

## СВЯЗЬ ИНДИВИДУАЛЬНЫХ И СОЦИАЛЬНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК ПОВЕДЕНИЯ В КОНТЕКСТЕ ДОСТИЖЕНИЯ УСПЕШНОЙ АДАПТАЦИИ НА ПРИМЕРЕ ХОЛОСТЯКОВОЙ ГРУППЫ ПОЛУВОЛЬНОЙ ПОПУЛЯЦИИ ЛОШАДИ ПРЖЕВАЛЬСКОГО В ОРЕНБУРГСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

© 2024

Гурьянов С.И.<sup>1</sup>, Ксенофонтова А.А.<sup>1</sup>, Булгаков Е.А.<sup>2</sup><sup>1</sup>Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева  
(г. Москва, Российская Федерация)<sup>2</sup>Объединённая дирекция государственных природных заповедников «Оренбургский» и «Шайтан-Тау»  
(г. Оренбург, Российская Федерация)

*Аннотация.* В статье рассматривается взаимосвязь степени поведенческой синхронизации и индекса разнообразия поведения с морфофункциональными особенностями лошади Пржевальского в контексте их адаптационного значения. Отмечено, что обозначенные характеристики поведения определяют способность животных к формированию сплочённых социальных групп, что лежит в основе оборонительного поведения некоторых видов социальных животных, в особенности копытных открытых пространств, а также их противодействия различным факторам внешней среды (например, воздействие насекомых, температурных эффектов и др.). Показатель индекса поведенческого разнообразия отражает стремление животного к проявлению мотивированного поведения, т.е. удовлетворению доминирующей потребности с позиции теории функциональных систем. Учёт данных показателей имеет значимость для успешного проведения программ реинтродукции различных видов животных. В данном исследовании на примере холостяковой группы полувольной популяции изучаемого вида, обитающей на территории участка «Предуральская степь» ФГБУ «Заповедники Оренбуржья», благодаря комплексу этологических наблюдений проводилась оценка адаптации лошадей к степным экосистемам Южного Предуралья. В исследуемом сообществе зафиксирован высокий уровень поведенческой синхронизации и низкие значения индекса разнообразия поведения, объясняемые морфофизиологической адаптацией вида к длительному периоду потребления корма. Отмечена связь между указанными характеристиками поведения и долей разных форм поведения у изучаемой группы диких лошадей, свидетельствующая об эффективной интеграции животных в естественную для вида экологическую нишу.

*Ключевые слова:* лошадь Пржевальского; синхронизация поведения; этологическая адаптация; степной биом; реинтродукция; поведение животных; экологическая реставрация; поведенческое разнообразие.

## RELATION OF INDIVIDUAL AND SOCIAL CHARACTERISTICS OF BEHAVIOR IN THE CONTEXT OF ACHIEVING SUCCESSFUL ADAPTATION ON THE EXAMPLE OF A BACHELOR GROUP OF A SEMI-WILD POPULATION OF PRZEWALSKI'S HORSE OF THE ORENBURG RESERVE

© 2024

Guryanov S.I.<sup>1</sup>, Ksenofontova A.A.<sup>1</sup>, Bulgakov E.A.<sup>2</sup><sup>1</sup>Russian Timiryazev State Agrarian University (Moscow, Russian Federation)<sup>2</sup>United Directorate of the Orenburgsky and Shaitan-Tau State Nature Reserves (Orenburg, Russian Federation)

*Abstract.* The article deals with the relationship between the degree of behavioral synchronization and the index of behavioral diversity and morphofunctional features of Przewalski's horse in the context of their adaptive significance. It is noted that the indicated behavioral characteristics determine the ability of animals to form cohesive social groups, which underlies the defensive behavior of some species of social animals, especially ungulates of open spaces, as well as their resistance to various environmental factors (e.g., insects, temperature effects, etc.). The index of behavioral diversity reflects the animal's desire to display motivated behavior, i.e. to satisfy the dominant need from the position of the theory of functional systems. Consideration of these indicators is important for successful reintroduction programs of different animal species. In this study, the adaptation of horses to the steppe ecosystems of the Southern Urals was assessed using the example of a bachelor group of a semi-voluntary population of the studied species living on the territory of the site «Pre-Ural Steppe» of the Federal State Budgetary Institution «Orenburg Region Reserves» due to a set of ethological observations. A high level of behavioral synchronization and low values of the behavioral diversity index were recorded in the studied community, explained by morphophysiological adaptation of the species to a long period of feed consumption. A relationship between the above behavioral characteristics and the proportion of different behavioral forms in the studied group of wild horses was noted, indicating effective integration of animals into the ecological niche natural to the species.

*Keywords:* Przewalski's horse; behavior synchronization; ethological adaptation; steppe biome; reintroduction; animal behavior; ecological restoration; behavioral diversity.

### Введение

Степь как природный комплекс сформировалась под трофическим и механическим воздействием ди-

ких копытных [1–3; 4, с. 149]. Выступая в роли одного из трофических звеньев степной биоты, они способствовали формированию и сохранению гумусово-

го горизонта, почв, растительного покрова, оказывая тем самым многофакторное влияние на различные компоненты степной экосистемы [2–4; 5, с. 9].

Деградация степей (95% уничтоженных степных массивов в Европейской части России и 50–70% в некоторых регионах Сибири) [6], сопряжённая с их высокой экологической и экономической значимостью, заключающейся в существенном влиянии на поддержание биосферного равновесия и обеспечение продовольственной безопасности [7], поднимает вопрос о необходимости принятия срочных мер, направленных на сохранение степной природной зоны. Однако классические методы территориальной охраны природы, представленные преимущественно в виде организации ООПТ различного ранга, в связи с дестабилизированным состоянием современных степей и утратой ими ключевых средообразующих компонентов, препятствующей осуществлению естественного возобновления экосистемы, зачастую не приносят ожидаемого эффекта [8]. В связи с этим в настоящее время одним из прогрессивных направлений в области эффективного сохранения степного биома является комплекс мер, включающих территориальную охрану и экологическую реставрацию путем реинтродукции степной фауны [6]. Аналогичные программы реализуются, например, в отношении тундровой зоны, будучи направленными на реконструирование экосистем, существовавших во времена мамонтовой фауны на территории биома тундростепи [9].

Потенциал оптимального естественного компонента в пищевых цепях пастбищного типа сохраняют свободноживущие лошади, пастба которых практически не оказывает негативного влияния на видовое разнообразие степи, что позволяет считать их наиболее перспективными копытными для восстановления и сохранения степных экосистем [4, с. 206]. Лошадь Пржевальского (или тахи) (*Equus ferus przewalskii* Poliakov, 1881) [2] можно рассматривать как один из потенциальных видов – инженеров экосистем.

Данный представитель настоящих диких лошадей исчез из дикой природы в 1969 году, сохранившись лишь в зоопарках, но благодаря многолетнему международному взаимодействию природоохранных учреждений ситуация была относительно стабилизирована, и сегодня численность мировой популяции достигает 3 тыс. особей. Однако тахи всё ещё находятся на грани исчезновения, в связи с чем крайне важна деятельность, направленная на создание самоподдерживающихся вольных группировок лошади Пржевальского в различных частях степного пояса Евразии, входящих в исторический ареал этого вида [5, с. 297–309; 10].

Анализ поведения как важнейшего адаптационного механизма животных приобретает особое значение в рамках мероприятий, направленных на создание жизнеспособных популяций этого вида, функционирующих как естественный компонент степных экосистем. Последнее можно объяснить тем, что помимо значимости поведения как важного фактора, определяющего выживание и репродуктивный успех особи и, следовательно, рост и устойчивость естественных популяций, оно является основным компонентом разнообразия экосистем, выполняя важную роль в формировании их биофизических свойств и функций [11].

Многочисленные исследования подчёркивают, что понимание механизмов адаптации копытных к окружающей среде через различные аспекты, включая социальное поведение, имеет высокую ценность для их выживания [12; 13]. Кроме того, изучение всех этапов программ реинтродукции особенно важно в отношении лошади Пржевальского, так как данные о поведении и особенностях экологии вида до момента исчезновения в дикой природе крайне немногочисленны [14].

Целью исследования явилось определение степени адаптации особей холостяковой группы полувольной популяции лошади Пржевальского к природно-климатическим условиям участка «Предуральская степь» Оренбургского заповедника на основе анализа компонентов индивидуального и социального поведения животных.

#### *Материалы и методы*

Исследования проводились в период 13.06.2022–26.06.2022 г. на территории участка «Предуральская степь», входящего в состав Оренбургского государственного природного заповедника. Малая нарушенность степных экосистем Предуральской степи, обусловленная большим количеством сохранившихся компактных массивов зональной степной растительности, высоким уровнем ландшафтного и биологического разнообразия, придаёт данной территории статус уникального природного объекта [15, с. 87–89]. Данное обстоятельство в совокупности со статусом федеральной ООПТ явилось одной из предпосылок выбора этого степного участка в качестве основного плацдарма для исполнения Программы по реинтродукции лошади Пржевальского в степи Российской Федерации [16; 17]. В момент сбора полевых материалов численность полувольной популяции составляла 87 особей.

Объектом исследования являлась холостяковая группа лошадей Пржевальского, содержащейся на территории акклиматизационного загона (45 га) с естественной степной растительностью, представляющего собой один из элементов инфраструктуры Центра реинтродукции лошади Пржевальского ФГБУ «Заповедники Оренбуржья».

Холостяковая группа представлена 7 особями, внутри которой естественным образом сформировано 2 подгруппы (компании) со стоящими во главе старшими (8 и 10 лет) жеребцами. В связи с этим была выделена подгруппа жеребца Помпея (Атас, Беркут, Буда) и подгруппа жеребца Опала (Витр, Большой). Все молодые животные (2–4 лет) родились на территории Предуральской степи, а старшие жеребцы были привезены из национального парка «Хортобадь» (Венгрия).

Суммарно было проведено 40 часов наблюдений, которые осуществлялись в интервале 08:00–22:30 часов, при этом применялся комплекс этологических методов, позволяющих выявить поведенческие профили отдельных особей, определить специфику социальных взаимодействий между животными, оценить степень поведенческой синхронизации групп. Наблюдения проводились попеременно за каждой подгруппой, в результате чего на каждую из них суммарно приходится около 20 часов наблюдений (компания Помпея – 19,5 часа, 1170 временных срезов на каждое животное; компания Опала – 20,5 часа, 1230 временных срезов на каждое животное).

В основе всех методов наблюдения, используемых в данном исследовании, лежала техника индивидуального распознавания особей, базирующаяся на выявлении отличительных внешних черт каждого животного (особенности окраса, конституция, форма морды, степень зebroидности на ногах, следы, полученные в ходе агонистических взаимодействий с конспецификами и др.) [18].

Для оценки структуры поведенческого репертуара особей исследуемой группы применялся метод наблюдения «Временные срезы», с временным интервалом между фиксациями в 1 минуту [18; 19, с. 35–37; 20, с. 8–10]. Было выделено 15 форм поведения (кормодобывающее поведение, локомоции, неактивные формы поведения (сон, дремота, бездействие), исследовательское поведение, автогруминг, аллогруминг, дефекация, уринация, утоление жажды, тактильная коммуникация, половое поведение), наиболее полно характеризующих поведенческий репертуар особей исследуемой группы. Затем определялась доля каждой формы поведения в общем бюджете времени лошадей Пржевальского изучаемого сообщества [20, с. 30–31].

Для получения сведений о степени синхронизации поведения особей в изучаемых подгруппах был выбран метод, позволяющий выразить в процентах долю временных срезов, в которых все особи группы демонстрировали одну и ту же форму поведения [14; 19, с. 36].

Для расчёта показателя поведенческого разнообразия применялся индекс Шеннона–Виннера. Данный параметр даёт возможность определить представленность и равномерность распределения элементов поведения во временном бюджете исследуемых особей, что используется для установления возможности проявлять различные формы мотивированного поведения [21].

Диапазон значение от 0 до 1 отражает степень разнообразия поведения – чем ближе к 1 находится значение  $H$ , тем разнообразнее поведение [21]. Расчёт производится по формуле:

$$H = \sum p_i \times \lg(1/p_i),$$

где  $p_i$  – доля времени, затраченная на  $i$ -тую форму поведения.

Обработка первичных материалов и их дальнейших статистический анализ производили при помощи пакета программ MS Excel 2016, Statistica 10, IBM SPSS Statistics 27.

Осуществлялась проверка признаков на нормальное распределение при помощи теста Шапиро–Уилка, а также визуальной оценки посредством построения гистограмм. Для корреляционного анализа применялся непараметрический критерий Спирмена. Выявление достоверности разности между двумя независимыми выборками проводили при помощи непараметрического критерия Манна–Уитни.

### Результаты и обсуждение

#### 1. Поведенческое разнообразие

Анализ разнообразия поведенческого репертуара особей в изучаемом сообществе, отражающий оценку богатства и равномерности набора выраженных форм поведения [20], показал, что в компании жеребца Помпея значение данного показателя состави-

ло в среднем 0,34 и имело небольшие индивидуальные различия: Помпей – 0,34, Атас – 0,32, Беркут – 0,37, Буда – 0,35. В компании Опала среднее значение индекса поведенческого разнообразия оказалось равным 0,42 и также имело незначительные персональные отклонения: Опал – 0,40, Витр – 0,43, Большой – 0,43.

Для всего исследуемого сообщества зафиксирован относительно невысокий индекс поведенческого разнообразия, равный 0,45. Более близкое к 1 значение считается предпочтительнее ввиду большей возможности животного проявлять мотивированное поведение, однако при анализе данных крайне важно учитывать видовые особенности [22]. Результаты исследования обусловлены значительным преобладанием в бюджете времени изучаемых особей отдельных поведенческих паттернов, таких как отдых, дремота, перемещение и пастьба, что в свою очередь отражает морфофункциональные особенности лошади Пржевальского.

#### 2. Уровень поведенческой синхронизации

Под поведенческой синхронизацией понимается состояние, при котором особи одного или разных видов одновременно в одном и том же локалитете (локальная синхрония) демонстрируют одинаковую форму поведения [23]. Адаптивное значение синхронизации заключается в поддержании функций группы и, следовательно, повышения её приспособленности и выживания. Синхронизация способна повысить эффективность оборонительного поведения (например, моббинга), избегания хищников, а также облегчить социальных взаимодействий и укрепление социальных связей [23; 24].

При анализе данных был определён уровень поведенческой синхронизации изучаемого сообщества (табл. 1).

В подгруппе Помпея из 1080 временных срезов в 943 животные одновременно проявляли одинаковую форму поведения, вследствие чего общий уровень поведенческой синхронизации составлял 87,3%. При этом преимущественно синхронизация достигалась во время неактивных форм поведения – 486 временных срезов (51,5%), кормодобывающего поведения – 399 временных срезов (42,3%), а также в период перемещений – 55 временных срезов (5,8%). Незначительная доля синхронизации приходилась на утоление жажды – 3 временных среза (0,27%).

В подгруппе Опала в 957 из 1230 временных срезов лошади проявляли синхронизированное поведение, общее значение которого составило 77,8%. Синхронизация особей в данной подгруппе наблюдалась при демонстрации аналогичных подгруппе Помпея паттернов поведения: неактивные формы поведения – 586 временных срезов (47,6%), кормодобывающее поведение – 301 временной срез (24,4%), перемещения – 111 временных срезов (9%). Незначительная доля синхронизации отмечена при исследовательском поведении – 3 временных среза (0,24%), которая была связана с реакцией на общий раздражитель, например движение автотранспорта сотрудников заповедника, а также при автогруминге – 1 временной срез (0,08%). Такие формы группового поведения как аллогруминг, коммуникация, агрессия, игровое и половое поведение проявлялись в диадах, т.е. в них не были вовлечены одновременно все члены сообщества.

**Таблица 1** – Степень поведенческой синхронизации сообщества

День	Подгруппа Помпея		Подгруппа Опала	
	Синхронизация, мин. / общее время	Синхронизация, %	Синхронизация, мин. / общее время	Синхронизация, %
1	70 / 120	58,8	89 / 120	74,1
2	61 / 90	67,7	51 / 90	56,6
3	101 / 120	84,16	106 / 120	88,3
4	97 / 120	80,8	44 / 60	73,3
5	48 / 60	80	142 / 180	78,8
6	94 / 120	78,3	95 / 120	79,1
7	100 / 120	83,3	97 / 120	80,8
8	108 / 120	90	89 / 120	74,1
9	79 / 90	87,7	–	–
10	100 / 120	83,3	162 / 210	77,1
11	85 / 90	94,4	82 / 90	91,1
Итого:	943 / 1080	87,3	957 / 1230	77,8

Таким образом, в исследуемой холостяковой группе лошадей Пржевальского суммарно было отмечено 1900 временных срезов из 2400, в которых отмечалась поведенческая синхронизация, из чего следует, что её значение для изучаемого сообщества составило 79,1%.

В связи с ненормальным характером распределения признака в обеих выборках сравнение значения поведенческой синхронизации между двумя подгруппами проводили при помощи критерия Манна–Уитни. Было выявлено, что достоверная разница между двумя компаниями жеребцов по исследуемому признаку отсутствует ( $p > 0,05$ ), из чего следует, что значение степени поведенческой синхронизации статистически не различается в изучаемых сообществах (рис. 1).

Таким образом, в обеих компаниях, составляющих исследуемую холостяковую группу лошадей Пржевальского, отмечен высокий уровень поведенческой синхронизации (79,1%). При этом преобладание синхронии во время пастбы, неактивных форм поведения и локомоций относительно сопоставимо распределению, отмеченному в ходе исследований, проводимых в рамках программы по реинтродукции лошади Пржевальского в Монголии. В данных проектах, в свою очередь, отмечались следующие показатели синхронизации: Национальный парк Хустай-Нуру – 27–54% (гаремная группа,  $n > 5$ ), участок «Б» Большого Гобийского заповедника – 87–91% [14; 25].

Важно отметить, что синхронизация поведения является обязательным компонентом выживания социальных копытных животных [14]. Достигаясь за счёт хорошей социальной интеграции всех членов, она приводит к высокой групповой сплоченности и стабильности [25]. Синхронизация поведения у лошадей способна снизить преследование животных насекомыми, способствовать успешной защите от хищников [14; 25], тем самым обеспечивая успешное существование вида в условиях свойственной ему экологической ниши.

Для лошадей Пржевальского высокий уровень синхронизации поведения является критическим фактором для успешного выпуска животных в дикую природу в рамках программ реинтродукции, а также

дальнейшего выживания восстанавливаемых природных популяций вида [14].

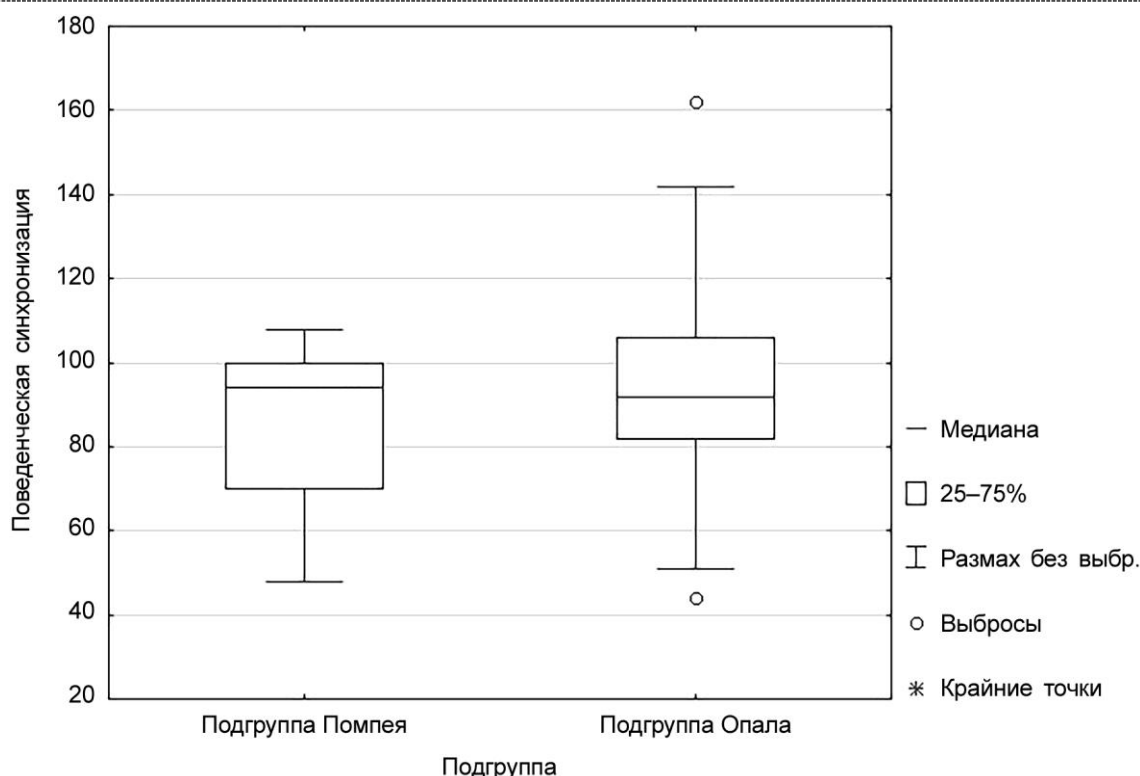
### 3. Зависимость между поведенческим разнообразием и степенью синхронизации поведения

В ходе исследования нами было проведено выявление зависимости степени синхронизации поведения холостяковой группы от показателя индекса поведенческого разнообразия сообщества. Расчёт уровня зависимости степени поведенческой синхронизации группы от индекса поведенческого разнообразия проводили при помощи корреляции Спирмена. В результате между синхронизацией поведения холостяковой группы лошадей Пржевальского и индексом поведенческого разнообразия отмечена статистически достоверная сильная отрицательная связь ( $r = -0,706$ ,  $p < 0,0004$ ) (рис. 2), свидетельствующая о связи двух указанных признаков. При росте значения поведенческой синхронизации закономерно происходит снижение уровня поведенческого разнообразия.

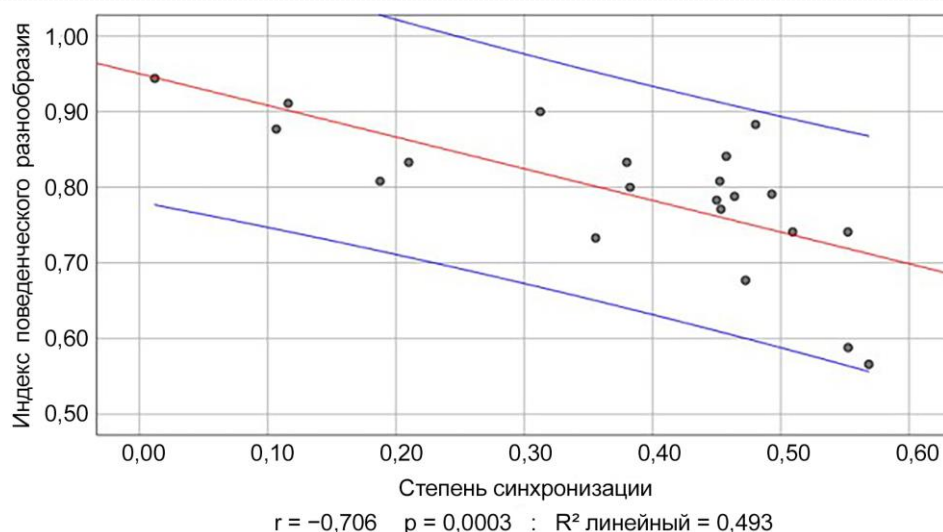
Данное обстоятельство является дополнительным аргументом в пользу того, что низкое значение поведенческого разнообразия холостяковой группы лошадей Пржевальского (0,45), складываемое за счёт преобладания во временном бюджете особей трёх наиболее значимых с морфофункциональной точки зрения форм поведения (кормодобывающее поведение –  $Me = 37,6\%$  ( $Q_1$ - $Q_3$ : 28,9–41,4), неактивные формы поведения –  $Me = 50,1\%$  ( $Q_1$ - $Q_3$ : 47,2–52,4), перемещение –  $Me = 10,8\%$  ( $Q_1$ - $Q_3$ : 8,1–12,8)), обеспечивает необходимые для успешного выживания животных показатели поведенческой синхронизации.

### 4. Связь элементов поведения с анатомическими и физиологическими особенностями вида

Отмеченное во временных бюджетах поведения преобладание трёх поведенческих паттернов объясняется морфофункциональными особенностями лошадей, которые формировались в процессе эволюции как один из механизмов адаптации животных жертв к извлечению необходимого количества энергии из низкокалорийных кормов для поддержания жизни.



**Рисунок 1** – Диаграмма размаха признака «Степень поведенческой синхронизации» в подгруппах



**Рисунок 2** – Корреляция между признаками «Степень поведенческой синхронизации – индекс поведенческого разнообразия»

Так, у представителей рода *Equus* прослеживаются особенности в строении и функционировании пищеварительной системы: желудок имеет небольшой объём и стенки его неэластичны, что вынуждает животных потреблять корм с минимальными временными интервалами, обеспечивая тем самым организм достаточным количеством энергии. Желудочный сок, в отличие от плотоядных, секретируется постоянно независимо от приёма пищи, в то время как слюна вырабатывается только при механическом воздействии на слюнные железы во время жевания, что также исключает длительные перерывы между приёмами пищи, поскольку слюна выступает в качестве буфера для кислоты в составе желудочного сока, тем

самым предотвращая её негативное воздействие на стенки желудка [26, с. 237–242].

Кроме того, ещё одним проявлением морфофизиологической адаптации лошадей к высокому потреблению корма является их анатомия черепа, которая облегчает захват новой порции корма при одновременном измельчении предыдущей. Во время жевания при смыкании моляров резцы находятся на значительном расстоянии друг от друга, не препятствуя поперечному жевательному движению. Подобная адаптация отличает лошадей от других травоядных животных и обеспечивает возможность длительного и высокоэффективного потребления пищи, обусловленного их высокими энергетическими потребностями [27].

В основу значительной доли неактивных форм поведения во временном бюджете положено следующее обстоятельство: лошади Пржевальского, занимающая позицию жертвы в трофических цепях, характеризуются полифазным характером сна (многократное кратковременное погружение в сон в течение суток), позволяющим животным эффективно осуществлять контроль за средой обитания во время отдыха и представляющим собой адаптацию к потенциальной опасности [28, с. 182]. В данном исследовании отмечено преобладание неактивных форм поведения в промежутке с 08:00–17:00, что сопровождалось высокой температурой атмосферного воздуха, а потому не было предпочтительно животными для проявления активности. Также низкий уровень активности может быть обусловлен содержанием холостяковой группы в условиях системы акклиматизационных загон [29].

Скудная кормовая база наряду с дефицитом источников воды требовала постоянной смены локаций в пределах территории обитания изучаемого вида для обеспечения гомеостаза организма, что объясняет преобладание ещё одного паттерна – «перемещение» в поведенческом репертуаре исследуемой группы животных. Подобная картина наблюдалась в Джунгарской Гоби – очаге последней дикой популяции тахи, характеризуемому довольно экстремальными природно-климатическими условиями. Со временем тягу к перемещениям между различными кормовыми станциями и водопоями также стал обуславливать нарастающий антропогенный пресс [30].

В случае с богатой кормовой базой, что отмечается в границах участка «Предуральская степь» [31], перемещения животных могут быть обусловлены стремлением лошадей к насыщению пищевого рациона различными видами растений.

Вероятно, обозначенные факторы ранее могли лежать в основе кочевого и миграционного поведения диких лошадей, что могло быть одной из причин предотвращения пастбищной дигрессии, а также способствовало проявлению их средообразующего воздействия на степные экосистемы. В целом же нужно отметить, что на данный момент информация о характере перемещения лошадей в историческом прошлом практически отсутствует [30].

#### *Заключение*

На основе анализа различных аспектов индивидуального и социального поведения нами был установлен факт успешной адаптации особей разного возраста и происхождения холостяковой группы популяции лошади Пржевальского к природно-климатическим условиям участка «Предуральская степь» Оренбургского государственного природного заповедника. Выявленные значения индекса поведенческого разнообразия (0,45) обусловлены распределением поведенческих форм, при котором в бюджете времени исследуемой группы значительную долю составляют кормодобывающее поведение (37,6%), неактивные формы поведения (50,1%), перемещения (10,8%), связанные с обеспечением нормального хода физиологических процессов, а именно необходимостью частого потребления корма в связи с высоким уровнем энергетической потребности лошадей при низкой калорийности доступного корма.

Одновременно при данном разнообразии поведения отмечается высокий уровень поведенческой син-

хронизации (79,1%), лежащей в основе эффективно-го выживания стадных копытных открытых пространств.

Итоги проведённой работы носят предварительный характер, но могут являться дополнительным аргументом в пользу успешности Программы по восстановлению лошади Пржевальского в Российской Федерации (Распоряжение Министерства Природных ресурсов и экологии РФ № 13-р от 08.04.2022), реализуемой сегодня на территории ФГБУ «Заповедники Оренбуржья».

#### **Список литературы:**

1. Опарин М.Л., Опарина О.С., Цветкова А.А. Выпас как фактор трансформации наземных экосистем семиаридных регионов // Поволжский экологический журнал. 2004. № 2. С. 183–199.
2. Bulgakova M.A., Pyatina E.V. The role of ungulates in soil zoocenosis development of the steppe zone of the Urals // Nature Conservation Research. 2019. Vol. 4 (suppl. 2). P. 94–97. DOI: 10.24189/ncr.2019.037.
3. Абатуров Б.Д., Молчанова Л.В. Естественные степные экосистемы: каковы они на самом деле // Экосистемы: экология и динамика. 2020. Т. 4, № 2. С. 5–25. DOI: 10.24411/2542-2006-2020-10057.
4. Казьмин В.Д. Трофические зональные адаптации копытных России. М.: Геос, 2021. 241 с. DOI: 10.34756/geos.2021.16.37868.
5. Климов В.В. Лошадь Пржевальского: последняя дикая лошадь на планете. Изд. 2-е. М.: URSS, 2018. 320 с.
6. Тишков А.А., Белоновская Е.А., Титова С.В., Царевская Н.Г. Степи России в мировой сводке по граcс-ландам Земли // Степи Северной Евразии: мат-лы IX международного симпозиума / под науч. ред. А.А. Чибилёва. Оренбург: ОГУ, 2021. С. 799–806. DOI: 10.24412/cl-36359-2021-799-806.
7. Тишков А.А. Биосферные функции и экосистемные услуги ландшафтов степной зоны России // Аридные экосистемы. 2010. Т. 16, № 41–1. С. 5–15.
8. Чибилёв А.А. Перспективы развития природно-заповедного фонда в степной зоне Северной Евразии: новые формы заповедных резерватов // Аридные экосистемы. 2004. Т. 10, № 21. С. 9–15.
9. Macias-Fauria M., Jepson P., Zimov N., Malhi Y. Pleistocene Arctic megafaunal ecological engineering as a natural climate solution? // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. 2020. Vol. 375, № 1794. DOI: 10.1098/rstb.2019.0122.
10. Bakirova R.T., Zharkikh T.L., Bulgakov E.A. The initial stage of the development of the semi-free population of the Przewalski's horse in Orenburg state nature reserve (Russia) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2019. Vol. 4, № S2. P. 49–56. DOI: 10.24189/ncr.2019.043.
11. Berger-Tal O., Saltz D. Introduction: the whys and hows of conservation behavior // Conservation behavior. Applying behavioral Ecology to Wildlife conservation and management. Cambridge: Cambridge University Press, 2016. P. 3–35. DOI: 10.1017/cbo9781139627078.003.
12. Snijders L., Blumstein D.T., Stanley C.R., Franks D.W. Animal social network theory can help wildlife conservation // Trends in Ecology & Evolution. 2017. Vol. 32, iss. 8. P. 567–577. DOI: 10.1016/j.tree.2017.05.005.
13. Bernatkova A., Oyunsaikhan G., Simek J., Komarkova M., Ceacero F. Social networks of reintroduced Przewalski's horses in the Great Gobi B Strictly Protected Area (Mongolia) // Current Zoology. 2023. Vol. 70, iss. 2. P. 182–194. DOI: 10.1093/cz/zoad011.

14. Souris A.C., Kaczensky P., Julliard R., Walzer C. Time budget-, behavioral synchrony- and body score development of a newly released Przewalski's horse group *Equus ferus przewalskii*, in the Great Gobi B strictly protected area in SW Mongolia // *Applied Animal Behaviour Science*. 2007. Vol. 107, iss. 3–4. P. 307–321. DOI: 10.1016/j.applanim.2006.09.023.
15. Чибилев А.А. Заповедник «Оренбургский»: история создания и природное разнообразие. Екатеринбург: Институт степи УрО РАН; Оренбургское отделение Русского географического общества; ООО «УИПЦ», 2014. 139 с.
16. Смялянский И.Э. Российский Степной проект завершён: что сделано // *Степной бюллетень*. 2017. № 49. С. 4–13.
17. Kerekes V., Sándor I., Nagy D., Ozogány K., Göczy L., Ibler B., Széles L., Barta Z. Trends in demography, genetics, and social structure of Przewalski's horses in the Hortobágy National Park, Hungary over the last 22 years // *Global Ecology and Conservation*. 2021. Vol. 25. DOI: 10.1016/j.gecco.2020.e01407.
18. Altmann J. Observational study of behavior: sampling methods // *Behaviour*. 1974. Vol. 49, № 3–4. P. 227–266.
19. Попов С.В., Ильченко О.Г. Методические рекомендации по этологическим наблюдениям за млекопитающими в неволе // *Руководство по научным исследованиям в зоопарках* / ред. С.В. Попов. М.: Московский зоопарк, 2008. С. 3–66.
20. Иванов А.А., Ксенофонтова А.А., Войнова О.А. Практикум по этологии с основами зоопсихологии: учеб. пособие. СПб.: Лань, 2022. 368 с.
21. Miller L.J., Vicino G.A., Sheftel J., Lauderdale L.K. Behavioral diversity as a potential indicator of positive animal welfare // *Animals*. 2020. Vol. 10, № 7. DOI: 10.3390/ani10071211.
22. Cronin K.A., Ross S.R. Technical contribution: A cautionary note on the use of behavioural diversity (H-Index) in animal welfare science // *Animal Welfare*. 2019. Vol. 28, № 2. P. 157–164. DOI: 10.7120/09627286.28.2.157.
23. Duranton C., Gaunet F. Behavioural synchronization from an ethological perspective: Overview of its adaptive value // *Adaptive Behavior*. 2016. Vol. 24, iss. 3. P. 181–191. DOI: 10.1177/1059712316644966.
24. Maeda T., Sueur S., Hirata S., Yamamoto S. Behavioural synchronization in a multilevel society of feral horses // *PLoS One*. 2021. Vol. 16, № 10. DOI: 10.1371/journal.pone.0258944.
25. Boyd L., Bandi N. Reintroduction of takhi, *Equus ferus przewalskii*, to Hustai National Park, Mongolia: time budget and synchrony of activity pre- and post-release // *Applied Animal Behaviour Science*. 2002. Vol. 78, iss. 2–4. P. 87–102. DOI: 10.1016/S0168-1591(02)00088-6.
26. Иванов А.А., Войнова О.А., Ксенофонтов Д.А., Полякова Е.П., Скоблин В.Г., Маннапов А.Г., Метревели Т.В. Сравнительная физиология животных: учебник. 2-е изд., степ. СПб.: Лань, 2022. 416 с.
27. Clauss M., Codron D., Hummel J. Equid nutritional physiology and behavior: an evolutionary perspective // *Journal of Equine Veterinary Science*. 2023. Vol. 124. DOI: 10.1016/j.jevs.2023.104265.
28. Иванов А.А. Этология с основами зоопсихологии: учеб. пособие. 2-е изд., степ. СПб.: Лань, 2013. 624 с.
29. Auer U., Kelemen Z., Engl V., Jenner F. Activity time budgets – a potential tool to monitor equine welfare? // *Animals*. 2021. Vol. 11, № 3. DOI: 10.3390/ani11030850.
30. Kaczensky P., Burnik Šturm M., Sablin M.V., Voight C.C., Smith S., Ganbaatar O., Balint B., Walzer C., Spasskaya N.N. Stable isotopes reveal diet shift from pre-extinction to reintroduced Przewalski's horses // *Scientific Reports*. 2017. Vol. 7, № 1. DOI: 10.1038/s41598-017-05329-6.
31. Fedorov N.I., Mikhailenko O.I., Zharkikh T.L., Bakirova R.T. Mapping of vegetation with the geoinformation system and determining of carrying capacity of the pre-urals steppe area for a newly establishing population of the Przewalski horse *Equus ferus przewalskii* at the Orenburg State Nature Reserve // *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. Vol. 107. 2018. № 1. DOI: 10.1088/1755-1315/107/1/012100.

Информация об авторе(-ах):	Information about the author(-s):
<p><b>Гурьянов Сергей Игоревич</b>, магистрант кафедры зоологии; Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева (г. Москва, Российская Федерация). E-mail: segur7@yandex.ru.</p> <p><b>Ксенофонтова Анжелика Александровна</b>, кандидат биологических наук, доцент кафедры кормления животных; Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева (г. Москва, Российская Федерация). E-mail: angelksen@mail.ru.</p> <p><b>Булгаков Евгений Александрович</b>, руководитель центра реинтродукции лошади Пржевальского; Объединённая дирекция государственных природных заповедников «Оренбургский» и «Шайтан-Тау» (г. Оренбург, Российская Федерация). E-mail: orenbulg@mail.ru.</p>	<p><b>Guryanov Sergey Igorevich</b>, master student of Zoology Department; Russian Timiryazev State Agrarian University (Moscow, Russian Federation). E-mail: segur7@yandex.ru.</p> <p><b>Ksenofontova Angelika Alexandrovna</b>, candidate of biological sciences, associate professor of Animal Feeding Department; Russian Timiryazev State Agrarian University (Moscow, Russian Federation). E-mail: angelksen@mail.ru.</p> <p><b>Bulgakov Evgeny Aleksandrovich</b>, head of the Przewalski's Horse Reintroduction Center; United Directorate of the Orenburgsky and Shaitan-Tau State Nature Reserves (Orenburg, Russian Federation). E-mail: orenbulg@mail.ru.</p>

**Для цитирования:**

Гурьянов С.И., Ксенофонтова А.А., Булгаков Е.А. Связь индивидуальных и социальных характеристик поведения в контексте достижения успешной адаптации на примере холостяковой группы полувольтной популяции лошади Пржевальского в Оренбургском заповеднике // *Самарский научный вестник*. 2024. Т. 13, № 1. С. 17–23. DOI: 10.55355/snv2024131102.