

ANUARIO DE PSICOLOGÍA
Núm. 39 - 1988(2)

EL ESPACIO EN LA CONDUCTA ANIMAL

HÉCTOR RIFÁ BURRULL
Departamento de Psicología
Universidad de Oviedo

Héctor Rifá Burrull
Departamento de Psicología
Universidad de Oviedo
P. de Asturias

La conducta de los animales, en cualquier nivel evolutivo que la tratemos, desde la ameba hasta la especie humana, y en cualquiera de las funcionalidades que pueda tener la conducta, está inevitablemente unida al concepto de espacio.

Este presupuesto teórico no es más que la constatación de una realidad patente y observable: la conducta es realizada por alguien, en cualquier momento y en cualquier lugar.

Las respuestas a los planteamientos que el estudioso de la conducta animal se hace sobre «¿quién?», «¿cuándo?», y «¿dónde?», al margen de otros planteamientos como «¿a quién?», «¿por qué?», y «¿para qué?», han estado presentes en el desarrollo de la Etología, incluso antes de que ésta fuera formalmente definida.

Si bien en todos estos planteamientos citados estamos necesitados de respuestas y trabajos científicos que las respalden, tal vez lo estamos con más intensidad cuando abordamos la problemática que conlleva la pregunta: «¿dónde?», es decir, en qué localización ocurre la conducta, pregunta básica para poder seguir indagando en otras cuestiones ligadas al espacio y relativas al «¿quién?», «¿cuándo?», «¿por qué?», y «¿para qué?» determinada conducta ocurre en determinado lugar.

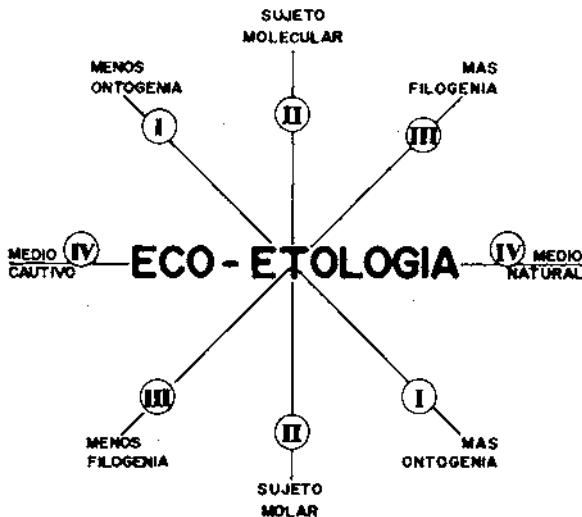


FIGURA 1. Parámetros espacio-temporales de la conducta. (Ver texto).

Por otra parte, el estudio de la conducta animal o ciencia del comportamiento animal enfoca su atención hacia alguno de los parámetros que se representan en la figura 1. Estos parámetros agrupan dos de los aspectos que quedaron reflejados en el punto anterior: los temporales y los espaciales. Los parámetros I y III representan el factor «tiempo» en relación con la conducta, ya sea de forma interna o externa al sujeto observado. Consideramos como «tiempo interno» aquél que transcurre a través de la vida del sujeto, desde el momento del nacimiento hasta el de su muerte, de manera que las conductas realizadas entre estos dos momentos temporales estarán en función del tiempo interior de dicho sujeto.

Algo diferente ocurre cuando tratamos el factor temporal como un proceso externo al sujeto. En este caso entendemos como «tiempo externo» aquél que transcurre a través de la ya conocida escala evolutiva, no afectando pues al sujeto, pero sí al nivel de la especie animal estudiada. Cuando consideramos la conducta en función del tiempo externo o exterior al sujeto, nos encontraremos tratando los diferentes niveles evolutivos de las especies existentes.

Volviendo a la figura, observamos los otros dos parámetros II y IV que reflejan el factor espacial, ya sea, también, desde un punto de vista interno o externo al sujeto, respectivamente. El concepto espacial, que ahora introducimos, podremos clasificarlo como «espacio interno» o «espacio externo» en función de que tratemos al sujeto en sí mismo o al lugar que ocupa el animal en el espacio.

En el primer caso, claros exponentes de estudios que se dedican al estudio del espacio interno de un animal son aquéllos que plasman las localizaciones de los órganos del sujeto dentro de unas coordenadas marcadas por la estructura espacial del propio animal. Un ejemplo de ello, son los estudios sobre expresiones y despliegues, que tan bien representados están en la literatura etológica.

Otro modo distinto de abordar la problemática espacial centrada en el sujeto se realiza partiendo de que éste forma una unidad espacial en sí mismo, y de que dicha unidad ocupa un lugar en el espacio ecológico. La reflexión que aquí realizamos se encuentra enmarcada en este parámetro IV de la figura presentada; parámetro que representa las disciplinas que estudian la conducta animal desde el punto de vista (y en función) del substrato ecológico que ocupa el animal. Esta perspectiva, obviada frecuentemente por la Psicología Animal ha dado origen a la Ecología Conductual (Klopfer, 1962), a la Ecoetología (Wynne-Edwards, 1962) y a la Psicología Ecológica (Barker, 1968), aproximaciones que vamos a considerar aquí de forma única e indistinta.

Desde que en 1966, Calhoun publicó *The Role of Space in Animal Sociology*, el concepto del espacio no fue tratado en la Psicología Animal como un factor más del conjunto global de factores que comprenden el medio ambiente.

Bien es verdad que el concepto de territorio ya se encontraba bien delimitado, pero no así el contenido del mismo; parece como si los propios estudiosos de la conducta territorial animal hubieran tenido miedo de adentrarse en el interior del espacio defendido, respetando señales, olores, y otras marcas de tipo conductual emitidas por el propietario del área a defender. En cual-

quier caso, y valga la metáfora, los comienzos de dichos estudios se limitaron a constatar la existencia de un «perímetro del territorio», pero no se adentraron en el interior conceptual del mismo.

El primer exponente de los estudios territoriales, sin duda, fue Howard (1920) que definió la existencia de unas áreas que eran defendidas y que por tanto, se podían definir perimetralmente.

A continuación, recordaremos los conceptos de que disponemos, a la hora de afrontar la problemática del espacio en la conducta animal, presentándolos tal y como fueron apareciendo históricamente.

Desde Howard, tuvieron que transcurrir dos décadas hasta que Noble (1939) y Burt (1943) definieran el concepto de «territorio» y «área de campeo», respectivamente. Para Noble, al igual que lo fue para Howard, el concepto de territorio respondía a cualquier área que es defendida por el animal; mientras que para Burt, el área de campeo responde al anillo perimetral que rodea al territorio propiamente dicho. En cualquier caso, observamos que los autores citados y que los dos conceptos introducidos no corresponden al contenido interno del espacio, sino que únicamente tratan de marcar unos límites fronterizos y perimetrales.

Hubert (1947) aporta un nuevo concepto en relación con la problemática territorial. Se trata de la densidad de población en un espacio determinado, utilizando una medida que otorgaba una determinada cantidad de espacio a cada animal; esta medida, que se solía representar en kilómetros cuadrados, permitió realizar análisis comparativos entre distintas especies. No obstante, desde el punto de vista conductual no se relacionó tal medida con los patrones de conducta realizada.

Pero no transcurrió más de una década antes de que Hediger (1950) comenzara a tener en cuenta los dos factores —espacio y conducta— conjuntamente; y lo hizo estableciendo por primera vez un calificativo conductual al uso de determinados espacios. Bien es verdad que todavía estamos muy lejos de los actuales trabajos sobre uso conductual del espacio ecológico; y que otros autores (Seton, 1909; Berg, 1931; y Carpenter, 1935) habían constatado la existencia de «itinerarios fijos» en ciertas especies animales, lo que ya supone una cierta calificación del uso del espacio, al determinar su utilización para desplazarse.

A pesar de ello, podemos considerar a Hediger como un pionero en el estudio eco-etológico del uso del espacio. Al mismo tiempo, este autor establece una relación entre el sistema espacial y temporal de la conducta, al determinar que en ciertos momentos y lugares sea previsible que un animal realice cierta conducta esperada.

Hediger (1955) también es el responsable de introducir el concepto de «distancia individual» como la unidad básica de territorio. Ésta equivale a la separación mínima entre dos sujetos, y hace que éstos tengan a su alrededor una especie de anillo imaginario que les delimita un espacio mucho más pequeño, lo que más tarde se definirá como «área nuclear».

Aunque Hediger pueda considerarse el introductor del anterior concepto de distanciamiento entre los individuos, fue realmente Leyhausen (1965), (1971) el responsable de considerar al anillo resultante como la unidad básica

de espacio. Pero la importancia de Leyhausen radica en que estableció la relación entre dicha unidad y el concepto de la «jerarquía» que opera en el espacio por parte de los sujetos que lo habitan.

La relación espacio-jerarquía se efectúa de forma indirecta, ya que no es el espacio en sí mismo el que trata Leyhausen; lo es, en cambio, la cantidad de espacio disponible en función de la densidad de población existente. Concluye pues, este autor afirmando que a mayor aumento en la densidad de población, mayor reforzamiento de la estructura jerárquica; mientras que a una disminución sigue una reducción de las manifestaciones de jerarquía.

Hasta aquí hemos tratado muy brevemente los conceptos básicos que han ido apareciendo en la literatura científica al tratar el binomio conducta-espacio. Conceptos que, científicamente admitidos, han sido recopilados en actuales monografías. Por citar al autor más conocido, Wilson (1975) trata las definiciones aquí expuestas: territorio, área de campeo (*home range*), itinerarios fijos de conducta, distancia individual, uso del espacio, espacio y jerarquía; a las que añade el concepto de área nuclear, que él mismo define como el espacio central del área de actividad o de campeo, siendo menor que lo que representa el concepto de territorio y mayor que el anillo espacial que imaginariamente rodea a cada individuo.

Después de esta breve reseña conceptual, quisiéramos hacer una llamada de atención a un concepto que se podría representar por el término: «ocupación», concepto que no se encuentra definido en la literatura.

Cuando tratamos el término *ocupación (occupancy)*, lo hacemos como reflejo de que el animal ocupa un lugar en el espacio y que dicha ocupación no está determinada por el azar, sino que está en función de la conducta que el sujeto realice y de los beneficios que el animal reciba por ocupar conductualmente dicho espacio.

El hecho por el que no se haya definido dicho concepto con anterioridad habría que buscarlo en que el factor primordial que se tiene en cuenta para definir si un animal o especie es territorial ha sido si dicho animal o especie *defiende* su espacio vital. En cambio, no se ha tenido en cuenta si el animal o especie tratada ocupa un espacio *en exclusiva*.

Llegados a este punto cabría pensar que la clave de esta diferencia conceptual respecto a qué es territorio radica en si el propietario del mismo defiende o no su espacio; cuando en realidad, la diferencia de conceptos está simplemente en si el dueño del territorio lo defiende por medio de conductas visualizables de forma llamativa por el observador o, en el segundo caso, si el animal defiende su terreno de forma silenciosa y poco espectacular. A este último aspecto lo denominamos: «defensa pasiva del territorio».

Pongamos un ejemplo para clarificar la cuestión: se trata del rinoceronte, que fue estudiado en su variante negra por Schenkel (1966) y en la blanca por Owen-Smith (1971), llegando ambos a conclusiones dispares. El hecho de que el primer estudio nos muestre un rinoceronte territorial y el segundo todo lo contrario nos hace pensar que las condiciones del medio fueron muy diferentes en ambos *habitats* estudiados, o que las dos variantes zoológicas de rinoceronte tienen patrones de conducta diferentes en este aspecto conductual. A pesar de estas posibles explicaciones y sin ánimo de invalidarlas, cabría

pensar que el concepto de «animal territorial» no es lo suficientemente cerrado como para no producir errores conceptuales entre los que tratamos de considerar su estudio. A pesar de las posibles causas presentadas, podemos considerar que en ambos estudios citados sería más acertado referirse a si el rinoceronte muestra conductas de defensa territorial o no las muestra, en vez de afirmar que es o no es territorial. A menos que no admitamos la premisa de que un animal o especie puede ser territorial y no tener necesidad de defender su territorio de forma activa.

En base al ejemplo, ya citado, deberíamos volver al concepto, introduciendo en anteriores líneas, de «defensa pasiva del territorio»; este concepto incluye las estrategias de que el animal o especie dispone y que lleva a cabo para evitar que su propiedad espacial le sea invadida, sin que ello suponga efectuar conductas de amenaza y/o agresión hacia el animal que intenta suplantarle en su propio territorio. En este caso deberíamos tener en cuenta otro tipo de señales, tales como los olores epidérmicos y los procedentes de sus propias heces y orines, bien directamente del propio sujeto, o porque previamente los haya impregnado en objetos de su propio *habitat*, tales como arbustos, troncos, rocas, etc.

Aunque en la literatura científica no es habitual presentar los datos cuantitativos después de las conclusiones, vamos a hacerlo así para que sirva como ejemplo ilustrativo al concepto de «ocupación» y «defensa pasiva del territorio», que aquí estamos tratando. En este caso el ejemplo es protagonizado por otro ungulado, el caballo; siendo este animal, al igual que el rinoceronte, considerado como una especie típicamente no territorial.

El estudio que a continuación presentamos se realizó en el Principado de Asturias, Sierra de Carondio, durante el año 1984. Para ello y durante veintisiete sesiones de observación se anotaron los lugares que eran ocupados por los sujetos. Éstos eran 300 individuos de distinta edad y sexo, agrupados en 15 grupos sociales. Es suficientemente conocida la estructura social del caballo cuando vive en plena libertad; al igual que ocurre en otros équidos como cebras y asnos, los grupos sociales se consolidan formando una estructura de «harén», el cual consta del macho, un grupo de 10 a 15 yeguas y sus respectivas crías.

Todos los sujetos eran caballos de pequeña talla, similares a los caballos de pequeña talla existentes en el Sur de Inglaterra, País Vasco Francés o Japón, aunque por pequeñas diferencias morfológicas se les denomina «asturcones». Las sesiones de observación comenzaban al amanecer y finalizaban al crepúsculo, repartiéndose en las distintas estaciones anuales.

El método de registro consistía en la realización de un itinerario fijo, efectuado en vehículo y a pie, que permitía visualizar las 180 Ha de la zona de estudio. Este itinerario se efectuaba en tres momentos fijos del día: amanecer, mediodía y crepúsculo. Al mismo tiempo se efectuaba un seguimiento continuado en uno de los grupos del área, grupo que era siempre el mismo y que se denominó «grupo control».

Los resultados nos muestran que el área promedio de campeo en este ungulado que vive en libertad es de 12,3 Ha, efectuando un recorrido diario promedio de 2 Kms. Los datos más relevantes, ya expuestos en otro lugar (Rifá,

1986), nos muestran que tanto el recorrido diario como el área de campeo difieren de forma significativa según el momento del día y de la época del año, siendo estas diferencias debidas a factores medioambientales como: presencia de insectos molestos, búsqueda de mejor pasto y aproximación a los lugares de beber; todos estos factores varían en función de la estación anual y el primero también lo hace en función del momento del día.

Pero si hay un resultado relevante para la cuestión que aquí tratamos no son las influencias del medio ecológico, sino la ocupación de dicho medio.

Llegados a este punto, debemos volver al concepto de «animal territorial», cuya problemática vimos en el caso del rinoceronte y que vuelve a repetirse en el caballo que vive en régimen de libertad.

Son numerosos los autores que han escrito sobre la conducta espacial del caballo (Tyler, 1972; Salter y Hudson, 1978; Zervanos y Keiper, 1979; y Kaseda, 1983; entre otros). Todos ellos coinciden en afirmar que el caballo no es territorial, ya que no muestra conductas de defensa del territorio. A esta conclusión llegan otros autores estudiosos de diferentes équidos como la cebra (Joubert, 1973; y Penzhorn, 1982) y el asno (Seegmiller y Ohmart, 1981).

Solamente tenemos referencias de que los caballos muestran conductas de defensa territorial a través del trabajo de Rubestein (1981) realizado en un medio de semi-cautividad, siendo posiblemente la limitación del *habitat* y el consecuente aumento de densidad de población la causa de aparición de muestras conductuales de defensa territorial. A este respecto, Wilson (1975) apunta que, en general, las especies animales tienden a una mayor defensa del territorio al aumentar la densidad de población.

Vemos pues que el caballo es considerado como una especie no territorial cuando habita en estado natural, tal y como demuestran los estudios ya citados. Pero, y volviendo de nuevo al concepto de «defensa pasiva del territorio», encontramos que, si bien el caballo no muestra conductas de defensa territorial, sí es un animal que fija unas referencias espaciales y las mantiene periódicamente.

En nuestro estudio, cuando observamos a distintos grupos sociales interactuando en una misma zona geográfica, constatamos que las áreas de campeo (*home range*) del grupo «control» (grupo seleccionado al azar de entre los otros quince grupos que habitan la misma zona geográfica) se solapan con áreas de campeo de los otros grupos, siendo este hecho significativamente más observado en las épocas de primavera y verano, frente a las de otoño e invierno, momento en que el solapamiento es prácticamente inexistente. Esta diferencia estacional y el propio hecho del solapamiento de áreas fue también observado por otros autores (Tyler, 1972; Welsh, 1973; Miller y Denniston, 1979).

La explicación a esta variación estacional habría que buscarla, según nuestra interpretación, en el diferente tamaño de las áreas de actividad durante las distintas épocas del año. En primavera y verano los grupos de caballos amplían significativamente de forma considerable su campo de acción, debido especialmente a la influencia molesta de la mosca caballar (*Hippoboscica equina*) que les hace huir a lugares sombríos; y también a la escasez de agua en las fuentes y manantiales en la época de calor, hecho éste que les

obliga a desplazarse a mayores distancias en el terreno para poder beber.

A pesar de que el caballo sea un animal que solapa sus áreas de campeo con otros animales y grupos de su misma especie, no hay que descuidar que existe una zona de *habitat* predilecta para cada uno de los grupos (Tyler, 1972). En nuestro estudio y con el fin de delimitar las áreas de terreno predilectas del grupo social, que previamente había sido seleccionado, hemos confeccionado la figura 2, la que nos permite visualizar las áreas de utilización exclusiva.

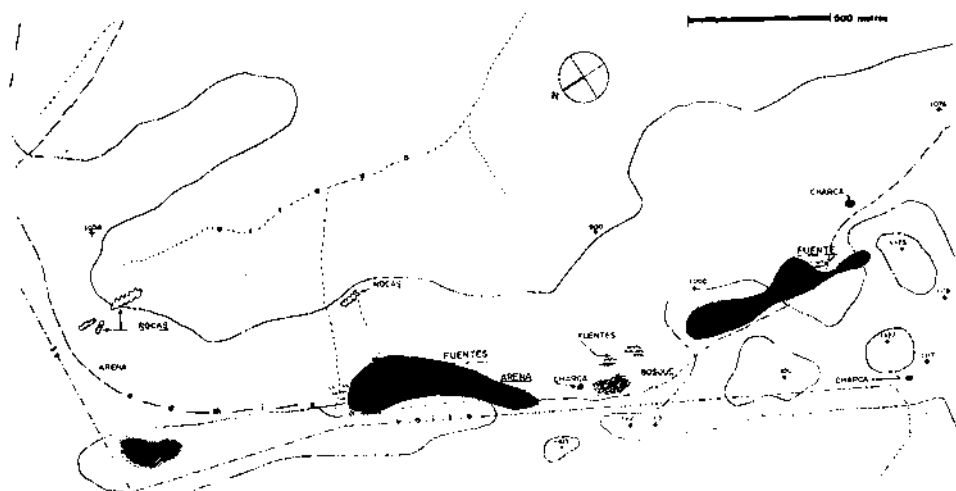


FIGURA 2. Zonas de exclusividad total (negro) y parcial (gris). (Ver texto).

Dicha figura surge de acumular los espacios que a lo largo del año no fueron nunca ocupados por otros grupos sociales, de manera que lo que resulta son las áreas de utilización *exclusiva* por parte del grupo social que centra nuestra atención. En ella podemos observar dos tipos de áreas de exclusividad:

- áreas de uso exclusivo total; aquéllas que solamente fueron ocupadas por el grupo control durante todas las estaciones anuales. Estas áreas aparecen en la figura de forma ennegrecida.
- áreas de uso exclusivo parcial; son aquéllas en las que, en alguna de las estaciones, se observó que otro u otros grupos solaparon el espacio con el grupo control, pero en donde, en el resto de las épocas anuales, no ocurrió así. En la figura aparecen de forma agrisada.

Las áreas de exclusividad mencionadas corresponden a lugares en los que abunda el pasto y en los que la visibilidad es buena. Cuando se trata de áreas de exclusividad total, encontramos que dichas áreas se encuentran al lado de las fuentes principales de la zona estudiada; hecho éste que ocurre en

dos de las tres áreas de exclusividad encontradas. La tercera área de exclusividad total se encuentra en una «zona de arena», zona muy valorada por los équidos para efectuar los denominados «baños de arena», durante los cuales los animales se revuelcan por el suelo, aliviando así las molestias de los insectos. Por otra parte, es conocido el hecho que las moscas y tábanos vuelan a una altura de metro a metro y medio sobre el nivel del terreno, de manera que la vegetación alta les protege del viento; y Rockel y Hausens (1970) explican que la actividad de los tábanos disminuye cuando la velocidad del viento es superior a 8 Km/h.

Todo ello explica porqué hay mucha mayor densidad de insectos en las zonas de vegetación y porqué los caballos prefieren las zonas de poca vegetación o incluso zonas peladas, con tierra, para aliviarse de los mismos. Varios son los autores (Bailey, 1948; Keiper y Berger, 1982) que constatan la importancia que tiene la vegetación en la actividad de los tábanos, especialmente en los días ventosos.

Lo que nosotros hemos denominado «áreas de exclusividad» podría coincidir con el concepto de «área nuclear» (De Vore, 1965) o zonas de fuerte utilización por un animal o grupo social.

Aunque en nuestro estudio no hemos podido constatar defensa activa de dichas áreas nucleares, no descartamos que dicha defensa se lleve a cabo mediante un código de comunicación, ya sea oloroso o de tipo visual, a través de señales que serían las que servirían para defender dichas áreas nucleares como exclusivas.

Dentro de lo hipotético nos inclinamos hacia la existencia de señales olorosas, ya sea a través de los orines o de las pilas de heces, pues se da el hecho de que las áreas de exclusividad encontradas se respetan igualmente cuando los animales propietarios no se encuentran presentes en ellas. Esto indica que algún mensaje reciben los animales, ya que respetan dichas áreas.

Llegados a este punto volvemos, de nuevo, al concepto de territorialidad afirmando que el concepto de animal territorial, como animal que defiende activamente su territorio, no es del todo válido para ciertas especies, como en el caso de los ungulados, aquí tratados. De hecho ocurre que el caballo, especie considerada como «no territorial», dispone de áreas de utilización exclusiva, áreas que deben ser defendidas de alguna forma que no sea la conducta agnóstica.

Sin ánimo de concluir de forma definitiva, creemos en la necesidad de realizar nuevos estudios en los que podamos entrar en detalles de tipo comunicativo, generalizables a otros ungulados, con la finalidad de llegar a entender las estrategias de utilización espacial por parte de las diferentes especies.

Por otra parte, creemos también que los futuros estudios en el campo de la conducta espacial deben apuntar hacia un reforzamiento del concepto «uso del espacio» para que, a partir de su mejor conocimiento, podamos entender qué estrategias de conducta, de defensa espacial, utiliza el animal en la totalidad de su territorio, y no solamente en el borde o perímetro del mismo tal como ha sido estudiado con mayor frecuencia. Pues puede darse el caso que una especie no defienda el territorio a través de la agresión (conducta ésta

que ocurriría en el límite del territorio), sino que dicha defensa la realice a través de una ocupación pasiva. En ese caso es de fundamental interés conocer qué conductas realiza el animal y en qué parte del interior del territorio, estudios, todos ellos, que se encontrarían dentro del apartado conductual de «Uso o utilización del espacio».

RESUMEN

En este trabajo se trata el concepto de espacio animal de la manera que Calhoun lo definiera ya en 1966.

Entendemos que dicho concepto espacial debe ser considerado desde el interior del territorio del sujeto y no desde la periferia, tal como ha sido frecuentemente tratado en la literatura existente.

En la mayoría de trabajos de ungulados, éstos son definidos como «no territoriales». Pensamos que ello es por centrar la atención únicamente en la conducta de defensa territorial y no en la propiedad del mismo.

Queremos introducir el concepto de «ocupación», teniendo en cuenta la conducta que lleva a cabo el animal en el espacio. En este sentido «ocupación» del espacio por el animal implicaría una «defensa pasiva del territorio».

SUMMARY

In this paper we conceive the spatial behaviour in animals in the way previously described by Calhoun in 1966.

We understand that the spatial behaviour must be considered from inside the animal's own territory and not from the borders, as has been frequently done in the past.

In several studies regarding territorial behavior in ungulates, it has been reported that some species are non-territorial animals. We believe that these works are not focused on the concept of space but on the animal's defense of its territory. One thing is to defend a territory and another to have its own.

We would like to introduce the concept of «occupancy». What must be borne in mind is the behavior that the animal carries out in space. In this sense, the occupancy of space by the animal would imply a «passive defense of the territory».

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Bailey, N.S. (1948). The hovering and mating of *Tabanidae*: a review of the literature with some original observations. *Ann. Ent. Soc. Am.*, 41: 403-412.
- Barker, R. (1968). *Ecological Psychology*. Stanford, CA.: Stanford Univ. Press.
- Berg, B. (1931). *Der Lämmergeier im Himalaja*. Berlin.
- Burt, W.H. (1943). Territoriality and Home Range: Concepts as applied to Mammals. *J. Mammalogy*, 24: 346-352.
- Calhoun, J.B. (1966). The Role of Space in Animal Sociology. *Journal of Social Issues XXII* (4): 46-49. (Existe traducción al Español en: Prohansky et. al., Psicología Ambiental. México: Trillas).
- Carpenter, C.R. (1935). Behaviour of Red Spider Monkeys in Panama. *J. Mammalogy*, 16: 171-180.
- DeVore B.I. (1965). *Primate Behavior*. Holt, Rinehart y Winston.
- Hediger, H. (1950). *Wild Animals in Captivity*. Versión inglesa: Dover Pubs. N.Y., 1964.
- Hediger, H. (1955). *The Psychology and Behaviour of Animals in Zoos and Circuses*. Versión inglesa: Dover Pubs. N.Y., 1968.
- Howard, H.E. (1920). *Territory in Bird Life*. Londres: John Murray.
- Hubert, E. (1947). *La faune des grands mammifères de la plaine Ruindi-Rutshurn*. Institut Parcs Nationaux Congo Belge. Bruselas.
- Joubert, E. (1973). Habitat preference, distribution and status of the Hartmann Zebra in South West Africa. *Madoqua*, 7: 5-15.
- Kaseda, Y. (1983). Seasonal changes in the Home Range and the size of harem groups of Misaki Horses. *Jap. J. of Zootec. Sci.*, 54(4): 254-262.
- Keiper, R.R. y Berger, J., (1982). Refuge-Seeking and pest avoidance by feral horses in desert and island environments. *Applied Animal Ethology*, 9: 111-120.
- Klopfer, P.H. (1962). *Behavioral Aspects of Ecology*. N.J.: Prentice-Hall. (Existe traducción al Español: La Conducta Ecológica, Grijalbo, México, 1970).
- Leyhausen, P. (1965). The sane community-a density problem?. *Discovery*.
- Leyhausen, P. (1971). Dominance and territoriality as complemented in Mammalian social structure. En: Esser, A.H., *Behavior and Environment*. N.Y.: Plenum Press.
- Noble, G.K. (1939). The role of dominance in the life of Birds, *Auk*, 56: 263-273.
- Miller, R. y Denniston, R.H. (1979). Interband dominance in feral Horses. *Z. Tierpsychol.*, 51(1): 41-47.
- Owen-Smith, R.N. (1971). Territoriality in the White Rhinoceros (*Ceratotherium simum*). *Nature*, 231(5301): 294-206.
- Penzhorn, B. (1982). Home Range sizes of Cape Mountain Zebras (*Equus zebra zebra*) in the Mountain Zebra National Park (South Africa), *Koedoe*, 0(25): 103-108.
- Rifá, H. (1986). Ecological influences in the Home Range and in the Use of Space of Horses. (Resumen). *Actas del 21st. Congress of Applied Psychology*, Israel.
- Rockel, E. y Hansens, E. (1970). Emergence and flight activity of salt-marsh horseflies and deerflies. *Annals Ent. Soc. Am.*, 63: 27-31.
- Rubenstein, D.I. (1981). Behavioral Ecology of Island feral Horses. *Equine Vet. J.*, 13: 27-34.
- Salter, R.E. y Hudson, R.J. (1978). Habitat utilization by feral Horses in western Alberta. *Natural-Can.*, 105: 309-321.
- Schenkel, R. (1966). Zum problem der territorialität und des Markierens bei Säugern am Beispiel des Schwarzen Nashorns und des Löwens. *Z. für Tierpsychologie*, 23(5): 593-626.
- Seemiller, R.F. y Ohmart, R.D. (1981). Ecological relationships of feral Burros and Desert Bighorn Sheep. *Wildlife Monographs*, 78.
- Seton, E.T. (1909). *Life-histories of northern animals*. New York.
- Tyler, S.T. (1972). The behaviour and social organization of the New Forest Ponies. *Animal Behaviour Monographs*, 5, 2.
- Welsh, D.A. (1973). The life of Sable Island's Weild Horses. *Nature, Can.* (Ottawa), 2: 7-14.
- Wilson, E.O. (1975). *Sociobiology: The new synthesis*. Harvard Univ. Press. (Existe traducción al Español: Sociobiología, Omega).
- Wynne-Edwards, V. (1962). *Animal dispersion in relation to social behavior*. Oliver and Boyd.
- Zervanos, S.M. y Keiper, R.R. (1979). Seasonal Home Ranges and activity patterns of feral Assteague Island Ponies. En Denniston (Ed.), *Actas del Symposium on the Ecology and Behavior of Wild and feral Equids*. Univ. of Wyoming.