребцов холостяцкой

группы (Х2) в июле 2012 г. стал часто приходить к гаремной группе 10М18: стоял рядом на отдыхе, груминговал с жеребцом. Через некоторое время он начал ухаживать за кобылой. Эти попытки гаремный жеребец в начале пресекал, стараясь увести кобылу подальше, но постепенно холостяк «втёрся в доверие» и вытеснил старого гаремного жеребца. Ожесточённых драк между жеребцами мы не регистрировали, однако молодой жеребец был постоянным инициатором ритуальных выходов и встреч со старым жеребцом. В октябре 2012 г. бывший гаремный жеребец ходил уже один (был зарегистрирован как Х20), а весной 2013 г. в возрасте 18 лет он пал.

У домашних лошадей мезенской породы, содержащихся косячно-табунным пастбищным способом в течение весны–осени (Архангельская обл., с. Карьеполье), я наблюдала косяк, в котором присутствовал старый мерин. Он сам, по свидетельству местных жителей, присоединился к косяку и ходил с ним уже несколько лет. Косячный жеребец не проявлял никакой агрессии, лишь иногда инициировал ритуальные встречи с меринком. Подобное поведение мы наблюдали и в группе 8А1 из островной популяции одичавших лошадей (см. табл. 2), которая существовала два года. Сам процесс образования этой группы мы не видели.

**А.2.** Присоединение второго взрослого (но не старого) жеребца к гаремной группе.

В наблюдаемой нами островной популяции три гарема в течение 5 лет постоянно держались вместе, но не перемещивались и не объединялись полностью жеребцы 10М2, 10М13, 10М16 (см. табл. 2). Летом 2015 г. жеребец 10М16 потерял свою единственную кобылу (её забрал гаремный жеребец 10М15) и при-

соединился к гаремной группе 10M2. Он ходил вместе с кобылами, отдыхал рядом. Никакого противодействия со стороны жеребца гарема 10M2 мы не наблюдали; возможно, это объясняется тем, что до 2010 г. он сам входил в состав смешанной группы.

**Б.** Холостяцкие группы/группировки с одной или несколькими кобылами.

Образование таких групп/группировок возможно, когда несколько холостяков присоединяет себе кобылу (или несколько кобыл) с потомством или без. При этом холостяки могут быть родственниками или нет.

Эта разновидность самая многочисленная: в течение 8 лет мы наблюдали 13 таких групп (см. табл. 2). Только в двух группах (15C2 и 15C3) жеребцы были родственниками, но во всех случаях холостяки до образования гарема были лично знакомы друг с другом и входили в одну холостяцкую группу.

**В.** Молодёжные группы/группировки.

Образуются тогда, когда несколько молодых самцов и самок покидают гаремную группу и кочуют вместе (Keiper, 1986), при этом к ним могут присоединяться животные сходного возраста из других групп.

В наших наблюдениях только одна такая группа существовала в течение двух лет (8A18), остальные объединения носили кратковременный — до нескольких месяцев — характер (например, см. описание X47 и X48 в группе 15C3).

**Г.** Микротабун.

В некоторых работах описывались достаточно устойчивые объединения нескольких гаремных групп на протяжении ряда лет (Linklater et al., 2000). В наших исследованиях нами были зарегистрированы два таких случая (см. табл. 2).

**Г.1.** Гаремы 8A17 и 8A12 ходили вместе в течение 2008 и 2009 гг., при этом

8A12 всегда держался сзади. Первоначально мы отнесли такое формирование к типу смешанных групп — гаремной группе с двумя жеребцами (Спаская, Щербакова, 2006; Спаская и др., 2010а), однако, видимо, правильнее приписать его к варианту «микротабун», т. к. поведение оказалось схожим с описанным вторым случаем.

**Г.2.** С 2011 по 2015 гг. три гаремных группы (10M2, 10M13, 10M16) ходят вместе, но не перемешиваются.

**Другие варианты социальных образований.** Кроме указанных выше, в ряде популяций описывают наличие *групп/группировок кобыл с потомством* — например, в Центральной Австралии (Hoffmann, 1983b), при этом остаётся неясной их степень стабильности. Однако образование таких ассоциаций в большинстве других популяций связано с изменением соотношения полов, в частности из-за изъятия жеребцов при управлении популяциями (Waring, 1983; Keiper, 1986; Linklater, 2000).

Крупные объединения в виде *табуна* или *стада* характерны для домашних лошадей и одичавших популяций, но в большинстве случаев носят временный (иногда сезонный) характер: это скопления у каких-либо источников ресурсов (пастбищ, водопоев) или для защиты от внешних неблагоприятных воздействий (Duncan, Cowtan, 1980; Dobbie et al., 1993; Kissell et al., 1994). В случае одичавших лошадей Ростовского заповедника, когда гаремные и холостяцкие группы могут в течение большей части года держаться вместе с минимальными групповыми дистанциями, по-видимому, влияет комплекс многих причин (Спаская, 2009).

**Территориальность.** Гаремный тип социальной организации предполагает отсутствие территориальности (Klingel,

1972, 1979). Для социальных образований одичавших лошадей характерно наличие участков обитания, которые не маркируются и не охраняются, могут смещаться и изменяться в размерах в зависимости от сезона года и доступности ресурсов, а также перекрываться в большей или меньшей степени у разных групп (Berger, 1977; Miller, 1979, 1983; Zervanos, Keiper, 1979; Salter, Hudson, 1982). В участках обитания выделяют «ядерную» зону, которая используется наиболее интенсивно (Linklater et al., 2000). Ритуальное поведение жеребцов в таком случае направлено на установление и поддержание определённой дистанции между социальными группами — групповой дистанции (Бакин, 1976).

В нескольких популяциях были выявлены случаи неперекрывающихся участков обитания групп. Две гаремные группы (herd в авторском варианте) эксмурских пони имели эксклюзивные участки обитания (наблюдения 1975–1977 гг., Gates, 1979), которые были сформированы в процессе взросления одного из гаремных жеребцов, в это время происходило и перераспределение кобыл между жеребцами. Территориального антагонистического поведения между жеребцами отмечено не было. Не было зафиксировано и маркировочных навозных куч на границах участков обитания.

Второй случай, классифицированный как территориальность, был описан на о. Shackleford Banks в Северной Каролине, США. Две трети гаремных групп (harem в авторском варианте) имели определённые неперекрывающиеся постоянные территории. На них гаремы возвращались даже после того, как всех лошадей собирали вместе и отгоняли в одну часть острова. На границах территорий оставались большие навозные кучи. Гаремный

жеребец следил, чтобы члены гарема не приближались к границам, и энергично защищал территорию от проникновения соседних жеребцов и холостяков. Однако такие строгие территории располагались только в восточной, наиболее узкой части острова, одновременно в средней части острова обитали 2 гарема, участки которых существенно перекрывались с участками группировок холостяков (у автора bachelor groups). В западной части острова держались одиночные жеребцы, группировки холостяков и временные сообщества из животных разного пола. Территориальность лошадей Shackleford Banks объяснялась уникальными ландшафтными особенностями и характером распределения ресурсов (Rubenstein, 1981).

**Популяционные различия в социальной структуре.** В Приложениях 1А и 1Б приведены сведения о некоторых материковых и островных популяциях одичавших лошадей. В целом популяции имеют общий тип социальной организации: гаремные группы и холостяцкие группы/группировки. Однако некоторые популяционные отличия имеют место. Они касаются как наличия и отсутствия ряда образований (объединений самок, тех или иных видов смешанных групп/группировок), так и уровня стабильности и пространственного поведения (см. также выше).

### 2.1.2. Тарпан

О социальном поведении этих животных известны лишь отрывочные сведения от исследователей, которые их встречали в природе до момента истребления в XIX в. Тарпаны держались небольшими косяками, которые возглавлял жеребец (в нашей классификации гаремные группы), упоминаются и табуны, но, видимо, это были временные (возможно сезонные) скопле-



ния (Рычков, 1762; Гмелин, 1771; Паллас, 1773; Эверсманн, 1850; Шатилов, 1884).

### 2.1.3. Лошадь Пржевальского

О социальном поведении лошади Пржевальского имеются крайне скудные сведения. Животных, открытых для науки только в конце XIX в. и обитающих в труднодоступных районах Джунгарии, наблюдали в природе только Н.М. Пржевальский и братья Грум-Гржимайло (Пржевальский, 1883; Грум-Гржимайло, 1896). Помимо этого некоторые сведения были получены от местных жителей участниками экспедиций по поимке жеребят для зоопарков в конце XIX и начале XX вв. (Falz-Fein, 1901; Гагенбек, 1912; Фальц-Фейн, 1997). В середине XX в., до исчезновения этого вида из природы в Монголии, были сделаны отдельные наблюдения (Банников, 1954, 1959; Цэвэгмид, 1959), а уже в 1980-х гг. собраны сведения у местных жителей о местах обитания и образе жизни лошади Пржевальского (Соколов и др., 1991; Паклина 1997а,б). Известно, что в природе лошади держались небольшими табунками, возглавляемыми взрослым жеребцом (гаремные группы в нашей классификации), старые жеребцы держались одиночно. Более подробные наблюдения за поведением были сделаны сначала в условиях неволи — в зоопарках и при полувольном содержании (например, Dobroguka, 1961; Boyd, 1988; Feh, 1988; Keiper, 1988; Klimov, 1988; Tilson et al., 1988; Keiper, Receveur, 1992; Сидоренко, 2004), а при успешной реализации проектов реинтродукции — в природных условиях (например, van Dierendonck et al., 1996; Kaczensky et al., 2007; King, Gurnell, 2007).

В сравнении с уже хорошо изученным к тому времени поведением одичавших лошадей, лошади Пржевальского демон-

стрировали сходный тип социальной организации, образовывая гаремные и холостяцкие группы.

Гаремные жеребцы более нетерпимо относятся друг к другу, чем домашние лошади, поэтому для лошади Пржевальского в большинстве случаев не характерно образование табунов и стад. Однако в условиях полувольного содержания несколько гаремных групп могут пастись в непосредственной близости без ярко выраженного агонистического поведения (Khomlin Tal, Монголия, личное сообщение К. Фе). Есть также один случай образования гаремной группы с двумя половозрелыми жеребцами (Tahin Tal, Монголия, личное сообщение О. Ганбатора).

### 2.2. Горная зебра и зебра Хартманна

Ранее горная зебра *E. z. zebra* Linnaeus, 1758 и зебра Хартманна *E. z. hartmannae* Matschie, 1898 объединялись в один вид *E. zebra* (Grubb, 2005). В последней сводке они имеют самостоятельный видовой статус (Grubb, Groves, 2011). В связи со сходной социальной организацией в представленном ниже описании они рассматриваются совместно.

Горная зебра в Mountain Zebra National Park (ЮАР) и зебра Хартманна в Wildreservats II (Etoschapfanne), Grootberggebeit и на Farm Onguati (Намибия) были исследованы Г. Клингелем в 1965 и 1967 гг. (Klingel, 1968, 1972). Затем Б. Пензхорн в 1971–1976 гг. изучал горную зебру также в Mountain Zebra National Park (Penzhorn, 1979, 1984; Penzhorn, Novellie, 1991). П. Ллойд обобщил 20-летние данные по горной зебре из De Hoop Nature Reserve (ЮАР) (Lloyd, Rasa, 1989).

Горная зебра и зебра Хартманна не территориальные животные, но группы придерживаются определённых участков обитания.

Гаремные группы (family groups у Klingel, 1972; breeding herd у Penzhorn, 1979, 1984; Lloyd, Rasa, 1989; Penzhorn, Novellie, 1991) состоят из жеребца, нескольких взрослых кобыл и их потомства нескольких лет. Размеры гаремных групп у *E. zebra* как правило небольшие: 2–8 животных, в среднем 5.5 особей (Klingel, 1968), или чуть меньше  $3.0 \pm 1.16$  (Lloyd, Rasa, 1989). Наибольшая наблюдаемая группа состояла из 13 животных, включая 1 жеребца и 5 взрослых кобыл, средний размер групп был 4.7 особей с 2.4 кобылами в них (Penzhorn, 1979, 1984; Penzhorn, Novellie, 1991). У *E. hartmannae* размер гаремной группы сходен — обычно 2–8 животных (Joubert, 1972, цит. по: Penzhorn, 1984), максимум 9 животных (Klingel, 1968); в среднем 4.7 особей в группе (Klingel, 1968; Joubert, 1972, цит. по: Penzhorn, 1984).

Группы достаточно устойчивы: 8 гаремных групп, описанных Г. Клингелем в 1965 и 1967 гг., оставались в практически неизменном состоянии и в 1971 г. Часть животных группы может жить вместе более 10 лет (Penzhorn, 1984). Молодые животные покидают группу в возрасте 1.5–2 года, некоторое время они могут вести одиночный образ жизни, а затем присоединятся к гаремным группам (кобылки) или к холостяцким группам (жеребчики и кобылки). Очень редко молодые кобылки могут оставаться в родительской гаремной группе (Lloyd, Rasa, 1989).

Группы/группировки холостяков (stallion groups у Klingel, 1972; bachelor groups у Klingel, 1968; Penzhorn, 1979, 1984; Lloyd, Rasa, 1989; Penzhorn, Novellie, 1991) могут состоять из молодых животных, покинувших гаремную группу, и взрослых жеребцов, ещё не образовавших новый гарем, или уже потерявших его по той или иной причине. Размер холостяц-

ких образований (с учётом одиночных самцов) составлял  $2.47 \pm 1.0$  (Lloyd, Rasa, 1989), их состав групп холостяков менее постоянен, некоторые молодые животные могут в течение длительного времени (до двух лет) переходить из группы в группу. Но часть холостяков образует группы, сохраняющие свой состав на протяжении нескольких лет (Penzhorn, 1984; Lloyd, Rasa, 1989).

Смешанные группы для рассматриваемых видов зебр исследователями отдельно не выделялись. Однако долговременные исследования, проведённые Б. Пензхорном (Penzhorn, 1984), показали, что образования подобного состава могут присутствовать в популяции. Так молодые кобылки, покинувшие гаремную группу, могут присоединиться к холостяцкой группе. Иногда это обусловлено наличием родственных связей с кем-либо из группы холостяков. Молодые кобылки могут оставаться с холостяками непродолжительное время — от нескольких недель до нескольких месяцев (максимально до 6), затем они образуют гаремную группу с одним из холостяков или их затабунивает другой гаремный жеребец. Время нахождения в холостяцкой группе определяется возрастом кобылок — старшие меньше времени проводят в группе, младшие могут задерживаться на более продолжительное время.

Б. Пензхорн (Penzhorn, 1984) описал несколько случаев существования кобыл с потомством вне гаремной группы, но это были не постоянные формирования, через некоторое время кобылы возвращались в прежнюю гаремную группу или присоединялись к другой. Во всех случаях кобылы были взрослые (10, 17 и 18 лет).

Есть также сведения об ассоциации гаремной группы (или групп) и холостяцких группировок (Joubert, 1972, цит. по: Pen-

zhorn, 1984; Penzhorn, 1984), в качестве причины их возникновения высказывают предположение об ограниченности площади пастбищных участков.

Одиночный образ жизни могут вести молодые животные, как было указано выше, но непродолжительное время. Сведений о продолжительном одиночном существовании старых животных в литературе не найдено: возможно, эти особи также остаются одиночными непродолжительное время, присоединяясь к какой-либо группе или погибая в результате нападения хищников.

### 2.3. Равнинные зебры

Ранее выделяли шесть подвигов равнинной зебры *Equus burchelli* Gray, 1824: зебра Гранта *E. b. boehmi* Matschie, 1892, зебра Дамара *E. b. antiquorum* С.Н. Smith, 1841, бурчеллова зебра *E. b. burchellii* Gray, 1824, зебра Кроушэя *E. b. crawshayi* De Winton, 1896, каокская зебра *E. b. kaokensis* Zukowsky, 1924, замбезская зебра *E. b. zambeziensis* Trouessart, 1898 (Grubb, 2005). Кваггу рассматривали как отдельный вид, вымерший к настоящему времени, — *Equus quagga* Boddaert, 1785 (Grubb, 2005). В современной систематике квагга и равнинная зебра объединены в один вид с действительным названием *Equus quagga* с подвидами: квагга *E. q. quagga* Boddaert, 1785, бурчеллова зебра *E. q. burchellii* Gray, 1824, зебра Чапмана *E. q. chapmani* Layard, 1865, зебра Кроушэя *E. q. crawshayi* de Winton, 1896, зебра Гранта *E. q. boehmi* Matschie, 1892, короткогривая зебра *E. q. borensis* Lönnberg, 1921 (Grubb, Groves, 2011).

Исследования проводили: Г. Клингель в 1962–1965 гг. в Ngorongoro и Serengeti (Танзания), Kruger National Park (ЮАР), Etosha National Park (Намибия), Wankie National Park (Зимбабве); Х. Охсава в

1978–1980 гг. (2 периода в 45 и 80 дней) в Isiolo National Park (Кения); Р. Кимура в августе 1998 г. и мае 1999 г. в Buffalo Springs National Reserve (Кения); Я. Дoku исследовал равнинных зебр в Nechisar National Park (Эфиопия) с ноября 2001 г. по апрель 2002 г.; Х. Симпсон с коллегами наблюдали группы равнинных зебр в 2004–2009 гг. периодами от 7 до 72 дней подряд в частном резервате в ЮАР; И. Фишхов в Ol Pejeta Conservancy (Кения) с июля 2003 г. по июнь 2007 г. (Klingel, 1969a, 1972; Ohsawa, 1982; Kimura, 2000; Doku et al., 2007; Fischhoff et al., 2009; Simpson et al., 2012).

Равнинные зебры образуют гаремные группы и холостяцкие группировки (family groups и stallion groups у Klingel, 1969a, 1972; one-male groups и all-males groups у Ohsawa, 1982; one-male harem и bachelor stallion herd у Doku et al., 2007; harem, bachelor groups у Kimura, 2000 и Fischhoff et al., 2009; one-male-to-many-females groups или nursery groups, all-males groups у Simpson et al., 2012). Гаремные группы достаточно стабильны в отношении взрослых членов. Х. Симпсон наблюдала гаремные группы в неизменном составе от 11 до 60 месяцев (Simpson et al., 2012). Молодые кобылы в эструсе подвергаются активным атакам со стороны как жеребцов соседних гаремов, так и холостяков, стремящихся угнать кобылу. Если претендентов много, то гаремный жеребец не может им противостоять. Однако часто кобыла не остаётся вместе с похитившим её жеребцом — несколько раз может переходить из группы в группу, пока в 2–2.5 года не станет постоянным членом какого-то гарема. Молодые жеребцы остаются в гаремной группе до 4 лет, затем они покидают её и присоединяются к холостяцкой группировке (Klingel, 1967, 1969, 1972; Ohsawa, 1982; Kimura, 2000).

Объединения холостяков, видимо, менее стабильны, чем гаремные группы.

Равнинные зебры не территориальные, однако социальные формирования предпочитают придерживаться определённых участков обитания. Так, на территории Isiolo National Park (Кения) площадью около 131 кв. км было отмечено 5 гаремных и 1 холостяцкая резидентные группы, и 5 гаремных (включая 1 пару из самца и самки) и 2 холостяцких нерезидентных групп. Гаремные группы включали, кроме жеребца, от 3 до 8 взрослых самок и в среднем состояли из 8.2–9 особей, а нерезидентные группы до 14 особей. Холостяцкие группировки включали от 3 до 11 животных, нерезидентные были несколько крупнее (Ohsawa, 1982). Сходные данные по размеру групп получены Г. Клингелем (Klingel, 1967, 1969) для гаремных групп 4.5–7.7 животных (различия между исследованными популяциями были незначительные, наибольшие по размеру группы были зарегистрированы в Ngorongoro); Я. Доку с соавт. (Doku et al., 2007) — среднее количество животных в гаремной группе 10.8, в холостяцкой 6.4; Х. Симпсон с соавт. (Simpson et al., 2012) — в гаремной группе в среднем 7.1 особи (от 3 до 14). Несколько иной размер отмечал И. Фишхов: для гаремных групп  $3.5 \pm 1.4$  особи (Fischhoff et al., 2007), для холостяцких группировок 9.5 особей (Fischhoff et al., 2009).

Смешанные группировки наблюдали Х. Симпсон с соавт. (Simpson et al., 2012) — например, несколько самок с потомством сопровождали 2 и более взрослых жеребца. Кроме них он же отмечал и ассоциации самок с потомством без жеребцов, которые существовали от 5 до 14 месяцев.

Равнинные зебры могут образовывать непостоянные стада, состоящие из нескольких гаремных групп, иногда с присоединяющимися к ним холостяка-

ми. И. Фишхов с соавт. наблюдал до 81 гаремов в одном стаде, но в среднем 3.6 (Fischhoff et al., 2007). При миграциях равнинные зебры образуются стада (скопления), в которых отдельные социальные группировки не смешиваются, но при этом между ними нет иерархической структуры (Klingel, 1969a).

#### 2.4. Зебра Грэви

Зебра Грэви во всех последних систематических сводках рассматривается как отдельный монотипический вид *Equus grevyi* Oustalet, 1882 (Grubb, 2005; Grubb, Groves, 2011).

Социальная структура этих зебр была исследована Г. Клингелем в 1960-х гг. на севере Кении (Klingel, 1972). Зебры Грэви образовывали группировки самцов (stallion groups), группировки самок примерно по 20 особей (mare groups), группировки кобыл с жеребятами (groups of mare and foals) в сезон дождей; смешанные большие стада (mixed herds) численностью около 100 особей в сухой сезон.

Территориальные группировки состояли из 1 жеребца, нескольких кобыл (1–10 особей) и молодых животных. Территориальный самец маркировал территорию с помощью куч навоза и акустических сигналов. Он довольно лояльно мог относиться к присутствию на своей территории других самцов, если они не проявляли полового интереса к самкам. Однако если на его территории кобыла находилась в эструсе, то он активно прогонял других жеребцов. Территориальные жеребцы могли покидать свои территории на некоторое время (от нескольких часов до нескольких месяцев) для миграций к водоёмам, особенно в разгар сухого периода. Территориальность у объединений самцов отсутствовала (Klingel, 1969b, 1972, 1974, 1979). Ассо-

циации самок были крайне непостоянными, только один раз были отмечены две самки с потомством, которые держались вместе на территории самца в течение месяца (Klingel, 1974).

Д. Гинсберг в Buffalo Springs National Reserve (Кения) получил иные данные: он наблюдал в течение засушливого периода различные ассоциации самок, сходных по физиологическому статусу — неразмещающиеся, беременные и лактирующие, причём последние два варианта оказывались более постоянными по составу, чем первая (Ginsberg, 1989).

Р. Кимура исследовал 2 популяции зебр, обитавших в центральной Кении на разных территориях (Samburu National Reserve и Buffalo Springs National Reserve) по 15 дней в августе 1998 г. и в мае 1999 г. (всего 1384 ч наблюдений). В первом случае зебры жили территориальными группировками (territorial groups), состоящими из жеребца и 1–10 кобыл, и не территориальными холостяцкими группировками (groups of bachelor males). На второй территории зебры имели разную социальную организацию в сезон дождей и в сухой сезон. В сезон дождей наблюдались смешанные группировки примерно из 20 самцов и самок, группировки холостяков и одиночные самцы. В засушливый сезон размер смешанных стад (mixed groups) оставался более 100 особей (Kimura, 2000). Степень стабильности этих образований осталась не выясненной.

С. Сандаресан исследовал зебр Грэви в Mrala Ranch (Кения) в июне–августе 2002 г., средний размер наблюдаемых территориальных группировок составлял 5.1 особи. Было показано, что в исследованный период состав группировок был относительно стабильный (Sundaresan et al., 2007).

## 2.5. Ослы

Африканского дикого осла ранее включали как подвид в состав домашнего осла (Grubb, 2005). В настоящее время он рассматривается как самостоятельный вид *Equus africanus* Heuglin et Fitzinger, 1866 с двумя подвидами: нубийский *E. a. africanus* s. str. и сомалийский *E. a. somalicus* Noack, 1884 (Grubb, Groves, 2011). Для домашнего осла традиционно используется название *Equus asinus* Linnaeus, 1758 (Grubb, Groves, 2011).

Социальную структуру популяций нубийских диких ослов в природе исследовал Г. Клингель с июля по октябрь 1970 г. и в марте–апреле 1971 г. Плотность популяции на площади 16000 кв. км составляла 0.02 особи/кв. км. Г. Клингель отмечал одиночных животных, маленькие группы (groups) и большие группы или стада (groups or herds). Одиночными животными чаще являлись взрослые самцы. Маленькие группы состояли только из жеребцов (по нашей классификации холостяцкие группы/группировки) или из жеребца с несколькими самками (по нашей классификации гаремные группировки). Наибольший размер холостяцких группировок составлял 10 особей. Наиболее стабильными были объединения самок с потомством нескольких лет. Одиночные жеребцы демонстрировали территориальное поведение, в том числе маркировку фекалиями, они старались крыть самок и удерживать их на своей территории. Большие по размеру стада содержали более чем одного жеребца — например, 43 и 49 особей с 11 самцами в каждой. Г. Клингель наблюдал их по утрам на ограниченной территории с хорошими пастбищами, вечером стада распадались (Klingel, 1977).

Наиболее подробные данные о социальном поведении и структуре популяций

собраны для одичавших ослов. Литературные сведения о 10 популяциях обобщены в Приложениях 2А и 2Б, здесь даны все варианты социальных образований, описанные в работах, они объединены согласно принятой в настоящей статье классификации.

В целом можно отметить, что одиночными животными становятся в большинстве случаев (9 из 10 популяций) самцы, самки крайне редко. Для всех исследованных популяций описаны холостяцкие группы/группировки самцов, включающие животных разного возраста. Группы/группировки самок с потомством разного возраста, иногда с примкнувшими неродственными молодыми, зарегистрированы в большинстве популяций, исключение составляют Ossabaw Island (Джорджия, USA) и Volcano Alcedo (Isabela Island, Эквадор). Объединения взрослых самок без потомства зарегистрированы только в 3 популяциях: Death Valley (Калифорния, USA), St. John (US Virgin Islands), Kalpitiya (Шри Ланка). Стандартные гаремные группы/группировки, включающие взрослого самца с одной или несколькими самками, встречаются во всех популяциях, за исключением Volcano Alcedo. Смешанные группы/группировки (в нашей классификации) или многосамцовые группы присутствуют в большинстве популяций, кроме о. Огурчинского (Казахстан) и австралийских популяций (McDonnell Ranges и Victoria River-Kimberlys area).

Степень детальности наблюдений находится в прямой зависимости от продолжительности исследований. В связи с этим не для всех популяций ясна степень стабильности социальных образований и выраженности территориальности. Однако в целом для большинства исследованных популяций наиболее стабильными являются объединения самок с потом-

ством. Территориальное поведение демонстрируют одиночные взрослые самцы в большинстве популяций.

Интересные данные были получены в результате многолетних наблюдений В. МакКорта (McCort, 1979) островной популяции одичавших ослов (Ossabaw Island, Джорджия, США). Он выделил группы (groups) трёх типов: I тип — один взрослый самец (2 года и старше), одна или несколько взрослых самок с потомством; III тип — один доминантный самец, несколько субдоминантных взрослых самцов, несколько взрослых самок с потомством; II тип — только взрослые самцы. Группы I и II типа имели чётко определённую территорию, которую защищали от проникновения других жеребцов и групп. Группы холостяков также имели территорию, но не защищали её и могли временами покидать её, перемещаясь по территориям соседних гаремных групп. В многосамцовых группах субординантные жеребцы, несмотря на препятствие этому доминантного жеребца, предпринимали попытки участвовать в размножении, но в значительно меньшем количестве, чем доминантный жеребец. Все типы формирований были достаточно стабильными в период наблюдений. Эти особенности делают данную островную популяцию уникальной.

## 2.6. Азиатские дикие ослы

У азиатских диких ослов, или онагров *Equus hemionus* Pallas, 1775 выделяют несколько подвидов: монгольский дикий осёл *E. h. hemionus* Pallas, 1775; туркменский онагр, или кулан *E. h. kulan* Groves et Mazák, 1967; иранский онагр *E. h. onagr* Boddaert, 1785 (Grubb, Groves, 2011). Ранее к этому виду относили также хура в ранге подвида (Grubb, 2005), в настоящее время его считают отдельным

видом (Grubb, Groves, 2011), соответственно, он будет рассмотрен отдельно (см. ниже).

### 2.6.1. Туркменский кулан

Классическая и многократно цитируемая работа А.О. Соломатина (1973), выполненная в Бадхызском заповеднике (Туркменистан), не даёт ясного представления о социальной структуре популяции кулана. Автор использует термины *стадо*, *табун*, *гарем*, *косяк*, однако чётких различий между ними не проводит, во многих местах используя как синонимы. Так, временные скопления куланов у водопоев или на пастбищах относятся им к табунам или стадам, табуном он также называет крупный косяк, состоящий из половозрелых самца и многочисленных самок. Наиболее важными из его наблюдений являются следующие (сохранены авторские термины).

Ранней весной встречаются группы куланов, не возглавляемые жеребцами, по 5–15 голов (видимо, самки с потомством). В период гона одиночные самцы формируют гаремы (косяки) из самок с потомством, изгоняя молодых жеребцов старше 1.5 лет. Эти жеребцы ходят по одиночке или объединяются в табуны, иногда свыше 60 животных, размер гаремов (косяков) в то же время был 20–30 особей. Летом вне периода гона жеребцы сохраняли косяки, они могли достигать 30–100 голов. При недостатке источников воды у мест водопоев куланы могли образовывать табуны (стада в нашей классификации — Н.С.) по несколько сотен особей. Осенью большие группы куланов распадаются на более мелкие по 5–20 зверей. Зимой опять происходит образование крупных табунов (100 особей и выше), видимо происходит объединение косяков с группами жеребцов и одиночными жеребцами.

Таким образом, по мнению А.О. Соломатина размеры объединений куланов обусловлены временем года, общей численностью, их биологическим состоянием, обеспеченностью водопоями и кормом. Во все сезоны года наиболее обычными в Бадхызе были группировки в 21–50 особей. Территориальность куланов А.О. Соломатиным не описана.

В.Г. Гептнер (Гептнер и др., 1961) приводит данные начала XX в., что в мае и июне изредка наблюдались отдельно пасущиеся самки с молодыми или самцы. В Бетпак-Дале (Казахстан) видели крупные табуны до 40 голов, а осенне-зимние скопления достигали тысячи голов.

В.А. Рашек (1969, 1973) провела 11-летние исследования (1953–1964 гг.) в Барсакельмском заповеднике (о. Барса-Кельмес, площадь около 16 тыс. га, Аральское море, Казахстан). Она отмечала табуны куланов (в нашей классификации — гаремные группы), состоящие из одного половозрелого жеребца, нескольких половозрелых самок с потомством нескольких лет по 10–15 голов. Молодые и половозрелые жеребцы образовывали группу холостяков. Некоторые табуны могли иметь несколько молодых самцов (1–2 года), к которым жеребцы-вожаки относились терпимо. Территориальность самцов на острове не отмечена, однако табуны держались в определённых районах острова.

В условиях полувольного содержания (площадь двух загонов составляла 2.5 тыс. га, заповедник «Аскания-Нова», Херсонская обл., Украина) в зимний период куланы образовывали несколько смешанных по полу и возрасту группировок, не придерживающихся определённой территории. Весной появлялись территориальные самцы, образовались группировка самцов-холостяков и маточное стадо из

самок с молодыми животными. Состав и размер маточного стада был непостоянен — оно разбивалось на несколько и затем вновь объединялось, к нему могли присоединяться несколько молодых самцов из холостяков. Самки спаривались только с территориальными самцами и сами переходили с участка одного самца на участок другого. Территориальные самцы могли удерживать на своей территории самок от нескольких дней до нескольких месяцев. Территории у некоторых самцов были постоянны в течение нескольких лет. Холостяцкие группировки держались либо на свободных площадях, либо на территориях самцов со слабо развитым территориальным поведением, значительно реже они заходили на хорошо охраняемые территории, но только в отсутствии там самок. Некоторые территориальные самцы терпимо относились к присутствию на своей территории других самцов, если они не пытались спариваться с самками. К концу осени территориальные самцы покидали свои участки, наблюдалось объединение их с самками и молодыми животными (Анчиферов, 1983; Жарких, Ясинецкая, 1998).

Для условий полурезервата экоцентра «Джейран» (площадь 5126 га, Бухарская обл., Узбекистан) территориальность в период размножения проявляли самцы с группами самок и потомством нескольких лет (гаремные группы в нашей классификации), одиночных территориальных самцов здесь не наблюдали (Bahloul et al., 2001).

### 2.6.2. Монгольский дикий осёл

Социальная структура у этого подвида во многом сходна с описанной выше у туркменского кулана.

А.Г. Банников (1948, 1981) проводил маршрутные исследования в 1942–1945 и

1974 гг. в Монголии. Он наблюдал группы, названные им маленькими табунками (в нашей классификации, видимо, это гаремные группировки), состоящие из одного половозрелого жеребца, нескольких половозрелых самок с потомством нескольких лет, в среднем группа состояла из 11 особей. Крупные объединения от 100–300 до 500–600 голов, отмечаемые им самим и рядом исследователей ранее, А.Г. Банников классифицирует как табун с оговоркой, что здесь имеет место стадо (или скопление) из нескольких табунов, собравшееся на пастбище в одном месте. Такие крупные стада наблюдали в осенне-весенний период.

К. Фе (Feh et al., 1994, 2001) проводила исследования социальной структуры джунгарской популяции куланов в разные сезоны года 1992–1996 гг. Она наблюдала маленькие, средние и большие группировки (groups) животных.

Маленькие группировки состояли только из жеребцов или из семейных объединений, включающих жеребца, кобыл и потомство (холостяцкие группировки и гаремные группы в нашей классификации). Они имели размер до 10 животных. Средние группы (bands) и большие стада (herds) размером от 11 до 50 животных состояли из отдельных семей или группировок самцов. Типичная семейная группировка (family group) состояла в среднем из 1 жеребца, 2.35 кобыл, 0.5 жеребят; общее количество животных было весной 1–5 (в среднем 2.43 особи) и 1–12 зимой (в среднем 5.09 особей) (Feh et al., 1994). А типичная холостяцкая группировка (all-male group) в среднем состояла из 2.5 жеребцов, при этом весной она состояла из 1–9 особей (в среднем 2.78), а зимой из 1–6 (в среднем 3.5). То, что семейные группировки и холостяцкие группировки были крупнее зимой, чем летом, подтвер-



дилось 5-летними наблюдениями (Feh et al., 2001). Одиночные самцы в популяции встречались летом и не встречались в зимний период.

Около 70% наблюдаемых куланов в Джунгарской Гоби жило в группировках из 51–850 особей. Такие крупные формирования не изменялись по численности в разные сезоны года (Feh et al., 2001). Наличие в популяциях куланов больших стад подтверждается и наблюдениями других исследователей (Andrews, 1932; Dulamtseren, 1989; Schaller, 1994; Mix et al., 1995, все цит. по: Feh et al., 2001). Но, что интересно, ядро стад, видимо, остаётся неизменным на протяжении какого-то времени: индивидуально опознаваемые 14 животных входили в состав стада из 180 особей на протяжении 4-х лет (Feh et al., 2001).

Структура популяции кулана в южной части Гоби имеет иные особенности: здесь чаще встречаются отдельные группировки самок с потомством (Enkhbold, 1998, цит. по: Feh et al., 2001).

### 2.6.3. Иранский онагр

В естественных местах обитания онагра исследования проводили на территории Qatrouyeh National Park, Bahramgoor Protected Area (Иран) с осени 2009 г. до лета 2010 г. включительно (Nowzari et al., 2013). Кроме того, группа исследователей наблюдала интродуцированную популяцию онагра в Makhtesh Ramon Nature Reserve (Negev Desert, Израиль) в 1983–1995 гг. (Salts, Rubenstein, 1995; Salts et al., 2000).

Социальная структура онагра включает одиночных территориальных самцов (в период размножения), группировки из самок с потомством и доминантного самца (гаремная группа/группировка в нашей классификации), группировки из самок с

потомством и одного или нескольких холостых жеребцов (смешанная группировка в нашей классификации), группировки из самок с потомством без взрослых жеребцов, группировки холостяков (Salts, Rubenstein, 1995; Salts et al., 2000). Самки очень редко могут быть одиночными, чаще они образуют группировки непостоянного состава с разным соотношением размножающихся и неразмножающихся особей. Объединения половозрелых, но неразмножающихся самцов также непостоянны. Группировки, состоящие из взрослого самца, нескольких взрослых самок и молодых особей могли иметь от 2 до 47 животных. Размер группировок оказался зависящим от обилия ресурсов и климатических условий (Nowzari et al., 2013).

### 2.7. Хур

Индийский хур *Equus khur* Lesson, 1827 в последней систематической сводке рассматривается как отдельный вид (Grubb, Groves, 2011).

Н. Шах проводила исследования 1989–2004 гг. в Little Rann of Kutch, Gujarat в Индии (Shah, Quereshi, 2007). Там же работал в январе–мае 2003 г. С. Сандарсэн (Sundaresan et al., 2007), но социальная структура популяции в его исследованиях не была приоритетной целью.

У хура описаны семейные группировки (family groups), группировки холостяков (all male groups), доминантные и вытесненные (displaced stallions) жеребцы (указаны авторские термины, Shah, Quereshi, 2007). Исходя из приведённых в работе описаний, под семейными группировками Н. Шах понимала группировки самок с потомством нескольких лет, которые могут находиться на участках территориальных (доминантных) самцов. Вытесненные самцы — это, видимо, не

участвующие в размножении половозрелые самцы.

Семейные группировки и группировки холостяков демонстрировали значительную вариабельность в размерах: 1–129 особей для первых (в среднем 14) и 7–24 (в среднем 17) для вторых. Семейные группировки имели значительную степень перекрывания территорий с доминантными (территориальными) самцами (до 28% территории). Территории доминантных жеребцов не перекрывались с участками группировок холостяков, но перекрывались с участками вытесненных самцов (25%). Несколько из наблюдаемых территориальных самцов удерживали территорию в течение года. Вне периода размножения участки более крупных группировок самок с потомством имели большую степень перекрытия с участками территориальных самцов (80% территории). Размер группировок, степень перекрывания территорий и участков разных социальных образований зависели от сезона года, обилия кормовых ресурсов и влаги. В частности, во влажный период с обилием кормов размер семейных группировок был в среднем 17 особей, а в засушливое лето 5 особей. К сожалению, в работе не отражена степень устойчивости описанных социальных образований.

В другом исследовании размеры наблюдаемых группировок кхура несколько отличались: в среднем 4.1 особи, а наибольшая группа включала 24 животных (Sundaresan et al., 2007).

### 2.8. Кианг

Для кианга *Equus kiang* Moorcroft, 1841 выделяют три подвида: западный *E. k. kiang* s. str., восточный *E. k. holdereri* Matschie, 1911, южный *E. k. polyodon* Hodgson, 1847 (Grubb, 2005; Grubb, Groves, 2011).

Данные об этом высокогорном обитателе немногочисленны, а наблюдения не столь продолжительны, как по другим видам семейства Лошадиных. В основном проводились лишь маршрутные учёты животных без индивидуального опознавания особей и наблюдения за ними.

Кианги могут образовывать небольшие более постоянные группы самок с потомством и группировки самцов-холостяков. Половозрелые самцы часто держатся одиночно и демонстрируют территориальное поведение или сопровождают группы самок на своей территории (Schaller, 1998, цит. по: St-Louis, Cote, 2009). Размер ассоциаций кианга имеет сезонные и популяционные отличия: так, в Ладаке диапазон составлял 1–74 особей, в среднем 2.8 особи (Bhatnagar et al., 2006), в Chang Tang Nature Reserve в среднем 6.8 особей летом и 10.9 зимой (Schaller, 1998, цит. по: St-Louis, Cote, 2009). Количество одиночных животных имело тенденцию к сокращению в осенне-зимний период. Из наблюдавшихся киангов 97.3% образовывало группы 3–160 особей (Паклина, ван Орден, 2003), или 73% группы по 2–10 особей (Schaller et al., 2007, цит. по: St-Louis, Cote, 2009).

Стада из нескольких сотен особей наблюдали в осенний период ряд исследователей (Паклина, ван Орден, 2003; обзор литературных данных см.: St-Louis, Cote, 2009).

### 3. Сравнительный анализ разнообразия социальных структур Equidae

Накопление знаний в социобиологии отдельных групп животных привело к выявлению широкого разнообразия социальных структур, а в дальнейшем — к обсуждению эволюционных тенденций их развития и построению эволюцион-

ных моделей. Наиболее благодатную почву для умозаключений дают приматы, а также некоторые парнокопытные. Последние демонстрируют разнообразие в размерах тела, наличии и формах органов защиты, степени выраженности полового диморфизма, местообитаниях, стратегиях размножения. Разбору их эволюционных стратегий размножения посвящён целый ряд работ (например, Geist, 1974; Jarman, 1974, 1983).

Не менее интересным объектом с недавнего времени стали непарнокопытные. В отличие от парнокопытных, большинство непарнокопытных имеют сходные размеры тела, здесь нет выраженного полового диморфизма и органов защиты. Семейство Equidae в настоящее время прошло пик эволюционного расцвета, утратив былое видовое разнообразие, но сохранив важное свойство — высокую адаптационную способность. Представители семейства обитают в самых разнообразных природных условиях: например, домашние лошади вполне успешно существуют и в тундре (якутская порода), и в пустыне (арабская и ахалтекинская породы, одичавшие лошади в пустыне Намиб). Адаптации связаны не только с организменным уровнем (морфологические, физиологические), но и с надорганизменным — в том числе за счёт пластичности социального поведения.

Классик этологии Г. Клингель первым попытался обобщить разнообразие социального поведения Equidae и предложил выделить два типа социально-территориальной организации (см. табл. 1; Klingel, 1972, 1979). Д. Гинсберг расширил типологию, определив пять вариантов: территориальные самцы; мигрирующие гаремы; гаремы с эксклюзивными участками обитания; территориальные гаремы; самцы, следующие за отдельными самка-

ми (Ginsberg, 1988, цит. по: Linklater, 2000; Shah, Qureshi, 2007). Однако предложенная Г. Клингелем схема оказалась более популярной и используется во всех работах, посвящённых этой тематике.

Территориальная социальная организация предполагает, что самцы в период гона занимают каждый свой участок, охраняют его от посягательств соседней и стараются удержать всех находящихся в нём самок. При нетерриториальной организации самец защищает не территорию, а определённую группу самок (как правило, с потомством), с которой он постоянно находится. Высказывают предположение, что нетерриториальные виды имеют большую свободу при передвижениях и более высокий репродуктивный потенциал, и в целом демонстрируют менее примитивный тип организации, нежели территориальные (Carson, Wood-Gush, 1983). Кроме территориальности важными показателями социальной организации являются развитость социальных связей между индивидуумами в сообществе и, соответственно, степень стабильности социальных образований.

Отдельно следует подчеркнуть существенную зависимость между длительностью и уровнем подробности наблюдений и степенью выявленного разнообразия социальных структур. Кратковременность или узкая тематическая направленность многих полевых исследований зачастую не даёт реальной оценки степени устойчивости связей между особями и стабильности тех или иных формирований. Многолетние наблюдения с возможностью персонально идентифицировать особей, отслеживать индивидуальные истории жизни, безусловно дают несравнимо больший вклад в общую копилку знаний о механизмах формирования и функционирования социальных структур.

Табл. 3. Разнообразие социальных образований у представителей Equidae.

Table 3. Diversity of the social organization in Equidae.

Характеристика	<i>E. caballus</i> , <i>E. ferus</i> , <i>E. przewalskii</i>	<i>E. zebra</i> , <i>E. hartmannae</i>	<i>E. quagga</i>	<i>E. grevyi</i>	<i>E. asinus</i>	<i>E. africanus</i>	<i>E. hemionus</i>	<i>E. kiang</i>
Тип социальной организации*	«Гаремный» (тип I)			«Территориальный» (тип II)				
Территориальность для размножающихся единиц*	±	–	–	+	+	+	±	+
<b>Социальные образования:</b>								
одиночные животные	+	+	–	+	+	+	+	+
группировки самок с потомством и без него	±	±	+	±	+	+	+	+
группы самок с потомством и без него	–	–	–	–	+	+	+	–
холостяцкие группировки	+	+	+	+	+	+	+	+
холостяцкие группы	+	+	+	–	+	+	–	–
смешанные группировки	±	±	±	±	±	–	±	+
смешанные группы	+	–	–	–	±	–	±	–
гаремные группировки	–	–	–	+	±	+	±	+
гаремные группы	+	+	+	–	±	–	±	–
стада***	+	+	+	+	+	+	+	+

**Примечания.** ± – не у всех подвидов/популяций; \* по Klingel, 1972, 1976; \*\* о различиях между группами и группировками см. в тексте; \*\*\* нет доказательств существования у данных видов сложной структуры стада и координации активности между отдельными социальными единицами, хотя между социальными группами в популяции (по крайней мере лошадей) несомненно существует иерархия доминирования (Miller, Denniston, 1979; Franke Stevens, 1988; Спасская, 2011; Спасская и др., 2015).

**Comments.** ± – not in all subspecies/populations; \* after Klingel, 1972, 1976; \*\* see text about differences between groups and groupings; \*\*\* there are no evidence of existence of the herd complex structure with coordinated activity between constituent social units in these species, though domination hierarchy between social groups (at least in case of horses) undoubtedly takes place.

Поэтому более всего изучены одичавшие лошади и ослы — объекты наиболее доступные и имеющие множество популяций в самых разнообразных природных сообществах. Несколько хуже обстоит с изученностью остальных видов, которые сложно индивидуально опознаваемые, обитают в экстремальных и/или трудно-

доступных районах. Большая часть сведений о них собрана более 30 лет назад. Сейчас наблюдается возврат интереса к этим животным, прежде всего обусловленный развитием новых технологий поимки и обездвиживания, мечения, регистрации и дистанционного слежения, неинвазивных методов исследований.

Пристальное внимание также обусловлено продолжающимся сокращением численности этих видов и необходимостью разработки эффективных мер охраны (Moehlman, 2002).

Представленный выше обзор разнообразия социальных структур Equidae обобщён в табл. 3, он демонстрирует два важных положения:

— существенную внутривидовую вариабельность как на уровне подвидов, так и на уровне отдельных популяций;

— схожесть изменчивости социальных образований внутри семейства Equidae, которая размывает различия двух типов организации.

В. Линклайтер (Linklater, 2000) пришёл к выводу, что межвидовые различия социальных стратегий существенно превосходят внутривидовое разнообразие у Лошадиных. Но исходя из результатов проведённого анализа (Приложение 1, 2), можно с уверенностью утверждать, что по крайней мере у ряда видов наблюдается широкое разнообразие на популяционном уровне.

Табл. 3 представляет собой в некоторой степени схему гомологических рядов изменчивости социальных формирований у Equidae. Можно ожидать, что немногочисленные «минусовые» ячейки в таблице, указывающие на отсутствие тех или иных социальных образований у некоторых видов, будут заполнены в результате проведения более подробных исследований. Важно подчеркнуть, что выделяемые социальные единицы в виде гаремных или холостяцких групп/группировок, которые принято считать основными, фактически не являются дискретными. Существует целый ряд переходных формирований в виде различного рода ассоциаций особей — однополых или смешанных, более или менее стабильных. Показанные выше

сценарии образования такого рода социальных структур (как по литературным данным, так и по собственным наблюдениям) демонстрируют широкий спектр социальных взаимоотношений.

Какие существуют объяснения столь высокой пластичности социального поведения и структур у представителей Equidae?

Одно из основных предположений, обосновывающее формирование в процессе эволюции социально-территориальной организации, — это приспособление к разным условиям существования (Klingel, 1972, 1979; Rubenstein, 1989, 1994; рис. 1). Так, территориальный тип организации возник у видов, живущих в аридных местообитаниях с ограниченными ресурсами, с постоянно или регулярно меняющимися условиями. Нетерриториальный тип организации, видимо, является адаптацией к постоянно меняющимся и непредсказуемым условиям окружающей среды, а необходимость постоянного обеспечения кормом побуждает к миграции.

В качестве основных факторов внешней среды, оказывающих влияние на разнообразие, стабильность и пространственное распределение социальных образований Лошадиных, называют плотность, непрерывность распределения и объём пищевых ресурсов, доступность водопоев и пресс хищников (Duncan, 1983; Rubenstein, 1989, 1994; Moehlman, 1998; Feh et al., 2001; Shah, Qureshi, 2007).

В качестве яркого примера влияния условий обитания можно указать различия в социальной организации одичавших ослов, обитающих в диаметрально противоположных местообитаниях — пустынных Chemehuevi Mountains и Death Valley (Woodward, 1979; Moehlman, 1998) и влажном субтропическом Ossabaw Island (McCort, 1979). Различия проявляются в



**Рис. 1.** Модель развития социальной организации у Equidae (по Rubenstein, 1989).

**Fig. 1.** Model of development of social organization in Equidae (after Rubenstein, 1989).

формировании стабильных социальных групп (гаремных и холостяцких) в более богатых ресурсами местообитаниях, но при этом гаремные группы демонстрируют выраженную территориальность. На эти особенности указала П. Мёльман (Moehlman, 1998), детально их проанализировавшая. При рассмотрении других популяций эта закономерность в целом сохраняется (см. Приложение 2), но есть и исключения, такие как популяции на о. St. John (Rudman, 1998) и в Kalpitiya (Santiapillai et al., 1999), в которых проявляется стандарт II типа организации — территориальные самцы и стабильные объединения самок с потомством.

Второй пример связан с влиянием хищников. У монгольского кулана существуют различия между популяциями,

обитающими в разных частях Гоби — Джунгарской и Южной. Так, в Джунгарской Гоби куланы в осенне-зимний период образуют группировки, включающие значительное количество самцов, и крупные стада. Здесь практически не встречаются отдельные группы самок с потомством и значительно меньше одиночных самцов. Эти особенности К. Фе связывает с большим прессом хищников в Джунгарской Гоби (Feh et al., 2001).

П. Мёльман предложила схему, которая поясняет взаимосвязь различных факторов, влияющих на тип социальной организации и стратегию размножения Лошадиных (Moehlman, 1998). Так, на образование более стабильных объединений самок влияют увеличение ресурсов среды и пресса хищников, а также



**Рис. 2.** Факторы, влияющие на стратегию размножения Equidae (по Moehlman, 1998).

**Fig. 2.** Factors affecting strategy of breeding in Equidae (after Moehlman, 1998).

возможность защиты социальной группы при более раннем обнаружении хищника. Это наиболее вероятный сценарий для увлажнённых мест с обильными ресурсами. Ограниченность ресурсов в аридных местообитаниях и недостаточность влияния хищников в свою очередь приводит к защите территории, при этом не происходит объединения нескольких самок, а

наиболее стабильной социальной ячейкой оказывается самка с потомством (рис. 2).

Однако объяснять всё разнообразие социальных структур только влиянием условий среды, видимо, не вполне корректно. При всей пластичности поведения симпатричные виды в одних и тех же биоценозах (например, зебра Грэви и равнинная зебра, одичавшие лошади и

одичавшие ослы) не меняют кардинально тип пространственно-социальной организации, на что указывал и В. Линклэйтер (Linklater, 2000). Но при более внимательном разборе этих случаев (см. подробнее выше) оказывается, что в этих популяциях существуют всё-таки некоторые отклонения от стандарта. Так, и у зебры Грэви, и у равнинных зебр формируются смешанные группировки сходного состава (Kimura, 2000; Simpson et al., 2012). У одичавших ослов, обитающих в горах Калифорнии в тех же условиях, что и одичавшие лошади, формируются достаточно стабильные смешанные многосамцовые группы, столь распространённые у одичавших лошадей (Woodward, 1979). Р. Хоффманн (Hoffmann, 1983b) в центральной Австралии, где совместно обитают одичавшие ослы и лошади, нашёл у одичавших лошадей группы самок с потомством, аналогичные ослиным, а у ослов отсутствие территориальности (следует, правда, учесть, что его исследование было непродолжительным).

Помимо факторов окружающей среды, на формирование тех или иных социальных структур могут оказывать влияние некоторые внутривидовые параметры, такие как плотность и половозрастная структура популяции. Ранее уже было отмечено, что при недостатке жеребцов в популяции лошадей (например, при изъятии их в процессе управления популяцией) могут образовываться ассоциации кобыл с потомством. Напротив, при увеличении количества жеребцов начинают образовываться смешанные, в первую очередь многосамцовые гаремы. В ростовской популяции одичавших лошадей после перерыва в 5 лет многосамцовые группы стали появляться, когда соотношение жеребцов к кобылам (от 2-х лет и старше) увеличилось с 0.7 до

0.9 (Спасская и др., 2016). Предложенная ранее гипотеза внутривидовых механизмов регуляции демографических процессов с помощью изменения социальных формирований требует проверки в результате длительного исследования и при отсутствии внешнего управления популяцией (Спасская, Щербакова, 2009).

Остановимся на втором высказанном здесь положении о сходстве изменчивости социальных образований у разных видов семейства Equidae, которая размыкает различия двух типов организации, предложенных Г. Клингелем и основанных на территориальности. В. Линклэйтер (Linklater, 2000) усомнился в корректности использования термина «территориальность» применительно к зебре Грэви, ослам, куланам и киангам. По его мнению, поведение территориальных самцов и нетерриториальных холостых жеребцов у этих видов по многим показателям сходно, хотя у последних выделяют участок обитания. Размеры территорий сходны с размерами участков обитания у нетерриториальных видов. Элементы территориального поведения не связаны только с границами территории, кроме того, они есть у тех и других видов. А территориальные виды защищают территорию только в присутствии там самок. Таким образом, нетерриториальность лежит в основе различий социальной организации Equidae. И в качестве альтернативного варианта В. Линклэйтер предлагает межвидовые различия объяснять как вариации форм защиты самками полигении.

#### 4. Заключение

Проведённый в представленной работе анализ с учётом видовых и популяционных особенностей поведения представителей семейства Equidae показал следующее.



Во-первых, выявлена существенная внутривидовая вариабельность социально-пространственной организации как на уровне подвидов, так и на уровне отдельных популяций. Наиболее ярко эта закономерность появляется у одичавших популяций одомашненных видов — лошадей и ослов. С помощью человека они распространены практически всесветно, занимают разнообразные сообщества и климатические зоны и демонстрируют великолепную поведенческую адаптивность.

Во-вторых, выявлена схожесть изменчивости социальных образований внутри семейства, которая размывает отличия двух ранее выделявшихся основных типов социально-пространственной организации. У видов, имеющих разный тип организации, в случае возникновения вторичной симпатрии формируются отклонения от видового стандарта в направлении другого типа организации.

Наш анализ подтвердил ранее полученный вывод, согласно которому устойчивые социальные связи формируются при обильных ресурсах и/или высоком уровне предсказуемости ресурсов во времени.

Представленные результаты показали, что для Лошадиных в целом характерен некоторый ограниченный набор стереотипов социально-территориального поведения. Основные различия между видами затрагивают степень устойчивости сообществ животных — постоянства их состава и длительность существования. Соответственно, именно указанные характеристики крайне важны при описании таких сообществ. В предложенной нами терминологии их основные варианты обозначены как «*группа*» и «*группировка*».

Можно предполагать, что набор социально-территориальных стереотипов на комбинаторной основе формирует некое «пространство логических возможностей» (термин Заварзина, 1974). Поскольку комбинация социальных связей имеет ограниченное количество вариантов, эволюция видового поведения происходит в рамках некоторого заданного канала. Согласно этому их «канализованные» преобразования могут быть представлены как гомологические ряды изменчивости социальных стереотипов (форм социальных связей). Выбор какой-то одной из возможных комбинаций в рамках такого «пространства» в той или иной мере диктуется определённым сочетанием внутренних (популяционная структура) и внешних (условия обитания) факторов.

Следует особо подчеркнуть, что исследования социального и территориального поведения Лошадиных несомненно требуют использования специфических методик, основанных на сочетании индивидуального опознавания и долгосрочных (по продолжительности сопоставимых с индивидуальной жизнью животных) наблюдениях в природных условиях при минимальном вмешательстве со стороны человека. Только в таком случае, а не при краткосрочных спорадических наблюдениях, мы можем рассчитывать на получение результатов, позволяющих делать достаточно надёжные экстраполяции.

### **Благодарности**

Я признательна С.В. Попову за общую оценку работы и И.Я. Павлинову за ценные критические замечания; Н.В. Щербаковой и Ю.А. Ермилиной за многолетнюю помощь в экспедиционных работах.

## Литература

- Анчиферов П.С. 1983. Территориальность самцов кулана в Аскании-Нова. — Поведение животных в сообществах. Материалы III Всесоюзной конференции по поведению животных. Т. 2. Москва: Наука. С. 87–88.
- Банников А.Г. 1948. Географическое распространение и заметки по биологии кулана (*Equus hemionus*) в Монголии. — Зоологический журнал, 27 (1): 65–74.
- Банников А.Г. 1954. Млекопитающие Монгольской народной республики. Москва: Изд-во АН СССР. 669 с.
- Банников А.Г. 1959. Современное состояние и биология дикой лошади. — Природа, 5: 50–51.
- Банников А.Г. 1981. Кулан. Москва: Лесная промышленность. 120 с.
- Баскин Л.М., 1976. Поведение копытных животных. Москва: Наука. 296 с.
- Гагенбек К. 1912. О животных и людях. Москва: Изд-во В.М. Саблина. 434 с.
- Гептнер В.Г., Насимович А.А., Банников А.Г. 1961. Млекопитающие СССР. Т. 1. Парнокопытные и непарнокопытные. Москва: Высшая школа. 775 с.
- Гмелин С.Г. 1771. Путешествие по России для исследования трех царств естества. Ч. 1. Путешествие из Санктпетербурга до Черкаска, главного города Донских казаков в 1768–1769 г. Санктпетербург: Императ. акад. наук. 273 с.
- Грум-Гржимайло Г.Е. 1896. Описание путешествия в Западный Китай. Том 1. Вдоль Восточного Тянь-Шаня. Санкт-Петербург: Императорское Русское географическое общество. 547 с.
- Гуревич Д.Я. 2001. Справочник по конному спорту и коневодству. Москва: Центрполиграф. 325 с.
- Жарких Т.Л., Ясинецкая Н.И. 1998. Социальная организация и поведение туркменского кулана (*Equus hemionus kulan*) в «Аскании-Нова». — Вісті Біосферного заповідника «Асканія-Нова» ім. Ф.Е. Фальц-Фейна: Проблеми економоніторингу та збереження біорізноманіття. Асканія-Нова. С. 74–79.
- Заварзин Г.А. 1974. Фенотипическая систематика бактерий. Пространство логических возможностей. Москва: Наука. 102 с.
- Каштанов Л.В. 2011. Табунное коневодство. Изд. 2-е. Москва: Книжный дом «ЛИБРОКОМ». 416 с.
- Куприкова Е.А. 1990. Многолетняя динамика островной популяции одичавших ослов *Equus asinus*. 1. Структура популяции. — Зоологический журнал, 69 (9): 126–137.
- МакГриви П. 2011. Поведение лошадей. Руководство для ветеринарных врачей и специалистов по работе с лошадьми. Москва: Софион. 340 с.
- Павлинов И.Я., Хляп Л.А. 2012. Отряд Perissodactyla. — Павлинов И.Я., Лисовский А.А. (ред.). Млекопитающие России: систематико-географический справочник (Сборник трудов Зоологического музея МГУ, 52). Москва: Т-во науч. изд. КМК. С. 383–389.
- Паклина Н.В. 1997а. О судьбе лошади Пржевальского. — Природа, 6: 106.
- Паклина Н.В. 1997б. По следам исчезнувших тахи. — Природа, 7: 91–101.
- Паклина Н.В., ван Орден К. 2003. Современное состояние популяции кiang (*Equus kiang*) в юго-западной части видового ареала. — Зоологический журнал, 82 (3): 413–416.
- Паклина Н.В., Климов В.В. 1990. Социальная организация популяции одичавших лошадей *Equus caballus* острова Южный (озеро Маныч-Гудило). — Зоологический журнал, 69 (10): 107–116.
- Паллас П.С. 1773. Путешествие по разным провинциям Российской империи. Ч. 1. Санктпетербург: Типогр. Императ. акад. наук. 786 с.
- Панов Е.Н. 1983. Поведение животных и этологическая структура популяций. Москва: Наука. 424 с.
- Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю. 1985. Структура популяции и поведение одичавших ослов *Equus asinus* на острове Огурчинский (Каспийское море). 1. Социальная организация. — Зоологический журнал, 64 (5): 750–762.

- Пржевальский Н.М. 1883. Из Зайсана через Хами в Тибет и на верховья Желтой реки (Третье путешествие в Центральную Азию). Санктпетербург: Императорское Русское географическое общество. 473 с.
- Рашек В.А. 1969. Некоторые особенности поведения кулана. — Поведение животных и проблемы одомашнивания. Москва: Наука. С. 21–38.
- Рашек В.А. 1973. Размножение и поведение кулана в период гона на о. Барса-Кельмес. — Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биологический, 78 (5): 26–41.
- Рычков П.И. 1762. Топография Оренбургская, т. е. обстоятельное описание Оренбургской губернии, сочинённое коллежским советником и императорской Академии наук корреспондентом Петром Рычковым. Санктпетербург: типогр. Императорской акад. наук. 331 с.
- Свечин К.Б., Бобылев И.Ф., Гопка Б.М. 1984. Коневодство. — Москва: Колос. 352 с.
- Сидоренко Е.В. 2004. Анализ и прогноз динамики социальной структуры группировки лошадей Пржевальского (*Equus ferus przewalskii* Poljakov, 1881) на основе этологических и физиологических исследований. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва, Московск. госуд. универ. им. М.В. Ломоносова. 25 с.
- Соколов В.Е., Амарсанаа Г., Паклина Н.В. и др. 1991. Ареал лошади Пржевальского в последний период существования вида в МНР и его геоботаническая характеристика. — Зоологический журнал, 70 (5): 111–115.
- Соломатин А.Ю. 1973. Кулан. Москва: Наука. 144 с.
- Спасская Н.Н. 2009. Пространственная структура популяций одичавших лошадей: анализ факторов, влияющих на размер участка обитания. — Зоологический журнал, 88 (5): 629–636.
- Спасская Н.Н. 2011. Межгрупповая иерархия в популяции одичавших лошадей. — Териофауна России и сопредельных территорий. Международное совещание (IX Съезд Териологического общества при РАН). Москва: Т-во науч. изд. КМК. С. 458.
- Спасская Н.Н., Ермилина Ю.А., Махоткина К.А., Свиначенко А.Е. 2010б. Фенотипическая характеристика изолированной популяции одичавших лошадей о. Водный (Ростовская обл.) — Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биологический, 110 (6): 15–23.
- Спасская Н.Н., Щербакова Н.В. 2006. Популяция одичавших лошадей острова «Водный» в Государственном природном заповеднике «Ростовский» (результаты исследования 2006 года). — Вопросы степеведения, 6: 64–69.
- Спасская Н.Н., Щербакова Н.В., Ермилина Ю.А. 2015. Межгрупповая иерархия в популяции одичавших лошадей: особенности и динамика. — Богоявленская Д.Б. (ред.). От истоков к современности: 130 лет организации психологического общества при Московском университете: Сборник материалов юбилейной конференции. Т. 5. Москва: Когито-Центр. С. 437–439.
- Спасская Н.Н., Щербакова Н.В., Ермилина Ю.А. и др. 2010а. Результаты комплексного мониторинга популяции одичавших лошадей о. Водный Государственного природного биосферного заповедника «Ростовский». — Труды ФГУ «Государственный природный заповедник «Ростовский»», 4. Ростов-на-Дону: Изд-во СКНЦ ВШ ЮФУ. С. 197–211.
- Спасская Н.Н., Щербакова Н.В., Ермилина Ю.А., Прохорова М.С. 2016. Состояние популяции свободноживущих (одичавших) лошадей в Государственном природном заповеднике «Ростовский». — Териофауна России и сопредельных территорий. Международное совещание (X съезд Териологического общества при РАН). Москва: Т-во науч. изд. КМК. С. 408.
- Уоринг Д.Х. 2009. Поведение лошади. Санкт-Петербург: ООО «ИКЦ». 458 с.
- Фальц-Фейн В. 1997. Аскания-Нова. Киев: Аграрная Наука. 347 с.
- Цзэвэгмид Д. 1959. Сохранить редчайшее животное мировой фауны. — Природа, 5: 52–53.

- Шатилов И.Н. 1884. Сообщение о тарпанах. — Известия Московского Императорского общества акклиматизации. 8 с.
- Шеффер М. 2004. Язык лошадей. Образ жизни, поведение, формы общения. Москва: Аквариум. 336 с.
- Щербакова Н.В., Спасская Н.Н. 2009. Динамика социальной структуры популяции одичавших лошадей. — Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Материалы 2-й науч. конференции 9–12 ноября 2009 г., Черноголовка. Москва: Т-во науч. изд. КМК. С. 46.
- Эверсманн Э. 1850. Естественная история Оренбургского края. Часть 2. Казань: Типография Казанского университета. 295 с.
- Bahloul K., Pereladova O.B., Soldatova N. et al. 2001. Social organization and dispersion of introduced kulans (*Equus hemionus kulani*) and Przewalski horses (*Equus przewalskii*) in the Bukhara Reserve, Uzbekistan. — *Journal of Arid Environments*, 47 (3): 309–323.
- Berger J. 1977. Organizational systems and dominance in feral horses in the Grand Canyon. — *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2 (2): 131–146.
- Berger J. 1983. Induced abortion and social factors in wild horse. — *Nature*, 303: 59–61.
- Berger J. 1986. Wild Horses of the Great Basin. Social competition and population size. Chicago: University of Chicago press. 326 p.
- Bhatnagar Y.V., Wangchuk R., Prins H.H.T. et al. 2006. Perceived conflicts between pastoralism and conservation of the kiang *Equus kiang* in the Ladakh Trans-Himalaya, India. — *Environmental Management*, 38 (6): 934–941.
- Bowling A.T., Touchberry R.W. 1990. Parentage of Great Basin feral horses. — *Journal of Wildlife Management*, 54 (3): 424–429.
- Boyd L. 1979. The mare—foal demography of feral horses in Wyoming's Red Desert. — Denniston R.H. (ed.). *Symposium on the ecology and behavior of wild and feral equids*. Laramie: University of Wyoming. P. 185–204.
- Boyd L.E. 1988. Time budgets of adult Przewalski horses: Effects of sex, reproductive status and enclosure. — *Applied Animal Behaviour Science*, 21 (1): 19–39.
- Buisman A.K., Weeren R. 1982. Breeding and management of Przewalski horses in captivity. — *Breeding the Przewalski horse in captivity for release into the wild*. Rotterdam: Foundation for the preservation and protection of Przewalski Horses. P. 77–160.
- Cameron E.Z., Linklater W.L., Stafford K.J., Minot E.O. 2003. Social grouping and maternal behaviour in feral horses (*Equus caballus*): the influence of males on maternal protectiveness. — *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 53 (1): 92–101.
- Carson K., Wood-Gush D.G.M. 1983. Equine behaviour. — *Applied Animal Ethology*, 10 (3): 165–190.
- Denniston R.H. 1979. The varying role of the male in feral horses. — Denniston R.H. (ed.). *Symposium on the ecology and behavior of wild and feral equids*. Laramie: University of Wyoming. P. 93–98.
- Dobbie W.R., Berman D.McK., Braysher M.L. 1993. *Managing Vertebrate Pests: Feral Horses*. Canberra: Australian Government Publishing Service. 129 p.
- Dobroruka L.J. 1961. Eine Verhaltensstudie des Przewalski-Urwildpferdes (*Equus przewalskii* Poljakov, 1881) in dem Zoologischen Garten Prag. — *Proceedings of the I International Symposium on Przewalski Horse organised by the Zoological Garden in Prague 5–8 Sept. 1959*. (“Equus”). Praha: Nakladatelství ceskoslovenska akademie Ved. P. 89–104.
- Doku Y., Bekele A., Balakrishnan M. 2007. Population status of plains zebra (*Equus quagga*) in Nechisar plains, Nechisar National Park, Ethiopia. — *Tropical Ecology* 48 (1): 79–86.
- Duncan P. 1983. Determinants of the use of habitat by horses in a Mediterranean wetland. — *Journal of Animal Ecology*, 52 (1): 93–109.
- Duncan P., Cowtan P. 1980. An unusual choice of habitat helps Camargue horses to avoid blood-sucking horse-fly. — *Biology of Behaviour*, 5 (1): 55–60.
- Falz-Fein F. 1901. Der Tarpan oder das zentralasiatische Wildpferd (*Equus przewalskii*). — *Natur und Haus*, 9 (9): 1–4.

- Feh C. 1988. Social behaviour and relationships of Przewalski horses in Dutch semi-reserves. — *Applied Animal Behaviour Science*, 21 (1): 71–87.
- Feh C. 1999. Alliances and reproductive success in Camargue stallions. — *Animal Behavior*, 53 (3): 705–713.
- Feh C., Boldsukh T., Tourenq C. 1994. Are family groups in equids a response to cooperative hunting by predators? The case of mongolian kulans (*Equus hemionus luteus* Matschie). — *Revue d'Ecologie – La Terre et la Vie*, 49 (1): 11–20.
- Feh C., Munkhtuya B., Enkhbold S., Sukhbaatar T. 2001. Ecology and social structure of the Gobi khulan *Equus hemionus* subsp. in the Gobi B National Park, Mongolia. — *Biological Conservation*, 101 (1): 51–61.
- Feist J.D., McCullough D.R. 1975. Reproduction in feral horses.— *Journal of Reproduction and Fertility. Supplement*, 23: 13–18.
- Fischhoff I.R., Dushoff J., Sundaesan S.R. et al. 2009. Reproductive status influences group size and persistence of bonds in male plains zebra (*Equus burchelli*). — *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63 (6): 1035–1043.
- Fischhoff I.R., Sundaesan S.R., Cordingley J. et al. 2007. Social relationships and reproductive state influence leadership roles in movements of plains zebra, *Equus burchellii*. — *Animal Behaviour*, 73 (5): 825–831.
- Franke Stevens E. 1988. Contests between bands of feral horses for access to fresh water: the resident wins. — *Animal Behavior*, 36 (6): 1851–1853.
- Franke Stevens E. 1990. Instability of harems of feral horses in relation to season and presence of subordinate stallions. — *Behaviour*, 112 (3–4): 149–161.
- Gates S. 1979. A study of the home ranges of free-ranging Exmoor ponie. — *Mammal Review*, 9 (1): 3–18.
- Geist V. 1974. On the Relationship of Social Evolution and Ecology in Ungulates. — *American Zoologist*, 14 (1): 205–220.
- Ginsberg J.R. 1989. The ecology of female behaviour and male mating success in the Grevy's zebra. — Jeweel P.A., Maloiy G. (eds). *The biology of large African mammals in their environment*. Symposia of the Zoological Society of London, 61: 89–110.
- Goodwin D. 2002. Horse behaviour: evolution, domestication and feralisation. — Waran N. (ed.). *The welfare of horses*. Dordrecht: Kluwer Academic Publ. P. 1–18.
- Groves C.P., Grubb P. 2011. *Ungulate taxonomy*. Baltimore: The John Hopkins Univ. Press. 416 p.
- Grubb P. 2005. Family Equidae. — Wilson D.E., Reeder D.M. (eds). *Mammal species of the World. A taxonomic and geographic reference*. 3rd ed., Vol. 1. Baltimore: The Johns Hopkins Univ. Press. P. 629–632.
- Hoffman R. 1983a. The development of social behavior in immature males of a feral horse population (*Equus caballus*). Dissertation. Universitat Tübingen. 73 p.
- Hoffman R. 1983b. Social organization patterns of several feral horse and feral ass population in Central Australia. — *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 48 (2): 124–126.
- Hoffman R. 1985. On the development of social behavior in immature males of a feral horses population (*Equus przewalskii f. caballus*). — *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 50 (5): 302–314.
- Haupt K.A., Keiper R. 1982. The position of the stallion in the equine dominance hierarchy of feral and domestic ponies. — *Journal of Animal Science*, 54 (5): 945–950.
- Jarman P.J. 1974. The Social Organisation of Antelope in Relation to Their Ecology. — *Behaviour*, 48 (3/4): 215–267.
- Jarman P. 1983. Mating system and sexual dimorphism in large, terrestrial, mammalian herbivores. — *Biological Reviews*, 58 (4): 485–520.
- Kaczensky P., Ganbaatar O., von Wehrden H. et al. 2007. Przewalski's horse (*Equus ferus przewalskii*) re-introduction in the Great Gobi B strictly protected area: From species to ecosystem conservation. — *Mongolian Journal of Biological Sciences*, 5 (1–2): 13–18.
- Keiper R.R. 1986. Social structure. — *Veterinary Clinics of North America: Equine Practice*, 2 (3): 465–484.
- Keiper R. 1988. Social interactions of the Przewalski horse (*Equus przewalskii* Poliakov,

- 1881) herd at the Munich Zoo. — *Applied Animal Behaviour Science*, 21 (1): 89–97.
- Keiper R.R., Sawbraus H.H. 1986. The stability of equine dominance hierarchies and the effects of kinship, proximity and foaling status on hierarchy rank. — *Applied Animal Behaviour Science*, 16 (2): 121–130.
- Keiper R., Receveur H. 1992. Social interactions of free-ranging Przewalski horses in semireserves in the Netherlands. — *Applied Animal Behaviour Science*, 33 (4): 303–318.
- Kimura R. 2000. Relationship of the type of social organization to scent-marking and mutual-grooming behaviour in Grevy's (*Equus Grevyi*) and Grant's zebras (*Equus burchelli bohmi*). — *Journal of Equine Veterinary Science*, 11 (4): 91–98.
- King S.R.B., Gurnell J. 2007. Scent-marking behaviour by stallions: an assessment of function in a reintroduced population of Przewalski horses (*Equus ferus przewalskii*). — *Journal of Zoology*, 272 (1): 30–36.
- Kirkpatrick J.F., Turner J.W. 1986. Comparative reproductive biology of North American feral horses. — *Equine Veterinary Science*, 6 (5): 224–230.
- Kissell R.E., Irby L.R., Mackie R.J. 1994. Spatial segregation of bighorn sheep, mule deer, and feral horses. — *Biennial Symposium of the Northern Wild Sheep and Goat Council*, 9: 166–173.
- Klimov V.V. 1988. Spatial-ethological organization of the herd of Przewalski horses (*Equus przewalskii*) in Askania-Nova. — *Applied Animal Behaviour Science*, 21 (1): 99–115.
- Klingel H. 1967. Soziale organisation und verhalten freilebender Steppenzebras. — *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 24 (5): 580–624.
- Klingel H. 1968. Soziale organisation und verhaltensweisen von Hartmann- und Bergzebras (*Equus zebra hartmannae* und *E. z. zebra*). — *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 25 (1): 76–88.
- Klingel H. 1969a. The Social Organisation and Population Ecology of the Plains Zebra (*Equus quagga*). — *Zoologica Africana*, 4 (2): 249–263.
- Klingel H. 1969b. Zur Soziologie des Grevy-Zebras. — *Zoologischer Anzeiger*, 33 (4): 311–316.
- Klingel H., 1972. Social behaviour of african Equidae. — *Zoologica Africana* 7 (1): 175–185.
- Klingel H. 1974. Soziale organisation und verhalten des Grevy-Zebra (*Equus grevyi*). — *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 36 (1): 37–70.
- Klingel H. 1977. Observations on social organization and behaviour of African and Asiatic wild asses (*Equus africanus* and *E. hemionus*). — *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 44 (3): 323–331.
- Klingel H. 1979. A comparison of the social organization of the equids. — *Denniston R.H. (ed.). Symposium on the ecology and behavior of wild and feral equids. Laramie: University of Wyoming. P. 23–30.*
- Linklater W.L. 1998. The social and spatial organization the horses. PhD thesis. New Zealand. Massey University. 239 p.
- Linklater W.L. 2000. Adaptive explanation in socio-ecology: lessons from the Equidae. — *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 745 (1): 1–20.
- Linklater W.L., Cameron E.Z., Stafford K. J., Veltmann C.J. 2000. Social and spatial structure and range use by Kaimanawa wild horses (*Equus caballus*: Equidae). — *New Zealand Journal of Ecology*, 24 (2): 139–152.
- Linklater W.L., Cameron E.Z. 2000. Tests for cooperative behaviour between stallions. — *Animal Behaviour*, 60 (6): 731–743.
- Lloyd P.H., Rasa O.A.E. 1989. Status, reproductive success and fitness in Cape mountain zebra (*Equus zebra zebra*). — *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 25 (6): 411–420.
- McCool C.J., Pollitt C., Falloann R., Turner F. 1981. Studies of feral donkeys in the Victoria River-Kimberleys area. Observations on behaviour, reproduction and habitat and some possible control strategies. — *Australian Veterinary Journal*, 57 (10): 444–449.
- McCort W.D. 1979. The feral asses (*Equus asinus*) of Osabaw Island, Georgia: mating system and the effects of vasectomies as a population control procedure. — *Denniston R.H. (ed.). Symposium on the ecology and behavior of wild and feral equids. Laramie: University of Wyoming. P. 71–83.*
- McCort W.D. 1984. Behavior of feral horses and ponies. — *Journal of Animal Science*, 58 (2): 493–499.

- Miller R. 1979. Band organization and stability in Red Desert feral horses. — Denniston R.H. (ed.). Symposium on the ecology and behavior of wild and feral equids. Laramie: University of Wyoming. P. 113–128.
- Miller R. 1981. Male Aggression, Dominance and Breeding Behavior in Red Desert Feral Horses. — Zeitschrift für Tierpsychologie, 57 (3): 340–351.
- Miller R. 1983. Seasonal movements and home ranges of feral horse bands in Wyoming's Red Desert. — Journal of Range Management, 36 (2): 199–201.
- Miller R., Denniston R.H. 1979. Interband dominance in feral horses. — Zeitschrift für Tierpsychologie, 51 (1): 41–47.
- Moehlman P.D. 1998. Feral asses (*Equus africanus*): intraspecific variation in social organization in arid and mesic habitats. — Applied Animal Behaviour Science, 60 (2–3): 171–195.
- Moehlman P.D. (ed.) 2002. Equids: Zebras, Asses and Horses. Status survey and conservation action plan. IUCN. SSC Equid Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. 190 p.
- Moehlman P.D., Fowler L.E., Roe J.H. 1998. Feral asses (*Equus africanus*) of Volcano Alcedo, Galapagos: behavioral ecology, spatial distribution, and social organization. — Applied Animal Behaviour Science, 60 (2–3): 197–210.
- Monard A.-M., Duncan P., Boy V. 1996. The proximate mechanisms of natal dispersal in female horses. — Behaviour, 133 (13/14): 1095–1124.
- Marjamaki P.H., Contasti A.L., Coulson T.N., McLoughlin P.D. 2013. Local density and group size interacts with age and sex to determine direction and rate of social dispersal in a polygynous mammal. — Ecology and Evolution, 3 (9): 3073–3082.
- Nowzari H., Hemami M., Karami M. et al. 2013. Habitat use by the Persian onager, *Equus hemionus onager* (Perissodactyla: Equidae) in Qatrouyeh National Park, Fars, Iran. — Journal of Natural History. 22 p. <http://dx.doi.org/10.1080/00222933.2013.802040>
- Ohsawa H. 1982. Transfer of group members in plain zebras (*Equus burchelli*) in relation to social organization. — African Study Monographs, 2: 53–71.
- Pacheco M.A., Herrera E.A. 1997. Social structure of feral horses in the Llanos of Venezuela. — Journal of Mammalogy, 78 (1): 15–20.
- Penzhorn B.L. 1979. Social organization of the Cape mountain zebra *Equus z. zebra* in the Mountain Zebra National Park. — Koedoe, 22 (1): 115–156.
- Penzhorn B.L. 1984. A long-term study of social organisation and behaviour of Cape mountain zebras *Equus zebra zebra*. — Zeitschrift für Tierpsychologie, 64 (2): 97–146.
- Penzhorn B.L., Novellie P.A. 1991. Some behavioural traits of Cape mountain zebras (*Equus zebra zebra*) and their implications for the management of a small conservation area. — Applied Animal Behaviour Science, 29 (3): 293–299.
- Perkins A., Gevers E., Turner J.W., Kirkpatrick J.F. 1979. Age characteristics of feral horses in Montana. — Denniston R.H. (ed.). Symposium on the ecology and behavior of wild and feral equids. Laramie: University of Wyoming. P. 51–58.
- Reid S.W.J., Godley B.J., Henderson S.M. et al. 1997. Ecology and behaviour of the feral donkey, *Equus asinus*, population of the Karpas peninsula, northern Cyprus. — Zoology in the Middle East, 14 (1): 27–36.
- Rubenstein D.I. 1981. Behavioural ecology of island feral horses. — Equine Veterinary Journal, 13 (1): 27–34.
- Rubenstein D.I. 1982. Reproductive value and behavioral strategies: Coming of age in monkeys and horses. — Bateson P.P.G. et al. (eds). Ontogeny. New York: Plenum Press. P. 469–487.
- Rubenstein D.I. 1989. Life history and social organization in arid adapted ungulates. — Journal of Arid Environments, 17 (1): 145–156.
- Rubenstein D.I. 1994. The ecology of female social behaviour in horses, zebras and asses. — Jarman P., Rossiter A. (eds.). Animal societies: individuals, interaction and organisation. Kyoto: Kyoto University Press. P. 13–28.
- Rubenstein D.I., Nunez C.M. 2009. Sociality and reproductive skew in horses and zebras. — Hager R., Jones C.B. (eds). Reproductive

- skew in vertebrates: Proximate and ultimate causes. Cambridge: Cambridge University Press. P. 196–226.
- Rudman R., 1998. The social organisation of feral donkeys (*Equus asinus*) on a small Caribbean island (St. John, US Virgin Islands). — Applied Animal Behaviour Science, 60 (2–3): 211–228.
- Rutberg A.T. 1990. Inter-group transfer in Assateague pony mares. — Animal Behavior, 40 (5): 945–952.
- Rutberg A.T., Greenberg S.A. 1990. Dominance, aggression frequencies and modes of aggressive competition in feral pony mares. — Animal Behavior, 40 (2): 322–331.
- Salter R.E., Hudson R.J. 1982. Social organization of feral horses in Western Canada. — Applied Animal Ethology, 8 (3): 207–223.
- Saltz D., Rowen M., Rubenstein D.I. 2000. The effect of space-use patterns of reintroduced Asiatic wild ass on effective population size. — Conservation Biology, 14 (6): 1852–1861.
- Saltz D., Rubenstein D.I. 1995. Population dynamics of a reintroduced Asiatic wild ass (*Equus hemionus*) herd. — Ecological Applications, 5 (2): 327–335.
- Santiapillai C., Wijeyamohan S., Ashby K.R. 1999. The ecology of a free-living population of the ass (*Equus africanus*) at Kalpitiya, Sri Lanka. — Biological Conservation, 91 (1): 43–53.
- Shah N., Qureshi Q. 2007. Social organization and determinants of spatial distribution of Khur (*Equus hemionus khur*). — Erforschung Biology Research Mongolei (Halle/Saale), 10: 189–200.
- Simpson H.I., Rands S.A., Nicol C.J. 2012. Social structure, vigilance and behaviour of plains zebra (*Equus burchellii*): a 5-year case study of individuals living on a managed wildlife reserve. — Acta Theriologica, 57 (2): 111–120.
- St-Louis A., Cote S.D. 2009. *Equus kiang* (Perissodactyla: Equidae). — Mammalian Species, 835: 1–10.
- Sundaresan S.R., Fischhoff I.R., Dushoff J., Rubenstein D.I. 2007. Network metrics reveal differences in social organization between two fission-fusion species, Grevy's zebra and onager. — Oecologia, 151 (1): 140–149.
- Tilson R.L., Sweeny K.A., Binczik G.A., Reindl N.J. 1988. Buddies and bullies: social structure of a bachelor group of Przewalski horses. — Applied Animal Behaviour Science, 21 (1): 169–185.
- van Dierendonck M.C., Bandi N., Batdorj D. et al. 1996. Behavioural observations of reintroduced Takhi or Przewalski horses (*Equus ferus przewalskii*) in Mongolia. — Applied Animal Behaviour Science, 50 (2): 95–114.
- Waring G.H. 1983. Horse behaviour. The behavioral traits and adaptations of domestic and wild horses, including ponies. New Jersey: Noyes publications (Park Ridge). 292 p.
- Woodward S. 1979. The social system of feral asses (*Equus asinus*). — Zeitschrift für Tierpsychologie, 49 (3): 304–316.
- Zervanos S.M., Keiper R.R. 1979. Seasonal home ranges and activity patterns of feral Assateague Island ponies. — Denniston R.H. (ed.). Symposium on the ecology and behavior of wild and feral equids. Laramie: University of Wyoming. P. 3–14.



**ПРИЛОЖЕНИЕ 1А.** Сравнения нескольких популяций одичавших лошадей (*Equus caballus*).  
**SUPPLEMENT 1A.** Comparison of several feral horse populations (*Equus caballus*).

Характеристика	Great Basin, USA <sup>1</sup>	Red Desert, Wyoming, USA <sup>2</sup>	Hato El Frio, Venezuela <sup>3</sup>	McDonnell Ranges <sup>4</sup> , Central Australia <sup>5</sup>	Kaimanawa, New Zealand <sup>6</sup>
Климат	Северный субтропический	Северный умеренный	Субэкваториальный	Тропический, континентальный	Южный умеренный
Природная зона / ландшафт	Пустыня и полупустыня / горный	Сухая степь / открытый	Высокотравных саванн / открытый	Пустыня / открытый	Широколиственные лесостепи и прерии / открытый
Остров / материк	материк	материк	материк	материк	материк
Площадь (кв. км)	Не указана	24000	100–150	Не указана	181
Плотность популяции (особь/кв. км)	Не указана*	0.1	1.7–3	Не указана	0.9–5.2
Степень управления популяцией**	Н	Н	М	Н	М
Период наблюдений	1979–1983	1977–1979	Январь–июль 1992	Март–апрель 1980*, не указано <sup>5</sup>	1994–1998
Взрослые животные	≥ 4 года	≥ 2 года	Не указано	Не указано	≥ 1 года
<b>Социальная структура</b>					
Одинокое взр. самцы / молод. самцы	+	+	+ / 0	+	+
Одинокое взр. самки / молод. самки				+ <sup>4</sup>	
<b>Холостяцкие группы / группировки:</b>					
взр. самцов / молод. самцов / взр. и молод. самцов вместе	+	+	+	+	+
Количество особей	2–8	2–16	Не указано	Не указано <sup>4</sup> , 2–3 <sup>5</sup>	2–13



ПРИЛОЖЕНИЕ 1А. Окончание.  
SUPPLEMENT 1A. Ending.

Стабильные социальные образований	Гаремные группы	Гаремные группы, гаремные группы с несколькими взрослыми жеребцами	Гаремные группы	Не указано <sup>4</sup> , гаремные группы <sup>5</sup>	Гаремные группы
Территориальность	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет

**Источники/Sources.** <sup>1</sup>Berger, 1977, 1983, 1986; <sup>2</sup>Miller, 1979, 1981, 1983; <sup>3</sup>Miller, Denniston, 1979; <sup>4</sup>Denniston, 1979; <sup>5</sup>Racheco, Netter, 1997; <sup>6</sup>Hoffmann, 1983b; <sup>5</sup>Dobbie et al., 1993; <sup>6</sup>Linklater, 1998; <sup>7</sup>Linklater et al., 2000.

**Примечания.** \*Исследовалось несколько группировок; \*\*Степень управления популяцией (на момент исследования): Н — нет управления, М — изредка удаление молодых особей и жеребцов.

**Comments.** \* Several grouping were studied; \*\* Level of population management (at the time of unvestigation): Н — no management, М — young individuals and stallions were eliminated sometimes.

**ПРИЛОЖЕНИЕ 1А.** Сравнения нескольких популяций одичавших лошадей (*Equus caballus*).  
**SUPPLEMENT 1A.** Comparison of several feral horse populations (*Equus caballus*).

Характеристика	Shackleford Banks, N. Carolina, USA <sup>1</sup>	Rachel Carson Estuarine Sanctuary, N. Carolina, USA <sup>2,3</sup>	Assateague Island, Maryland, USA <sup>4,5,6</sup>	Sable Island, Nova Scotia, Canada <sup>7,8</sup>	о. Водный, Ростовская обл., Россия <sup>9</sup>
Климат	Умеренный, мягкий	Умеренный, мягкий	Умеренный, мягкий, влажный	Умеренный, влажный	Умеренный, континентальный
Природная зона / ландшафт	Смешанные леса северного умеренного пояса / приморские открытые травянистые и кустарниковые сообщества	Смешанные леса северного умеренного пояса / приморские открытые травянистые и кустарниковые сообщества	Смешанные леса северного умеренного пояса / приморские открытые травянистые и кустарниковые сообщества	Смешанные леса северного умеренного пояса / приморские открытые травянистые и кустарниковые сообщества	Степная / открытый травянистые сообщества
Остров / материк	остров	остров	остров	остров	остров
Площадь (кв. км)	Около 9	около 2 (4 острова)	63.2	34	19
Плотность популяции (особь/кв. км)	11	5.3–35.4	1.3–5.1 <sup>4</sup>	27.8 <sup>5</sup>	5.05–22.05
Степень управления популяцией <sup>9,10</sup>	Н	Н	Н	Н	Н
Период наблюдений	1974	1980–1982 (всего 6752 ч) <sup>2</sup> , 1985–1986 (всего 235 ч) <sup>3</sup>	1975–1982 <sup>4,5</sup> , 1986–1988 <sup>6</sup>	С 1980 г., многолетние	2006–2015
Взрослые животные	Не указано	Не указано	≤ 3 года <sup>6</sup>	≤ 4 года <sup>8</sup>	≤ 5 лет
<b>Социальная структура</b>					
Одиночные взр. самцы / молод. самцы	+/0			+	+/+
Одиночные взр. самки / молод. самки					
<b>Холостяцкие группы/группировки:</b>					

ПРИЛОЖЕНИЕ 1Б. Продолжение.  
SUPPLEMENT 1B. Continuing.

взр. самцов / молод. самцов / взр. и молод. самцов вместе	+	+	+	+	+	+	0/0/+
Количество особей	Не указано	В среднем 2.6	3-5	1-5 <sup>7</sup>	2-8		
<b>Группы/группировки самок:</b>							
несколько взр. самок без потомства			+				
1 взр. самка с потомством							
1 взр. самка с потомством и примкнувшими молод. животными							
несколько взр. самок с потомством							
Количество особей							
<b>Гаремные группы/группировки</b>							
1 взр. самец с 1 взр. самкой и потомством	+	+	+	+	+		+
1 взр. самец с несколькими взр. самками и потомством	+	+	+	+	+		+
Количество особей	В среднем 12.3	2-4 <sup>2</sup> , в среднем 2-2.2 <sup>3</sup>	2-8 <sup>4</sup> , 9-21 <sup>5</sup>	5-20 <sup>7</sup> , 7.72±2.9 <sup>8</sup>	2-18		
<b>Смешанные группы/группировки:</b>							
гаремные группы с несколькими взрослыми жеребцами	+	+	+	+	+		+
холостяцкие группы / группировки с одной или несколькими кобылами							+
молодёжные группы/группировки микротабун							+
образования непостоянного состава из разнополых особей	+		+				
Количество особей	Не указано	В среднем 1.5-2.3 <sup>3</sup>	Не указано	Не указано	3-13		

**ПРИЛОЖЕНИЕ 1Б. Окончание.**  
**SUPPLEMENT 1B. Ending.**

Стабильные социальные образования	Гаремные группы	Гаремные группы <sup>2</sup>	Гаремные группы	Гаремные группы	Гаремные группы смешанные группы
Территориальность	Есть у гаремных групп	Нет	Нет	Нет	Нет

**Источники/Sources.** <sup>1</sup>Rubenstein, 1981, 1982; <sup>2</sup>Hoffmann, 1985; <sup>3</sup>Franke Stevens, 1988, 1990; <sup>4</sup>Ночрт, Кејрет, 1982; Кејрет, Самбраус, 1986; Кејрет, 1986; <sup>6</sup>Rutberg, 1990; Rutberg, Greenberg, 1990; <sup>7</sup>Welsh, 1975; <sup>8</sup>Marjamaki et al., 2013; <sup>9</sup>Спасская, Щербакова, 2006; Щербакова, Спасская, 2009; Спасская и др., 2010а; Спасская и др., 2016.

**Примечания.** \*\*Степень управления популяцией как в Приложении А.

**Comments.** \*\*\* Level of population management as in the Supplement 1A.

ПРИЛОЖЕНИЕ 2А. Сравнения нескольких популяций одичавших ослов (*Equus asinus*).  
 SUPPLEMENT 2A. Comparison of several feral ass populations (*Equus asinus*).

Характеристика	Death Valley, California, USA <sup>1</sup>	Chemehuevi Mountains, California, USA <sup>2</sup>	Ossabaw Island, Georgia, USA <sup>3,4</sup>	St. John, US Virgin Islands <sup>5</sup>	Volcano Alcedo, Isabela Island, Galapagos Islands, Ecuador <sup>6</sup>
Климат	Субтропический	Семиаридный умеренных широт	Субтропический	Тропический	Субтропический
Природная зона / ландшафт	Пустыня / открытые пространства	Пустыня и полупустыня / горы	Побережья, солённые болота, леса / пересечённый холмов	Тропические леса / крутые склоны холмов	Субтропические леса / горы
Площадь (кв. км)	311	150	110	55	55.3
Плотность популяции (особь/кв. км)	0.4	0.5	0.7 <sup>3</sup>	5	0.2*
Период наблюдений	март 1970 – август 1971, май–июнь 1972, июнь 1973 (всего 20 месяцев)	1974–1975	1975–1979 <sup>3</sup> ; 1 месяц (1974) <sup>4</sup>	16 месяцев (июнь 1984 – сентябрь 1985)	10 дней (март– апрель 1980)
Взрослые животные	≥ 2 года	≥ 3 года	≥ 2 года <sup>4,5</sup>	≥ 2 года	≥ 2 года
<b>Социальная структура</b>					
Одиночные самцы	+	+		+	+
Одиночные взр. самки / одиночные молод. самки	+/ редко	+/ редко		+/ редко	
<b>Холостяцкие группы/ группировки:</b>					
взр. самцов / молод. самцов / взр. и молод. самцов вместе	+/ редко	+/ редко	+/ редко	+/ редко	
Размер (особей)	2–≥11	2–5	Не указано	Не указано	
<b>Группы/группировки самок:</b>					
несколько взр. самок без потомства	+			+	
1 взр. самка с потомством	+	+		+	

ПРИЛОЖЕНИЕ 2А. Продолжение.  
SUPPLEMENT 2A. Continuing.

1 взр. самка с потомством и прикнущившими молод. животными	+	+			+	
несколько взр. самок с потомством	+	+			+	
Количество особей	2-10	Не указано			Не указано	
<b>Гаремные группы/группировки:</b>						
1 взр. самец с 1 взр. самкой и потомством	+	+	+		+	
1 взр. самец с несколькими взр. самками и потомством	+	+	+		+	
Количество особей	2-≥11	2-25	в сред. 7.4		Не указано	
<b>Смешанные группы/группировки:</b>						
несколько взр. самцов с 1 взр. самкой с потомством	+	+	+		+	
несколько взр. самцов с несколькими взр. самками с потомством	+	+	+		+	+
несколько взр. самцов с несколькими молод. самками						
Количество особей	3-≥11	Не указано	в сред. 7.4		Не указано	2 группы по 7 особ.



ПРИЛОЖЕНИЕ 2А. Окончание.  
SUPPLEMENT 2A. Ending.

Стабильные социальные образования	1 взр. самка с потомством	1 взр. самка с потомством; несколько взр. самцов с несколькими молодыми самками	Взр. самец с несколькими взр. самками и потомством; несколько взр. самцов с несколькими самками	1 взр. самка с потомством	Несколько взр. самцов с несколькими взр. самками с потомством
Территориальность	Взрослые самцы, в период размножения	Взрослые самцы, в период размножения	Гаремные и смешанные группы. Холостоящие группы нетерриториальны.	Взрослые самцы, вне зависимости от сезона размножения	Гаремные группы

**Источники/Sources.** <sup>1</sup>Moehlman, 1974, 1979; <sup>2</sup>Woodward, 1979; <sup>3</sup>McCort, 1979; <sup>4</sup>Moehlman, 1998; <sup>5</sup>Rudman, 1998; <sup>6</sup>Moehlman et al., 1998; \*рассчитаны самостоятельно/calculated by author.

**ПРИЛОЖЕНИЕ 2Б.** Сравнения нескольких популяций одичавших ослов (*Equus asinus*).  
**SUPPLEMENT 2B.** Comparison of several feral ass populations (*Equus asinus*).

Характеристика	Каграз peninsula, Суругс <sup>1</sup>	о. Огурчинский, Каспийское море, Туркменистан <sup>2,3</sup>	Kalptiya, Sri Lanka <sup>4</sup>	McDonnell Ranges, Central Australia <sup>5</sup>	Victoria River Kimberlys area, West Australia <sup>6</sup>
Климат	Семиаридный средиземноморский	Аридный умеренных широт	Муссонный	Семиаридный климат низких широт	Сухой муссонный
Природная зона / ландшафт	Средиземноморские редколесья и кустарники, пастбища и оливковые плантации / горы	Пустыня / открытые пространства	Литоральная галофитная растительность, низкие кустарники, фрагментарно мангры и кокосовые плантации	Пустыня / открытые пространства	Саванноподобные сообщества (злаки и кустарники) / открытые пространства
Площадь (кв. км)	39	45	Не указана	Не указана	1300
Плотность популяции (особь/кв. км)	8.6	1.4*	16.8	Нет данных (всего 60 особей)	46.1–84.6*
Период наблюдений	10 дней (декабрь 1993 – январь 1994)	25 дней (май, июнь, октябрь 1983) <sup>7</sup> 1984–1988 (весной и осенью, всего 113 дней) <sup>8</sup>	1 год (февраль 1995–январь 1996)	март–апрель 1980	Не указаны
Взрослые животные	Не указано	≥ 2 года?	Не указано	Не указано	Не указано
<b>Социальная структура</b>					
Одиночные самцы	+	+	+	+	+
Одиночные взр. самки / одиночные молод. самки					+/0

ПРИЛОЖЕНИЕ 2Б. Продолжение.  
SUPPLEMENT 2B. Continuing.

<i>Холостяцкие группы/ группировки:</i>	+/0/0	+/+	+ без указания состава	+ без указания состава	+ без указания состава	+ без указания состава
взр. самцов / молод. самцов / взр. и молод. самцов вместе	Не указано	до 21	до 11	Не указано	до 10	
<b>Группы/группировки самок:</b>						
несколько взр. самок без потомства		+	+			
1 взр. самка с потомством	+	+	+	+	+	
1 взр. самка с потом-ством и примкнув-шими молод. животными		+				
несколько взр. самок с потомством			+			
<b>Количество особей</b>		2-4	Не указано	Не указано		
<b>Гаремные группы/группировки:</b>						
1 взр. самец с 1 взр. самкой и потомством	+	+	+	+	+	
1 взр. самец с несколь-кими взр. самками и потомством	+	+		+	+	
<b>Количество особей</b>	Не указано	2-5	Не указано	Не указано	до 15	
<b>Смешанные группы/ группировки:</b>						
несколько взр. самцов с 1 взр. самкой с потомством						
несколько взр. самцов с несколькими взр. самками с потомством	+		+			

**ПРИЛОЖЕНИЕ 2Б. Окончание.  
SUPPLEMENT 2B. Ending.**

несколько взр. самцов с несколькими молод. самками						
Размер (особей)	Не указано	Не указано	Не указано	Не указано	Не указано	Не указано
Стабильные социальные образования	Не указано	1 взр. самка с потомством	1 взр. самка с потомством	1 взр. самка с потомством	Не указано	Не указано
Территориальность	Не указано	Не выражена	Не выражена	Взрослые самцы	Не выражена	Не указано

**Источники/Sources.** <sup>1</sup>Reid et al., 1997; <sup>2</sup>Панов, Зыкова, 1985; <sup>3</sup>Куприкова, 1990; <sup>4</sup>Santiapillai et al., 1999; <sup>5</sup>Hoffmann, 1983; <sup>6</sup>McCool et al., 1981; \*рассчитаны самостоятельно/calculated by author.