

УДК 599.155

ИЕРАРХИЯ ДОМИНИРОВАНИЯ В ГАРЕМНЫХ ГРУППАХ ЛОШАДЕЙ ПРЖЕВАЛЬСКОГО *EQUUS PRZEWALSKII* В ЗАПОВЕДНИКЕ "АСКАНИЯ-НОВА"

Т. Л. Жарких

Биосферный заповедник "Аскания Нова", 326322 Аскания Нова, Чаплинский р-н, Херсонская обл., Украина

Получено 22 января 1996

Иєра́рхія домінування в гаремних групах коней Пржевальського *Equus przewalskii* в заповіднику "Асканія-Нова". Жарких Т. Л. — В чотирьох гаремних групах коней Пржевальського, які утримувалися в заповіднику "Асканія-Нова" в напіввілних умовах, була визначена ієра́рхія домінування. Найбільш звичайним типом агресії було витискування (в 38,3% усіх випадків), укуси спостерігалися значно менше (в 6%). Було знайдено додатно та достовірну кореляцію між віком тварин та їх рангом ієра́рхії. Жеребці домінували над усіма іншими особинами своїх груп, незважаючи на те, що деякі кобили були дорослішими за віком та більш агресивними. Певно, середній вік тварин в кожній групі впливав й на міжгрупове домінування.

К л ю ч о в і с л о в а: поведінка, ієра́рхія домінування, коні Пржевальського, Асканія-Нова, Україна.

Dominance Hierarchy in Harem Bands of Przewalski Horses *Equus przewalskii* at the Askania Nova Reserve. Zharkikh T. L. — Dominance hierarchies were determined in four free-ranging harem bands of Przewalski horses at the Askania Nova State Reserve. The most common kind of aggression was displacement (38.3%), bites were observed less commonly (6%). Analysis of aggression has revealed a clear linear dominance hierarchy present in each band. There was a positive and significant correlation between horse age its range in the hierarchy. A stallion was the dominant horse in each band despite the fact that some mares from his band were older and more aggressive. The factor which influenced the interband dominance was probably the average age of animals in each herd.

К e y w o r d s: behaviour, dominance hierarchy, Przewalski horses, Askania Nova, Ukraine.

Большинство работ, посвященных социальному поведению *Equidae*, выполнялось в группах домашних и одичавших лошадей (Баскин, 1976; Waring, 1983). Изучению последнего представителя диких лошадей, лошади Пржевальского, исчезнувшей из природы более 30 лет назад, препятствовали такие факторы, как малочисленность поголовья, сохранившегося только в зоопарках, искусственные условия содержания и разведения и тесный контакт животных с человеком, что не могло не отразиться на их биологии. Лишь в последние годы значительный рост популяции лошади Пржевальского в неволе и создание полурезерватов для содержания животных большими группами позволили провести ряд наблюдений за поведением и социальной организацией этого редкого вида (Feh, 1988; Keiper, 1990). Эти данные приобретают большой общебиологический интерес в сопоставлении с материалами по домашним лошадям.

Социальное доминирование у лошадей наблюдается в любом половозрастном классе при самых разнообразных типах дневной активности. Формирование иерархических отношений имеет огромное значение, так как при этом снижается уровень агрессивности и, следовательно, возможность нанесения повреждений, и социальная жизнь группы становится более упорядоченной (Keiper et al., 1986). Чтобы получить доступ к ограниченному ресурсу, доминирующему животному часто достаточно лишь угрожать особи более низкого ранга. Конкуренция за пищу — одна из ситуаций, когда проявляются отношения доминирования-подчинения у животных. Доминант вытесняет подчиненную особь с облюбованного участка пастбища или от кормушки. Исследователи часто предоставляют группе животных дополнительный источник пищи, чтобы повысить частоту взаимодействий и облегчить определение рангового порядка (Tyler, 1972; Houpt et al., 1978). Установившийся при этом порядок рангов соответствует наблюдаемому при свободной пастыбе (Clutton-Brock et al., 1976). Этот метод был применен для изучения иерархических отношений в нескольких гаремных группах лошадей Пржевальского, содержащихся в полуволевых условиях степной зоны Украины.

Материал и методы. В биосферном заповеднике "Аскания-Нова" лошади Пржевальского круглогодично обитают на огороженных участках целинной степи общей площадью 2500 га. Социальные группы формируются искусственно, при этом обычно кобылы остаются в своих гаремных группах на протяжении ряда лет, а табунных жеребцов меняют каждые год или два. Автором в сентябре-октябре 1992 г. изучались иерархические отношения в четырех гаремных группах лошадей, которым были присвоены обозначения А, В, С и D соответственно, состоявшие из табунного жеребца, 5-8 половозрелых кобыл и молодянка текущего и прошлого года рождения. С 1990 г. состав взрослых самок во всех четырех группах не менялся. В группе А новый табунный жеребец заменил прежнего 12.06.1990, в группе В — 10.05.1991, в группе С — 28.04.1992, в группе D — 24.08.1991, причем только вожаки группы А ранее (в 1986 г.) использовались как производитель, а остальные были введены в табуны впервые. В 1992 г. эти группы содержались по две на каждом участке степи: группы А и В в загоне площадью 1550 га, С и D — на 650 га. В качестве дополнительного источника пищи использовался ячмень или комбикорм. 10 кг корма вывозилось в степь, к одной из групп, и рассыпалось несколькими кучками на расстоянии 3-4 м одна от другой. Животные подходили и начинали есть. Наблюдения проводились в следующие 30-40 мин до тех пор, пока весь корм не съедается. Всего было

проведено 34 опыта кормления: по 8 в группах А и D и по 9 — в группах В и С. Регистрировались следующие типы агрессивных взаимодействий между лошадьми (Waring, 1983): вытеснение, угроза укуса, укус, угроза удара задними ногами (в дальнейшем: угроза удара), удар задними ногами (в дальнейшем: удар). Все взаимодействовавшие особи идентифицировались. При ранжировании животных в соответствии с их положением в иерархии особью номер один (т. е. альфой) считалась та, на которую никто не направлял акты агрессии, а последней (омегой) — та, которая подвергалась нападением со стороны всех остальных членов группы. В середине находились животные, угрожавшие особям ниже себя по рангу и получавшие угрозы в большинстве случаев только от лошадей высокого ранга. Общее количество полученных или произведенных одной особью актов агрессии учитывалось только в тех случаях, когда определение ранга по вышеприведенным критериям было затруднено.

Для удобства обработки и представления материала всем животным были присвоены буквенно-цифровые символы, где буква указывает на принадлежность данной особи к одной из групп, а цифра обозначает ее ранг. Результаты статистически обработаны с применением коэффициента ранговой корреляции Спирмена и методов дисперсионного анализа (Рокницкий, 1973).

Результаты. Анализ агрессивных взаимодействий между лошадьми показал, что в каждой группе система социального доминирования имеет характер линейной иерархии (табл. 1, 2). Обнаружена статистически значимая положительная корреляция между возрастом лошадей и их рангом, причем для групп А и D она высокодостоверна ($p < 0,01$, $r_s = 0,8908$ для группы А; $p < 0,05$, $r_s = 0,8186$ для В; $p < 0,05$, $r_s = 0,6788$ для С; $p < 0,01$, $r_s = 0,7964$ для D). Во всех группах самый высокий ранг имели табунные жеребцы, хотя некоторые кобылы из их гаремов были старше и агрессивнее. Агрессивность среди взрослых животных, уровень которой определялся по количеству актов агрессии, произведенных особью, достоверно взаимосвязана с рангом только в трех группах: В, С и D ($p < 0,05$, $r_s = 0,9744$; $p < 0,01$, $r_s = 0,9160$; $p < 0,01$, $r_s = 0,9277$, соответственно). Для группы А корреляция статистически не значима, хотя и положительна ($p > 0,05$, $r_s = 0,4286$). Возможно, на уровень значимости повлияло малое число степеней свободы при вычислении коэффициента корреляции.

Т а б л и ц а 1. Иерархия доминирования в гаремных группах (А и В) лошадей Пржевальского

Т а б л и ц а 1. Dominance hierarchy of Przewalski horses in groups A and B

Группа А												
Возраст, лет	Пол	И/П	A ₁	A ₂	A ₃	A ₄	A ₅	A ₆	A ₇	A ₈	A ₉	Всего аа
11	ж	A ₁	X	2	3	1	1	1	1	0	0	9
21	к	A ₂	0	X	6	3	9	13	1	7	0	39
19	к	A ₃	0	0	X	3	9	6	2	0	2	22
12	к	A ₄	0	0	1	X	8	10	0	0	1	20
7	к	A ₅	0	0	0	0	X	2	0	3	5	10
7	к	A ₆	0	0	0	0	1	X	0	1	0	2
1,5	ж [♂]	A ₇	0	0	0	0	0	0	X	0	0	0
1,5	ж	A ₈	0	0	0	0	0	0	0	X	0	0
0,5	к	A ₉	0	0	0	0	0	0	0	0	X	0
Всего аа			0	2	10	7	28	32	4	11	8	10

Группа В												
Возраст, лет	Пол	И/П	B ₁	B ₂	B ₃	B ₄	B ₅	B ₆	B ₇	B ₈	B ₉	Всего аа
6	ж	B ₁	X	6	3	11	4	1	0	1	2	28
9	к	B ₂	0	X	1	3	3	10	0	0	0	8
6	к	B ₃	0	0	X	0	2	0	0	0	0	2
5	к	B ₄	0	0	0	X	2	0	0	0	0	2
7	к	B ₅	0	0	0	1	X	1	0	0	0	2
4	к	B ₆	0	0	0	0	0	X	0	0	0	0
1,5	ж	B ₇	0	0	0	0	0	0	X	1	0	1
0,5	ж	B ₈	0	0	0	0	0	0	0	X	0	0
0,5	к	B ₉	0	0	0	0	0	0	0	0	X	0
Всего аа			0	6	4	15	11	3	0	2	2	43

П р и м е ч а н и е: аа — актов агрессии; И — инициатор аа; П — получатель аа; ж — жеребец; к — кобыла.

Таблица 2. Иерархия доминирования в гаремных группах (С и D) лошадей Пржевальского

Таблица 2. Dominance hierarchy of Przewalski horses in groups C and D

Группа С														
Возраст, лет	Пол	И/П	C ₁	C ₂	C ₃	C ₄	C ₅	C ₆	C ₇	C ₈	C ₉	C ₁₀	C ₁₁	Всего аа
8	ж	C ₁	X	1	3	2	3	1	5	1	0	0	0	16
20	к	C ₂	1	X	10	11	3	7	2	3	0	1	2	40
5	к	C ₃	0	0	X	6	9	2	5	9	2	0	2	35
18	к	C ₄	0	0	0	X	1	0	0	1	0	0	0	2
18	к	C ₅	0	0	0	0	X	0	1	4	0	0	0	5
11	к	C ₆	0	0	0	0	0	X	2	0	0	0	0	2
14	к	C ₇	0	0	0	0	0	0	X	1	0	0	0	1
6	к	C ₈	0	0	0	0	0	0	0	X	0	0	1	1
3	к	C ₉	0	0	0	0	0	0	0	0	X	0	0	0
1,5	ж	C ₁₀	0	0	0	0	0	0	0	0	0	X	0	0
0,5	ж	C ₁₁	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	X	0
Всего аа			1	1	13	19	16	10	15	19	2	1	5	102

Группа D															
Возраст, лет	Пол	И/П	D ₁	D ₂	D ₃	D ₄	D ₅	D ₆	D ₇	D ₈	D ₉	D ₁₀	D ₁₁	D ₁₂	Всего аа
8	ж	D ₁	X	0	0	1	0	1	5	0	0	1	0	0	8
9	к	D ₂	0	X	0	5	0	1	8	0	1	0	1	1	17
14	к	D ₃	0	0	X	1	3	0	6	1	0	0	0	0	11
8	к	D ₄	0	0	0	X	1	0	10	0	0	0	0	0	11
8	к	D ₅	0	0	0	1	X	1	2	0	0	0	0	1	5
16	к	D ₆	0	0	0	1	0	X	1	2	0	0	0	0	4
7	к	D ₇	0	0	0	1	1	0	X	0	0	0	1	1	4
5	к	D ₈	0	0	0	0	0	0	0	X	0	0	0	0	0
0,5	к	D ₉	0	0	0	0	0	0	0	0	X	0	0	0	0
0,5	к	D ₁₀	0	0	0	0	0	0	0	0	0	X	0	0	0
0,5	ж	D ₁₁	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	X	0	0
1,5	ж	D ₁₂	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	X	0
Всего аа			0	0	0	10	5	3	32	3	1	1	2	3	60

Примечание: Обозначения те же, что в таблице 1.

В целом, доказано различие между количеством агрессивных взаимодействий разного типа ($p < 0,01$ $F_0 = 8,09$), хотя эта разница достоверна только для вытеснений и близка к граничному значению для укусов. Большинство наблюдавшихся актов агрессии (в среднем, 38,3%) происходило по типу вытеснения, т.е., как только доминант оказывался на расстоянии 0,5–1 метра от подчиненного животного, оно уходило от облюбованной кучки корма, не дожидаясь угроз или нападения. Доли таких типов агрессии, как угроза укуса, угроза удара, удар были примерно одинаковыми (в среднем, 19,7, 15,8 и 19,4% соответственно), хотя и незначительно варьировали в разных группах. Меньше всего лошади использовали укусы (6% от общего числа агрессий).

Иерархические отношения во всех четырех группах можно считать достаточно стабильными — «вверх» по иерархии было направлено относительно мало актов агрессии (табл. 1, 2): для группы А — 1%, для В — 2,3% и для С — 1% от общего числа взаимодействий. В группе D обнаружен несколько более высокий показатель — 6,7%.

Обсуждение. Лошади добиваются главенствующего положения над другими особями, демонстрируя агрессивные намерения так, что другая особь отступает или уходит. Большинство исследователей (Houpt et al., 1982; Keiper et al., 1986 и др.) разделяют типы агрессии на воздействия низкой интенсивности (вытеснения, угрозы укуса или удара) и высокой интенсивности (укусы и удары задними ногами). Кейпер (Keiper, 1990) считает, что большое количество низкоинтенсивных взаимодействий свидетельствует об установившихся

Таблица 3. Количество агрессивных актов разного типа, направленных лошадьми на особей, ближайших к ним по рангу (А) и на остальных (Б)

Table 3. Number of aggression acts to (A) animals closest in ranking and (B) other (%)

	Тип агрессии					Всего
	вытеснение	угроза укуса	укус	угроза удара	удар	
А	51	21	3	13	12	100
Б	36	19	6	19	20	10

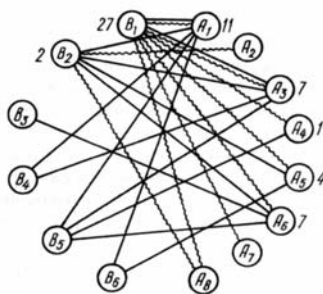
иерархических отношениях в группе. В табунах лошадей Пржевальского в полурезерватах Голландии, которые он изучал, большинство актов агрессии (более 75%) было именно такого типа, тогда как удары и укусы наблюдались гораздо реже, при взаимодействиях животных, близких по рангу. С другой стороны, у диких лошадей Мюнхенского зоопарка (Keiper, 1988) низкоинтенсивные взаимодействия демонстрировались только в 35,8% случаях (из них вытеснений — 4,4, угроз укуса — 20, угроз удара — 11,4%). Сходные результаты получил Монтгомери (Montgomery, 1957) при изучении социальных взаимоотношений у домашних лошадей. Лошади Пржевальского в Аскании-Нова взаимодействовали, в основном, по типу вытеснений, количество угроз или ударов задними ногами варьировало в разных группах. Хоупт (Haupt et al., 1982) сообщает о том, что удары наблюдаются чаще всего при взаимодействиях животных, близких по рангу, тогда как вялые агрессивные действия можно видеть при явном доминировании одного животного над другим. В нашем исследовании наоборот, низкоинтенсивные взаимодействия (вытеснения) наблюдались среди животных, близких по рангу, а угрозы удара или ударами задних ног высокоранговые особи чаще отгоняли молодняк. Но в целом, значительной разницы в применении лошадьми Пржевальского агрессий разного типа по отношению к особям, ближайшим по рангу, и к остальным членам группы нет (табл. 3). По-видимому, предпочтение лошадей того или иного способа скорее зависело от ориентации ее корпуса по отношению к подчиненным животным. Достаточно малое количество укусов, зарегистрированных во всех четырех группах, позволяет предположить о значительной эффективности такого типа взаимодействий.

Многочисленными исследованиями (Tyler, 1972; Clutton-Brock et al., 1976) установлено, что иерархия доминирования явно прослеживается как у одичавших, так и у домашних лошадей. Возраст играет определенную роль при установлении ранга в группе (Haupt et al., 1982; Keiper et al., 1986; Keiper, 1988). В данной работе влияние возраста ярче проявлялось на нижних ступенях иерархии, где молодняк подчинялся взрослым особям. Известно, что агрессивные и настойчивые животные вне зависимости от массы, роста и пола достигают более высокого ранга, чем пассивные особи (Blakeslee, 1974; Tyler, 1969). Положительная взаимосвязь между рангом и агрессивностью животных обнаружилась и у лошадей Пржевальского в Аскании-Нова. В группе С молодая, но очень агрессивная кобыла С, занимала третье место в иерархии. Сравнительно небольшое количество агрессивных актов, направленных на низкоранговых кобыл и молодняк, объясняется тем, что зачастую они успевали лишь несколько раз схватить корм, а затем их отгоняли высокоранговые лошади и они стояли в стороне, пока те ели. Поэтому наибольшему количеству нападений подвергались особи, находящиеся в середине иерархии. Они активно стремились получить доступ к ограниченному источнику привлекательной пищи и, несмотря на агрессию высокоранговых животных, снова и снова подходили к корму.

Один из факторов, который, как считают, может определить ранг в иерархии — это пол животного. В табунах одичавших домашних лошадей взрослый самец обычно занимает альфа-положение в гаремной группе (Feist et al., 1976; Salter, 1978). Яворовская (Jaworowska, 1976) получила такие же результаты при изучении свободно выпасаемых польских коников. Тем не менее, Бергер (Berger, 1977) сообщил, что в одной из 4-х гаремных групп одичавших лошадей в Колорадо табунный жеребец подчинялся двум кобылам. В домашних табунах жеребец не всегда является доминантом. В исследовании Хоупт (Haupt et al., 1978) в опытах по кормлению из ведра попарно жеребцов, кобыл и меринов было выяснено, что самцы занимали проме-жуточное положение в иерархии. Изучение социального доминирования в

табунах домашних и одичавших лошадей о-ва Ассатикве (Houpt et al., 1982) показало, что и кобылы, и мерины господствовали над жеребцами. В настоящем исследовании было выяснено, что в Аскании-Нова табунные жеребцы явно доминировали над всеми остальными членами своих гаремных групп. Сходные результаты были получены при изучении лошадей Пржевальского в Мюнхенском (Keiper, 1988) и в Московском (Павлова, 1990) зоопарках, хотя в последней работе не проводилось количественного анализа. Всё же, в работе Кейпера (1990) о социальных взаимоотношениях в двух гаремных группах лошадей Пржевальского, содержавшихся в полурезерватах Голландии, сообщалось, что жеребцы, как наименее агрессивные среди половозрелых животных, имели самый низкий ранг после взрослых кобыл. Причины, по которым табунные жеребцы доминируют или подчиняются кобылам в своих гаремных группах, остаются неясными. Клаттон-Брок (Clutton-Brock et al., 1976) полагает, что продолжительность пребывания особи в группе может объяснить, почему некоторые самцы являются подчиненными по отношению к самкам у домашних лошадей. Все жеребцы в Аскании-Нова были присоединены к уже сформированным группам, заменив прежних вожаков. И, несмотря на непродолжительное (по сравнению с другими членами группы) пребывание в табуне и то, что они не являлись самыми старшими животными, взрослые самцы занимали самое высокое положение в иерархии. Хоупт (1982) утверждает, что жеребцы обычно не являются ни самыми агрессивными животными, ни теми, кто первыми имеют доступ к корму. В нашем случае уровень агрессивности доминирующих самцов в 3 группах из 4 был значительно ниже, чем у высокоранговых самок (табл. 1, 2), но, несмотря на это, они не уступали никому свое место у корма. Жеребцы часто позволяли другим лошадям из своей группы есть рядом с собой и, если переходили к другой кучке корма, не всегда отгоняли кобыл и молодняк. Напротив, кобылы, особенно высокого ранга, активно отгоняли подчиненных животных от корма и лишь изредка могли есть "голова-к-голове" с особью, близкой по рангу.

В ходе исследования несколько раз наблюдались межгрупповые взаимодействия. Если табуны лошадей, обитавшие в одном загоне, ко времени проведения опыта оказывались неподалеку друг от друга (до 1 км), они почти одновременно подходили к рассыпаемому корму. У одичавших лошадей в таких случаях для взаимодействия вперед выступают высокоранговые представители (обычно доминирующие самцы) от каждой группы. Остальные члены обеих групп ожидают в стороне и затем поступают в зависимости от исхода встречи, не вступая в конфликты между собой (Waring, 1983). Миллер и Деннистон (Miller et al., 1979), изучавшие мустангов Северной Америки, наблюдали однажды, как одна из групп одичавших лошадей пыталась отгнать другую от единственного источника воды. Табунный жеребец неоднократно приближался к другой группе с агрессивными намерениями; иногда и другие члены его гарема, например, одиночные кобылы или кобыла в паре с жеребцом пытались напасть на "чужих" особей. У лошадей Пржевальского в Аскании-Нова при встрече табуннов явно обнаруживалось межгрупповое доминирование. Еще до того, как остальные животные подходили к корму, табунные жеребцы подбегали друг к другу и совершали характерный ритуал обнюхивания ноздрей, сопровождавшийся визгом. Если встречались группы С и D, самец D, активно собирал свой табун и угонял его прочь, уступая место у корма группе С. Драка ни между жеребцами, ни между другими членами этих групп не происходило. Иная картина наблюдалась при одновременном подходе к корму групп А и В. Обычно особи



Социограмма агрессивных взаимоотношений между группами А и В. Направленность агрессии: прямая линия — от группы А к группе В; волнистая линия — от группы В к группе А. Цифры показывают количество агрессивных актов, произведенных данной особью.

A sociogram of aggression relationships between the groups A and B. Strait line shows aggression directed from group A to group B, wavy line — from group B to group A

из разных табунов могли есть рядом, хотя по результатам часто происходивших стычек было заметно, что животные из группы А доминируют над особями группы В (рисунок).

Факторы, определяющие межгрупповое доминирование, не совсем ясны. Уоринг (Waring, 1983) полагает, что опыт прежней жизни играет роль в определении доминирования среди табунных жеребцов. Самец A_1 , который был и старше, и опычнее всех остальных вожаков, главенствовал над более молодым самцом B_1 в своем загоне. Если самец B_1 один раз отгеснил A_1 от корма, то в ответ получил 5 актов агрессии. Однако, хотя самец C_1 был введен в свою группу только за 5 месяцев до начала исследований, он явно доминировал над D_1 , вынуждая его уводить свою группу от корма. В своей работе Миллер и Деннистон (1979) отмечали, что при столкновениях между табунами кобылы, так же как и жеребцы, защищали табун, и это, по их мнению, показывает, что и кобылы могут стремиться сохранить целостность группы. В нашем исследовании высокоранговые самки господствующей группы обычно угрозами или нападениями стремились отогнать от корма лошадей из другого табуна. В случае взаимодействия между группами А и В кобылы из группы В вообще не нападали на животных из чужого табуна, за исключением двух угроз со стороны высокоранговой самки B_2 , тогда как почти все кобылы группы А отгесняли их от корма. Следует отметить высокую агрессивность по отношению к "чужакам" (7 агрессивных актов) низкоранговой самки A_6 , сравнительно миролюбивой в своем табуне (табл. 1).

Ряд авторов (Berger, 1977; Miller et al., 1979) сообщает о корреляции между размерами табуна и межгрупповым доминированием. В Аскании-Нова количество животных в группах А и В было одинаковым, а в группе D — на одну особь больше, чем в С, однако средний возраст взрослых лошадей в доминирующих группах превышал таковой в подчиненных. Полагаем, именно это сыграло решающую роль в отношениях между табунами.

В целом, отношения доминирования-подчинения в табунах лошадей Пржевальского, содержащихся в полувольных условиях заповедника "Аскания-Нова", представляются сходными с таковыми у домашних и одичавших лошадей. Однако остается неясным, являются ли наблюдаемые отличия характерными видовыми особенностями поведения или зависят от внешних факторов. Необходимо продолжить изучение социальной организации лошадей Пржевальского на большем материале и при разных условиях содержания.

Баскин Л. М. Поведение копытных животных. — М.: Наука, 1976. — 293 с.

Попова Е. Ю. Изучение поведения лошадей Пржевальского в Московском зоопарке // V Intern. Symp. on the preservation of the Przewalski horses. — Leipzig, 1990. — P. 125-127

Berger J. Organizational systems and dominance in feral horses in the Grand Canyon // Behav. Ecol. Sociobiol. — 1977. — 2. — P. 131-146.

Blakeslee J. K. Mother-young relationships and related behavior among free-ranging Appaloosa horses: Thesis. Pocatello: Idaho State Univ. — 1974. — 113 p.

Clutton-Brock T. H., Greenwood P. J., Powell R. P. Ranks and relationships in Highland ponies and Highland cows // Z. Tierpsychol. — 1976. — 41. — P. 202-216.

Feh C. Social behavior and relationships of Przewalski horses in Dutch semi-reserves // Appl. Anim. Behav. Sci. — 1988. — 21. — P. 71-87.

Feist J. D., McCullough D. R. Behavior patterns and communication in feral horses // Z. Tierpsychol. — 1976. — 41. — P. 337-371.

Houpt K. A., Keiper R. R. The position of the stallion in the equine dominance hierarchy of feral and domestic ponies // J. of Anim. Sci. — 1982. — 54, №5. — P. 945-950.

Houpt K. A., Lav K., Martini I. Dominance hierarchies in domestic horses // Appl. Anim. Ethol. — 1978. — 4. — P. 273-283.

Javorovska M. Verhaltensbeobachtungen an primitiven polnischen Pferden, die in einem polnischen Wald-Schutzgebiet in Freiheit Lebend-erhalten werden // Saugtierk. Mitt. — 1976. — 24. — P. 241-268.

Keiper R. R. Social interactions of the Przewalski horse herd at the Munich Zoo // Appl. Anim. Behav. Sci. — 1988. — 21. — P. 89-97.

Keiper R. R. Social interactions of free-ranging Przewalski horses in semi-reserves // V Intern. Symp. on the preservation of the Przewalski horses. — Leipzig, 1990. — P. 176-183.

Keiper R. R., Sambras H. H. The stability of equine dominance hierarchies and the effects of kinship, proximity and foaling status on hierarchy rank // Appl. Anim. Behav. Sci. — 1986. — 16. — P. 121-130.

Miller R., Denniston R. H. Interband dominance in feral horse // Z. Tierpsychol. — 1979. — 51. — P. 41-47.

Montgomery G. G. Some aspects of the sociality of the domestic horses // Trans. Kansas Acad. Sci. — 1957. — 60. — P. 419-424.

Salter R. E. Ecology of feral horses in western Alberta: Thesis. Edmonton. Univ. of Alberta. — 1978. — P. 1-233.

Tyler S. J. The behavior and social organization of the New Forest ponies: Dissertation. — Cambridge: Univ. of Cambridge, 1969. — 188 p.

Tyler S. J. The behaviour and social organization of the New Forest ponies // Anim. Behav. Monogr. — 1972. — 5. — P. 85-196.

Waring G. H. Horse behavior. — New Jersey: Noyes publication, 1983. — 291 p.