

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

Cvakavé zvuky při chůzi u jelenovitých (Cervidae)
Bakalářská práce

Veronika Anděrová

Školitel: RNDr. Jan Robovský Ph. D.
Konzultant: Mgr. Marie Voldřichová

České Budějovice 2017

Anděrová V., 2017. Cvakavé zvuky při chůzi u jelenovitých (Cervidae). [Knee-clicking sounds in Cervids. Bc. Thesis, in Czech.] - 44 pp. Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace

The thesis deals with knee-clicking sound in cervids and summarizes current state of knowledge on its occurrence, origin and significance. The original research part of the study focuses on comparison of knee-clicking sounds of chosen individuals of Finnish forest reindeer (*Rangifer tarandus fennicus*) and white-lipped deer (*Cervus albirostris*). Sound characteristics are then discussed with respect to social status and general living conditions of each individual.

Key words: Knee-clicking, Finnish forest reindeer, white-lipped deer, Cervidae

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracoval/a samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích 13. 12. 2017 Podpis.....

Poděkování

Ráda bych tímto poděkovala především svému školiteli Janu Robovskému za jeho vstřícný přístup a pomoc během celého období zpracování mé bakalářské práce. Děkuji též konzultantce Marii Voldřichové. Velký dík patří Janu Riegertovi za pomoc při statistické analýze. Ráda bych také poděkovala všem, kteří se podíleli na získávání dat. Při nahrávání pomohli a poskytli informace o nahrávaných jedincích jmenovitě: Barbora Dobiášová a Miloš Zemánek (Zoo Praha), Pavel Král a Petra Padalíková (Zoo Ústí nad Labem), Zuzana Mihálovová (Zoo Bojnice). Informace o cvakání studovaných druhů dále poskytli Rostislav Strižík a Michal Šafrán (Zoo Ostrava), Tobias Rahde (Zoo Berlin), José Maurício Barbanti Duarte (São Paulo State University), Patricia Black (National University of Tucumán), Valerius Geist (University of Calgary), Javier Barrio (CORBIDI-Universidad Científica del Sur at Lima). Děkuji za spolupráci také Emě Knotkové, Radimu Kotrbovi, Petru Němečkovi, Vladimíru Páralovi. Velký dík za sběr dat a konzultace při jejich zpracování patří také Anežce Špindlerové.

Své rodině a blízkým děkuji především za trpělivost, s jakou to dotáhli se mnou až sem a věřím, že to se mnou potáhnou ještě k dalším akademickým metám a cílům. Ráda bych poděkovala ještě mým spolubydlícím za vzájemnou podporu během psaní této práce a Jeníkovi za jeho užitečné připomínky a toleranci mých stresových stavů.

Obsah

1. Úvod	1
2. Cíl práce.....	2
3. Metodika a materiál	2
3.1. Dokumentace cvakajících druhů	2
3.2. Fylogenetická distribuce znaku a rekonstrukce jeho ancestrálního stavu	3
3.3. Dílčí dokumentace a analýza cvakání sobů karelských a jelenů bělohubých	3
3.4. Charakteristika sledovaných jedinců dokumentovaného jelena bělohubého	6
3.5. Statistická analýza dat	7
4. Výsledky.....	8
4.1. Literární rešerše	8
4.1.1. Vznik cvakání	8
4.1.2. Význam cvakání	10
4.1.3. Cvakající druhy	11
4.1.4. Faktory ovlivňující cvakání	12
4.1.5. Biologie jelenovitých.....	13
4.2. Dokumentace cvakajících druhů	13
4.3. Fylogenetická distribuce znaku a rekonstrukce jeho ancestrálního stavu u Cervidae. 15	
4.4. Analytická část	17
4.4.1. Liší se parametry cvakání mezi jedinci jednoho druhu?	17
4.4.1.1. Sob karelský	17
4.4.1.2. Jelen bělohubý	18
4.4.2. Liší se jedinci jelena bělohubého po pěti letech?	19
5. Diskuse	21
6. Závěr.....	26
7. Literární zdroje:	27
8. Přílohy	32

1. Úvod

U živočichů se můžeme setkat s různými druhy komunikace zahrnující chemické, akustické, elektrické, optické a dotykové signály (Laidre & Johnstone 2013). Akustické signály patří mezi časté dorozumívací prostředky u sociálních zvířat. Dorozumívání hraje velkou roli v životě jedinců, protože zprostředkovává ochranu před predátory, rodičovskou péči, obranu teritoria, nebo se s ní můžeme setkat při námluvách (Friel et al. 2016). Umožňuje jednotlivcům koordinovat jejich chování a může usnadnit spolupráci (Flack 2013). Komunikace nemusí probíhat pouze zvukovými projevy, ale může být i tzv. nonvokální, produkována mimo hlasový aparát (Morozov 1983). Mezi nonvokální projevy můžeme zařadit například tělesné postoje, pohyby zvířat, mimiku, vrzání zubů, frkáním nebo ježení srsti (Morozov 1983). Řada savců vytváří seizmické vibrace pomocí bubnováním jejich těla o substrát. Jedinec, který bubnuje, může sdělovat zprávy např. o nadřazenosti/podřazenosti, blízcímu se nebezpečí nebo tím může sdělovat zprávu predátorovi o jeho kondici a připravenosti (Randall 2001). Například tarbíkomys (*Dipodomys*), slepci a rypoši se dorozumívají bubnováním o podklad (Randall 2001) stejně tak jako šimpanzi, kteří bubnují o kmeny stromů (Arcadi et al. 1998). U některých druhů rodů jelenovitých a turovitých lze nalézt jako nonvokální dorozumívání cvakavé zvuky při chůzi (Mohrová 1917), které je tvořeno dodnes ne zcela známým mechanismem v končetinách.

Cvakání (angl. knee-clicks) je nápadný pravidelný zvuk v končetinách, vydávaný při chůzi, běhu nebo při pouhém přenesení váhy těla. Tento zvuk pravděpodobně vzniká v kloubech končetin a je vysvětlován řadou hypotéz (Mohrová 1917). Tím, jak vzniká a k čemu slouží, se zabývám níže. U většiny cvakavých druhů cvaká jak samec, tak samice (Mohrová 1917). Mohrová dále udává, že pro jeleny rodu *Cervus* je cvakání nápadnější u samic než u samců, přitom samci jsou díky paroží těžší. Naopak u antilopy losí se cvakání vyskytuje pouze u dospělých samců (Bro-Jorgensen & Beeston 2015).

Ačkoli bývá cvakání známé hlavně pro soba polárního (*Rangifer tarandus*), losa evropského (*Alces alces*), jelena milu (*Elaphurus davidianus*), jelena bělohubého (*Cervus albirostris*) a pro antilopu losí (*Taurotragus oryx*) a antilopu Derbyho (*Taurotragus derbianus*) (Mohrová 1917; Miura 1988), není o tomto fenoménu mnoho známo. Bývá v literatuře zmiňován většinou jako pozoruhodnost, bez jakéhokoliv hlubší analýzy nebo pokusu o vysvětlení jeho významu. V současné době jsou k dispozici jen dvě publikované studie detailně dokumentující cvakavé zvuky – jedna pro soba (Pelosse 1982) a druhá pro

antilopu losí (Bro-Jorgensen & Beeston 2015). Tato práce se snaží sumarizovat veškeré informace o cvakání u jelenovitých a doplnit je o vlastní pozorování.

2. Cíl práce

Na základě úvodu mohu cíle mé práce shrnout do těchto bodů, přičemž se zaměřuji na čeleď jelenovitých (Cervidae).

- Zpracování literární rešerše o výskytu, vzniku a významu cvakání
- Dokumentace výskytu cvakajících druhů a její konfrontace s literaturou
- Zmapování fylogeneze cvakání u Cervidae (s použitím fylogenetického stromu ze studie Gilbert et al. 2006)
- Audiodokumentace cvakání vybraných druhů jelenovitých, analýza vybraných parametrů zvuku (dominantní frekvence, 25%, 50% a 75% kvartil). Porovnání jedinců s ohledem k druhu, vůči jiným jedincům svého druhu a porovnání vybraných jedinců jelena bělohubého po pěti letech

Tato práce navazuje na bakalářskou práci Anežky Špindlerové a na magisterské práce Markéty Rochová a Lucie Pojerové. V mé práci rozvíjím dosavadní poznatky o pozorování řady dalších jelenovitých, čímž se mapování cvakání zpřesnilo, dále dokumentuji cvakavé zvuky u soba karelského a jelena bělohubého.

3. Metodika a materiál

Obecná část práce se zaměřuje na výskyt cvakání u jednotlivých druhů čeledi Cervidae a fylogenetické distribuci cvakání v rámci této čeledi. Analytická část se poté zabývá vyhodnocováním nahrávek u soba karelského (*Rangifer tarandus fennicus*) a u jelena bělohubého (*Cervus albirostris*). Použité vědecké názvosloví většinou odpovídá studii (Gilbert et al. 2006).

Cvakání bylo definováno jako **pravidelné** prasknutí v končetinách u dospělého jedince. Je patrné při chůzi, běhu, ale i při pouhém přesunu váhy jedince. Výrazně se cvakání projevuje při prudkých pohybech, zvláště při klusu, vzácné a slabé cvakání se objevuje při pomalých a opatrných pohybech (Mohrová 1917).

3.1. Dokumentace cvakajících druhů

Přehled cvakajících druhů byl sestaven pomocí dostupné literatury a doplněn vlastními pozorováními, pozorováním školitele a kolegů pro všechny dostupné taxony chované v evropských zoologických zahradách. Povaha cvakavých zvuků se může lišit. U druhů,

dokonce i u jedinců se může vyskytovat cvakání buď slabšího, nebo silnějšího charakteru. Slabé cvakání je na hranici slyšitelnosti, silnější cvakání je naopak dobře nebo výrazně slyšitelné, v obou případech z blízké vzdálenosti. V této práci jsou zahrnuty druhy, u kterých je cvakání velmi výrazné a pravidelné. U sledovaných taxonů byla snaha pozorovat co největší počet dospělých jedinců a v ideálním případě pozorovat samce i samice. Tyto poznatky vedli k určení, zda druh cvaká či necvaká. V případě nepravidelného slabého cvaknutí považujeme vzniklý zvuk za důsledek nějaké výrazné flexe končetiny nebo například špatného zdravotního stavu (např. artrotické změny u starých jedinců), a proto druh bereme jako necvakavý. Kvůli druhé variantě se snažíme pozorovat co nejvíce dospělých jedinců v dobré kondici. Také byla snaha zaznamenat, zda cvakání vzniká při zdvižení či dosednutí končetiny k podkladu a zda je cvakání vydáváno předními, zadními či všemi končetinami.

Spektrum cvakavých druhů je ovšem větší, viz níže Tab. IV., v rámci této práce je dobré podotknout, že níže uvedený přehled cvakavých druhů je revidovaný a upřednostňujeme naše pozorování před literaturou.

3.2. Fylogenetická distribuce znaku a rekonstrukce jeho ancestrálního stavu

Výčet cvakajících a necvakajících druhů byl asociován s publikovanými kladogramy, které byly přejaty z práce Gilbert et al. (2006), která se snažila určit fylogenetické vztahy jelenovitých na základě mitochondriálních a jaderných genů. V programu NONA 2.0 (Goloboff 1999) a Winclada Nixon (1999-2002) byl na kladogram parsimonně namapován znak, který ukazuje, zda pozorovaní jedinci druhu cvakají nebo necvakají. Tento přístup umožnil rekonstrukci evoluce cvakání u jelenů včetně určení ancestrálního stavu u předka jelenů (nebo jejich linií).

3.3. Dílčí dokumentace a analýza cvakání sobů karelských a jelenů bělohubých

Nahrávky sobů karelských byly pořízeny jaře 2016 v zoologické zahradě v Praze (jmenovitě díky kurátorce Mgr. Barboře Dobiášové a chovateli Miloši Zemánkovi). Sobi karelský byli přivezeni do Zoo Praha v roce 2013. První byla dovezena samice z Bernu, brzy se k ní připojil samec dovezený z Rigy a samice dovezená z Helsinek. Jako poslední dorazila samice dovezená z holandské Gaia Zoo (Výroční zpráva Zoo Praha 2013). Celkem byly pořízeny nahrávky všech čtyř jedinců, jejichž přehled je zahrnut v tabulce I. Dále jsou v tabulce zahrnuty údaje o věku, které poskytla kurátorka.

Tab. I: Údaje o jedincích, věku jedinců v měsících a počtech cvaknutí získaných z audionahrávek pro soby karelské.

Jedinec	Počet cvaknutí	Věk
Samec (1)	110	60
Samice bez známky (2)	74	48
Samice s mládětem (3)	117	48
Samice se známkou (4)	29	48

Nahrávky cvakání jelenů bělohubých byly pořízeny na jaře 2016 v zoologické zahradě Ústí nad Labem (jmenovitě díky kurátorovi Ing. Pavlu Královi a Ing. Petře Padalíkové), v zoologické zahradě v Praze (jmenovitě díky kurátorce Mgr. Barboře Dobiášové a chovateli Miloši Zemánkovi) a v zoologické zahradě v Bojnicích (jmenovitě díky Mgr. Zuzaně Mihálovové). Jeleni bělohubý nejsou častými zvířaty v zoologických zahradách, v České Republice je chová Zoo Ústí nad Labem a Zoo Praha. Stádo v Zoo Ústí nad Labem je nejpočetnější v Evropě a daří se jim pravidelně odchovávat mláďata (Král & Robovský 2017).

Do Zoo Ústí nad Labem byli dovezeni v roce 2000 z Tierparku Berlin a Zoo Rotterdam (Král & Robovský 2017). Jedinci byli do Zoo Ústí nad Labem buďto dovezeni nebo se v Ústí nad Labem narodili. V roce 2011 byl převezen samec (Bezejmenný), který se v roce 2009 narodil v Zoo Ústí nad Labem do Zoo Bojnice na Slovensku (údaje získané z internetových stránek Zoo Bojnice). Dále v roce 2015 byl převezen chovný samec Timur ze Zoo Ústí nad Labem do Zoo Praha. Spolu s ním byly převezeny tři samice do Zoo Praha (údaje získané z výroční zprávy Zoo Praha 2015). Údaje o věku poskytl Ing. Pavel Král ze Zoo Ústí nad Labem a jsou zahrnuty společně s počtem cvaknutí v tabulce II.

Dvě samice zmíněné pod čarou nebyly zahrnuty do následného statistického vyhodnocení kvůli malému počtu kvalitních záznamů.

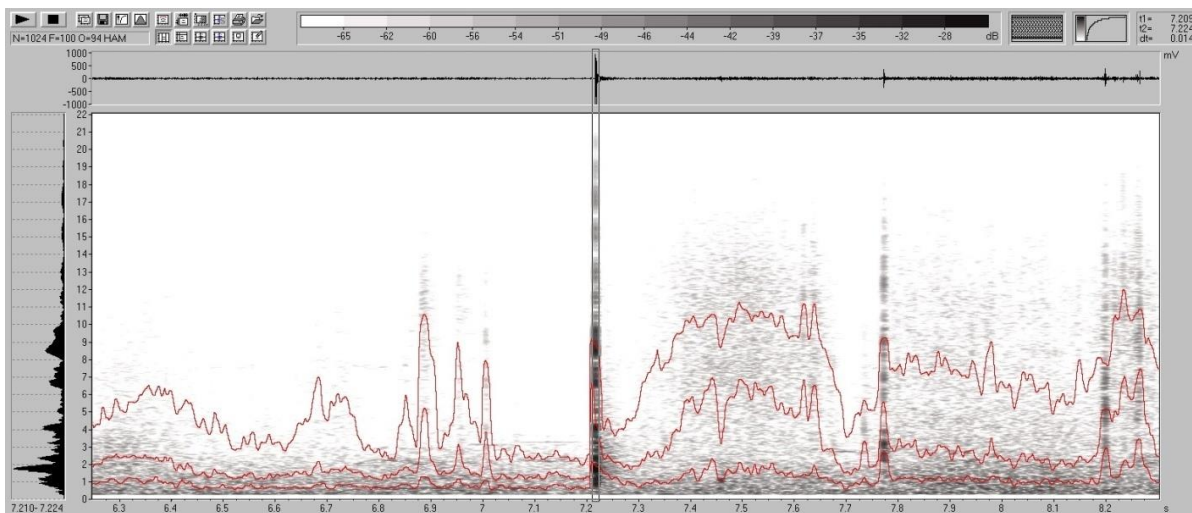
Kromě nahrávání vybraných druhů v zoologické zahradě, byl učiněn pokus o nahrávání soba špicberského (*Rangifer tarandus platyrhynchus*) ve volné přírodě (červenec, srpen, 2017). Toto nahrávání se však ukázalo technicky náročné především díky silnému větru, což v důsledku znemožnilo použití těchto nahrávek.

Tab. II: Údaje o pohlaví (M-samec, F-samice), věku jedinců v měsících a počtech cvaknutí získaných z audionahrávek jelenů bělohubých

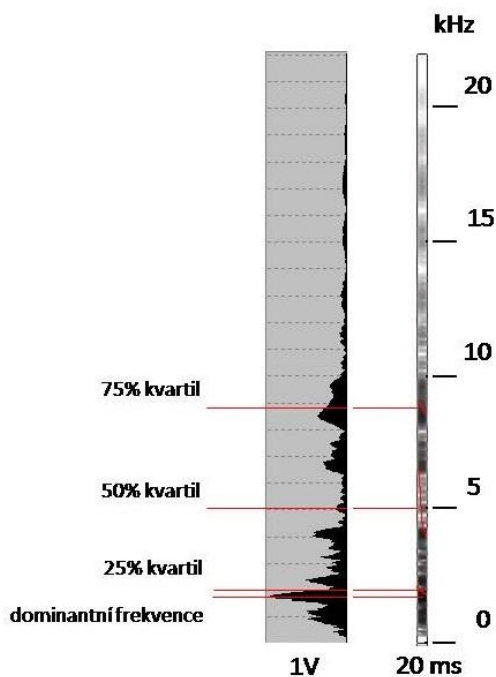
Jedinec	Pohlaví	Počet cvaknutí	Věk
Kailas (1)	M	197	93
Modrá značka (2)	F	55	47
Sally (3)	F	98	142
Samanta (4)	F	68	70
Sandy (5)	F	139	131
Timur (6)	M	176	202
Bezejmenný (7)	M	273	83
Samice 09	F	1	83
Sisi	F	4	107

K nahrávání byl použit přenosný audiorekordér Marantz PMD 620MK II se směrovým mikrofonem Sennheiser a za pomoci sluchátek pro lepší slyšitelnost.

Analýzy audionahrávek obou druhů byly provedeny v programu Avisoft-SAS Lab Pro Software, verze 5.2.10 (2017) (obr. 1). Parametry spektrogramu byly následující: Hamming Window, Fast-Fourier-Transformation (FFT) 256 bodů, Frame = 100%, overlap 50%. U každého cvaknutí byly naměřeny čtyři parametry: dominantní frekvence, 25% kvartil, 50% kvartil a 75% kvartil. Dominantní frekvence je definována jakožto frekvence vlny s nejvyšší amplitudou, jedná se tedy o nejvýraznější frekvenci v cvaknutí. Kvartily pak dělí výběr na čtvrtiny, 75% kvartil je bod, pod kterým leží $\frac{3}{4}$ zvuku, pod 50% kvartilem leží $\frac{1}{2}$ zvuku a pod 25% kvartilem $\frac{1}{4}$ intenzity zvuku (obr. 2).



Obr.1: Zobrazení spektrogramu se cvaknutím jelena bělohubého v programu Avisoft



Obr.2: Rozložení měřených parametrů cvaknutí

3.4. Charakteristika sledovaných jedinců dokumentovaného jelena bělohubého Bezejmenný

Jedná se o sedm let starého (v době druhého nahrávání) samce, který nyní pobývá v Zoo Bojnice na Slovensku. Poprvé byl nahráván v roce a osmi měsících stáří v Zoo Ústí nad Labem a podruhé byl nahráván o pět let později jako dominantní samec v Zoo Bojnice.

Kailas

V době druhého nahrávání byl sedm let a osm měsíců starý dominantní samec v Zoo Ústí nad Labem. Obě nahrávání proběhla v Zoo Ústí nad Labem. Změna proběhla pouze v hierarchickém uspořádání samců, dříve dominantní samec Timur (dnes Zoo Praha) nyní dominantní samec Kailas.

Sally

Samice nacházející se v Zoo Ústí nad Labem, v době druhého nahrávání 11 let a osm měsíců stará. Obě nahrávání tedy proběhla v Zoo Ústí nad Labem.

Sandy

V době druhého nahrávání bylo samici 10 let a devět měsíců, nachází se v Zoo Ústí nad Labem, kde proběhla obě nahrávání.

Timur

Tomuto samci bylo při druhém nahrávání 16 let a osm měsíců. Při prvním nahrávání byl dominantním samcem v Zoo Ústí nad Labem, při druhém nahrávání byl dominantním samcem v Zoo Praha.

3.5. Statistická analýza dat

Analýza naměřených hodnot byla provedena v programu STATISTICA, verze 13.2 (StatSoft 2016). Vysvětlovaná proměnná byla frekvence cvakání a vysvětlující proměnná byl jedinec. Testované byly tyto proměnné: dominantní frekvence, 25% kvartil, 50% kvartil a 75% kvartil.

Statistickým zhodnocením byly ověřeny tyto otázky:

1) Liší se parametry cvakání mezi jedinci jednoho druhu?

Použitý test: Zobecněný lineární model a Tukeyho HSD test

2) Liší se jedinci jelena bělohubého po pěti letech?

Použitý test: Mann-Whitneyův test

4. Výsledky

4.1. Literární rešerše

4.1.1. Vznik cvakání

Od počátku, kdy začal být znám tento fenomén, se vědělo, že je zvuk vydáván pomocí končetin, názory se ale rozcházejí při určení přesné lokace vzniku zvuku. Nejvíce zkoumaným zvířetem pro tento jev se stal sob (*Rangifer tarandus*) (Mohrová 1917).

Většina autorů sice udává pouze obecná tvrzení o vzniku cvakání, můžeme však úvahy nad příčinami vzniku rozdělit na vnější nebo vnitřní. Za vnější příčinu se považuje cvakání vydávané pomocí kopyt a paspárků. Jeden z prvních známých vědců, kdo se tímto zabýval, byl Carl Linné, který se domníval, že tento zvuk pochází z kopyt a vzniká tak, že díky váze zvířat jsou špičky kopyt na zemi roztažené a při zdvižení nohy se přimknou k sobě a vydají zvuk (Linné 1732 - v Mohrové 1919). Stejný názor má i Carnaby (2008), který tuto možnost uvažuje u antilopy losí. Naopak Nilsson (1847 - v Mohrové 1919) má za to, že zvuk nevychází při vzájemném kontaktu obou kopyt stejné končetiny, ale přičítá vznik zvuku kontaktu paspárků sousedních končetin při skoku nebo běhu sobů. Schaller & Hamer (1978) uvažují nad tím, že cvakání je ovlivněno morfologií spárků a paspárků, protože se vyskytuje u druhů, které mají dlouhá a široká kopyta. Jedná se o soba (*Rangifer tarandus*) a o jelena milu (*Elaphurus davidianus*).

Při detailnějším pozorování se řada autorů přiklání spíše k vnitřním faktorům vysvětlujícím vznik cvakání. Brehm (1873) navrhl teorii, že zvuk vzniká v kopytech nebo při kontaktu kopyt a domníval se, že cvakání vzniká v kloubech. Zpočátku si myslel, že se ke cvaknutí nemusí zvednout noha, ale stačí ohýbání těla. Tuto teorii se snažil dokázat na několika pokusech, kdy zavázal nohy sobů plátnem nebo obvazem a pozoroval chodící jedince. Zjistil, že díky obvazu jedinci přestanou cvakat (Brehm 1873), to si Mohrová (1917) vysvětluje tak, že se zamezí prohnutí a vzniku „podtlaku“.

Další z názorů byl, že se cvakání odehrává mezi články prstů s pomocí sezamových kostí (Hollsten 1774 - v Mohrové 1919). Tuto teorii dále rozvíjí Flerov (1952) na sobovi, který dodává, že zvuk vzniká třením sezamových kostí o napnuté ohybače hlezniho kloubu při zvednutí končetiny. Düben (1873) přesunul místo vzniku cvakání do kloubního spojení, mezi střední částí nohy a horním koncem článků prstů (něm. Fesselgelenk) a jeho příčinu spatřuje ve šlaše svalu *musculus tibialis posticus* nebo u jiných natahovačů svalů. Whitehead (1972) uvádí, že jde o cvakání kopytních či spěnkových kostí a Müller-Using&Schloeth (1967) píše,

že cvakání u soba a srnce vzniká při odskočení šlachy. Kolenní šlachy jako původce vzniku cvaknutí také označuje Kingdon (1982) u antilopy losí. Antilopu losí zkoumal i Hillman (1974), který cvakání chápe jako zvláštnost, která vzniká pouze v kloubech předních končetin a nachází se pouze u samců starších čtyř let. Tohoto názoru je i Posselt (1963). Naopak Bro-Jorgensen & Dabelsteen (2008), kteří cvakání intenzivně zkoumají na antilopách losích, se přiklánějí k názoru, že zvuk vzniká přeskočením šlachy přes karpální kost. Tím vysvětlují, proč dominantní frekvence negativně koreluje s velikostí těla. Jejich teorie je, že se šlacha chová jako struna a její délka a průměr se zvětšuje společně s velikostí těla a s věkem (Bro-Jorgensen & Dabelsteen 2008). Miura et al. (1988) cvakání popisuje na jelenu bělohubém jako nonvokální mechanický zvuk, který pravděpodobně vzniká pohybem kloubů ve všech čtyřech končetinách. Podobně Leslie (2010) i Groves & Leslie (2011) zmiňují cvakání jako nonvokální rezonanční zvuk, který vychází z karpálních kostí. Wemmer et al. (1984) ještě dodává, že rezonanční zvuk vzniká nejenom v karpálních, ale i v tarzálních kloubech, podle toho, kde vzniká při pohybu tlak a na tvorbě zvuku se pravděpodobně podílí i šlachy a/nebo vazy.

Bergström et al. (1911) zkoušeli určit původ cvakání pomocí ohýbání končetin u uhynulého soba bezprostředně po utracení. Nepodařilo se jim vytvořit zvuk u článků prstů, ani u vyšších kloubů jako jsou kolenní a loketní, ale když hýbali klouby patními a zápěstními, tak se dostavilo ostré cvaknutí. Pokusy skončily posmrtným ztuhnutím těla (Bergström 1911). Ekman (1907) podrobně pozoroval ochočené soby a tvrdí, že nedochází ke kontaktu paspárků. Dále podle něj cvakání vzniká při pokládání nohou, kdy se přesune váha těla jedince (Ekman 1907). Podle Erny Mohrové, která se tímto fenoménem zabývala podrobně a zkoumala více jedinců po delší dobu, vyzorovala, že cvakání vzniká při zvedání končetin, má tedy opačný názor než Ekman (Mohr 1919).

Mohrová (1917) dále předkládá podrobnější studii o cvakání zaměřenou na soby. Podle autorky u soba ve srovnání s jinými jelenovitými zaujímají prsty vůči metakarpu menší úhel, a tím působí „hlubším“ tedy krátkonohým dojmem. Sob má od sebe rozevřené paznehty, což je zřejmě výhodné při pohybu ve sněhu nebo močálovitém terénu, neboť se tolik neboří. Pokles končetiny je natolik značný, že se do stop pravidelně otiskují i protažené paspárky. Při usazení končetin jsou vůči metakarpu prstní články natolik prohnuté, že vzniká mezi metakarpem a prstem přepětím synoviální membrány podtlak. Při počátku zvedání končetiny dojde k uvolnění synoviální membrány a díky tlaku je synoviální vazivo natlačeno do tvrdých částí kloubu. V pozdějším článku (1919) autorka dodává, že díky nejpečlivějšímu pozorování

nezaznamenala zvuk v patním ani v zápěstním kloubu, jak popisuje Bergström (1911), ale vždy v kloubním spojení mezi střední částí nohy a horními konci článků prstů. Díky pozorování mláďete soba Mohrová zjistila, že je zapotřebí dosažení určitého věku a hmotnosti zvířete, díky čemuž se změní úhel mezi prstními články a metakarpem, kopyta se rozevírají a paspárky jsou delší. Autorka si tedy myslí, že je cvakání ovlivněno vývojem končetiny, které trvá přibližně pět měsíců a celkově jsou přední končetiny vyvinutější než zadní, což si vysvětluje větší zátěží těla vepředu, díky zvětšení krku a hlavy s parožím. Mohrová (1917) pozorovala i jiné cvakající druhy a u losa dodává, že je cvakání vydáváno podobně jako u soba a je to zřejmě tím, že články prstů zaujímají podobný úhel k metakarpu, jako u soba, a paspárky téměř dosahují k podkladu.

Dále Mohrová (1919) uvádí, že se cvakání výrazně projevuje při prudkých pohybech, zvláště při klusu. Při pomalých a opatrných pohybech je cvakání slabé a ojedinělé (Mohrová 1917). Brehm (1873) poznamenává k cvakání sobů, že nápadné cvakání vydávají při brodění se v hlubokém měkkém sněhu. Mohrová se také vyjadřuje k výše zmíněnému pozorování Brehma (1873) na sobech s pomocí obvazů nebo plátna, kterými se obvážou končetiny a cvakání přestane. Autorka si toto vysvětluje, zamezím prohnutí a vzniku podtlaku (Mohrová 1917). Hilzheimer (1916 - z Mohrové 1917) ještě dodává, že cvakání přestává i v pohybu v měkkém substrátu, k tomu Mohrová dodává, že jen vzácně pozorovala cvakání při pohybu v měkkém substrátu a vykládá si to tak, že nohy nemohou zaujmout pozici vhodnou ke cvakání.

Mohrová (1917) také uvedla, v jaké fázi dochází ke cvaknutí. U soba, losa, jelena milu a možná u jelenů rodu *Cervus* ke cvakání dochází při zdvihnutí končetiny, u všech ostatních rodu *Rusa* a *Axis* při dosednutí.

4.1.2. Význam cvakání

Významem cvakání se mnoho autorů dosud nezabývalo. Jedna z teorií předpokládá, že cvakání má jistý sociální význam (Whitehead 1972), pravděpodobně coby upozornění ostatních členů stáda na hrozící nebezpečí. Estes (1991), Hillman (1979) a Geist (1998) se domnívají, že by se mohlo jednat o varování před predátorem. K tomuto názoru je vede fakt, že jinak se samci antilopy losí, oproti ostatním turovitým, vokálně moc neprojevují. Miura et al. (1988) popisují, že zvířata nevěnují mnoho pozornosti cvakání při pomalé chůzi, ale u zvuku při běhu zvířata zpozorní. Mohlo by se jednat o zvukový signál informující nejen o existenci stáda, ale také o směru útěku v případě nebezpečí. Cvakání lze také uplatnit při

udržování soudržnosti ve stádě, například u sobů během sněhové vánice, kdy se jedinci nevidí a mohou díky cvakání zjistit, jak daleko jsou od sebe (Müller-Using & Schloeth 1967). Cvakání jednotlivého zvířete může být slyšet na vzdálenost 30 metrů (Müller-Using & Schloeth 1967), Wemmer et al. (1984) uvádí pro jelena milu i více než 50 metrů. Co se týče antilop losích, tak Hillman (1974) popisuje situaci, kdy mladý samec ustoupí z blízkosti samic poté, co uslyší cvakání dospělého samce.

Podle Toweilla a Thomase (2002) mohou velmi obezřetní losi pomocí cvakání rozpoznat predátora od příslušníka svého druhu, protože žádný predátor nevydává obdobné zvuky. Mohrová (1919) si není jistá, ale nepředpokládá účelnost, neboť podle ní cvakání nevzbuzuje u zvířat žádnou pozornost, a navíc umožňuje prozrazení zvířat před predátorem. Dodává, že u soba, losa a jelena milu jde o „vedlejší“ produkt k přizpůsobení chůze měkkému podkladu, jako je sníh a bažiny (Mohrová 1919).

Nejpodrobněji se významu cvakání zabývali Bro-Jorgensen & Dabelsteen (2008) a Bro-Jorgensen & Beeston (2015) a to na příkladu antilopy losí. Jedná se o první metodicky moderní studii na téma cvakání, ve které autoři porovnávají dominantní frekvenci cvakání s hierarchickými a s morfologickými atributy jedinců. Platí totiž, že mohutnější samci produkují nižší frekvenci. Cvakání nazývají jako tzv. „honest signal“, neboli nefalšovaný poctivý signál informující o hmotnosti a velikosti jedince a tím i o jeho bojových schopnostech. Krční lalok a velikost rohů jako další signály totiž značí „pouze“ věk a zbylé znaky jako například čupřina nebo zbarvení boků jsou pravděpodobně pouze odrazem bojovnosti. Stárnoucí samec by patrně pomocí velkého krčního laloku nebo rohů mohl oklamat své soupeře i samici, ale cvakání může prozradit jeho skutečnou kondici. Proto si autoři myslí, že by cvakání mohlo fungovat jako nejúspornější možnost pro demonstrování svého postavení ve stádě, kde je větší množství samců. V novější studii (Bro-Jorgensen & Beeston 2015) poté autoři dodávají, že samci antilopy losí mají tendenci zvedat přední končetiny i v klidu, a tím si upevňovat svou pozici v rámci stáda.

4.1.3. Cvakající druhy

V dostupné literatuře, která se touto problematikou zabývá, se uvádí jako cvakající taxony z čeledi jelenovitých následující: sob (*Rangifer tarandus*) (Mohrová 1917; Miura et al. 1988; Flerov 1952; Whitehead 1972; Schaller & Hamer 1978; Müller-Using & Schloeth 1967; Whitehead 1993; Toweill & Thomas 2002; Leslie 2010; Groves & Leslie 2011), jelen milu (*Elaphurus davidianus*) (Mohrová 1917; Flerov 1952; Schaller & Hamer 1978; Wemmer et

al. 1984; Miura et al. 1988; Toweill & Thomas 2002; Leslie 2010; Groves & Leslie 2011), jelen bělohubý (*Cervus albirostris*) (Flerov 1952; Miura et al. 1988; Geist 1998; Schaller & Hamer 1978; Toweill & Thomas 2002; Leslie 2010; Groves & Leslie 2011) a los (*Alces alces*) (Mohrová 1917; Bro-Jorgensen & Dabelsteen 2008). U těchto druhů je cvakání velmi dobře slyšitelné a je znatelné na velkou vzdálenost (Mohrová 1917).

Kromě těchto čtyř významných jelenovitých cvaká celá řada dalších druhů, u kterých lze cvakání slyšet z blízkosti. K těm patří někteří jeleni rodu *Rusa* a *Axis*: *Axis axis* cvaká velmi nápadně a pravidelně (Mohrová 1917). Další cvakající druhy cvakají podle autorky ojedinele, ale přesto se u nich cvakání nachází, jsou to: *Rusa timorensis*, *Rusa unicolor*, *Rusa marianna* a *Rusa unicolor equina*. U pozorovaných druhů autorka poznamenává, že necvaká *Axis porcinus* a *Rusa alfredi* a doplňuje, že jako většina jelenů rodu *Rusa* cvaká i další indický jelen, a to konkrétně barasinga (*Rucervus duvaucelii*) (Mohrová 1917).

Autoři (Mohrová 1917; Toweill & Thomas 2002) zaznamenávají také u rodu *Cervus* velmi cvakající druhy, konkrétně jelena evropského (*Cervus elaphus*) a jelen wapiti (*Cervus canadensis*). Mohrová (1917) také zaznamenává cvakání, ovšem pouze v omezené míře u daňka (*Dama dama*) a dodává u těchto jelenů rodu *Cervus* a u daňka, že je zvláštní, že cvakání je nápadnější u samic než u samců. Samci přitom nesou paroží a jsou těžší než samice (Mohrová 1917). Další cvakajícím druhem je podle Müller-Usinga a Schloetha (1967) srnec obecný (*Capreolus capreolus*).

Jak již bylo zmíněno, cvakavé zvuky při chůzi vydávají i někteří turovítí (např. Mohrová 1917; Posselt 1963; Kingdon 1982; Hillman 1974, Carnaby 2008, Bro-Jorgensen & Dabelsteen 2008) například nejznámější jsou: antilopa losí (*Taurotragus/Tragelaphus oryx*) a antilopa Derbyho (*Taurotragus/Tragelaphus derbianus*) a další. Turovítí jsou zpracováni v jiné diplomové (Markéta Rochová 2014) a bakalářské práci (Anežka Špindlerová 2017).

4.1.4. Faktory ovlivňující cvakání

Jak již bylo uvedeno dříve, na cvakání má patrně vliv více faktorů. Jedním z nich je věk, zřejmě z důvodu postupného vývoje končetiny (Mohrová 1917) a pravděpodobně asociované váhy (Mohrová 1917; Kingdon 1982). S přibývajícím věkem se charakter zvuku mění (Bro-Jorgensen & Dalbelsteen 2008).

Jedním z faktorů je i pohlaví (Wemmer et al. 1984), u některých druhů můžeme nalézt cvakající obě pohlaví (často u jelenovitých) a u jiných druhů cvaká pouze samec (často u turovitých). Pohlaví je sice u cvakajících taxonů zmiňováno, ale nikdo z autorů explicitně nezmiňuje významnost a rozmanitost sexuálních rozdílů u cvakání (Mohrová 1919; Hillman 1979; Groves & Leslie 2011).

Dalším znakem je, zda se cvakání ozývá v přední či zadní končetině, což by se při chůzi mělo projevit počtem cvaknutí (dvoutakt nebo čtyřtakt) (Mohrová 1917). Pojerová (2014) na základě svého pozorování uvádí, že sob polární cvaká předními končetinami výrazně a zadními končetinami nepravidelně a jemněji. Pro jelena milu, jelena evropského, losa a jelena berberského udává cvakání pouze předními končetinami (Pojerová 2014).

4.1.5. Biologie jelenovitých

V rámci pozdějšího pokusu o asociaci cvakání u dílčích taxonů s jejich biologií zde předkládám tabulku (viz příloha, Tab. III) zahrnující obývané prostředí, hmotnost samce a samice a jejich sociální uspořádání. Data byla převzata z knihy Handbook of the Mammals of the World Vol. II (Wilson & Mittermeier 2011) a jsou zaměřena na jelenovité, u nichž se cvakání nachází.

4.2. Dokumentace cvakajících druhů

V tabulce IV je uveden seznam pozorovaných druhů, u kterých bylo cvakání zaznamenáno. Seznam byl sestaven na základě pozorování mého, školitele, kolegů, chovatelů daných zoo jmenovitě Mgr. Barbora Dobiášová (Zoo Praha), Ing. Pavel Král (Zoo Ústí nad Labem), Dr. Tobias Rahde (Zoo Berlín), Rostislav Střížík (Zoo Ostrava), Michal Šafrán (Zoo Ostrava) a kolegů v cizině jmenovitě Prof. Dr. José Maurício Barbanti Duarte (São Paulo State University), Dr. Patricia Black (National University of Tucumán), Prof. Valerius Geist (University of Calgary) a Ph.D. Javier Barrio (CORBIDI-Universidad Científica del Sur at Lima, Peru). Seznam zahrnuje informace o tom, které pohlaví cvaká a kdy cvaká. Dále je seznam rozšířen o počty pozorovaných jedinců a detaily o pozorování samotném. Tabulka V (viz příloha) obsahuje seznam pozorovaných necvakavých druhů.

Tab. IV: Seznam pozorovaných cvakavých druhů s dílčími údaji o pozorovaných jedincích (pohlaví, věk, počet pozorovaných jedinců)

taxon	pohlaví	cvaká kdy	počet pozorovaných jedinců	lokace	pozorovatel
Jelen evropský (<i>Cervus elaphus</i>)	♂,♀	Dospělost	30 (v.p.), 2♂, 4♀ (Pojerová)	Světce, Větrovy, Chomutov	vlastní pozorování, Pojerová
Jelen bělohubý (<i>Cervus albirostris</i>)	♂,♀	Dospělost	3♂, 6♀	Ústí nad Labem, Praha, Bojnice	Robovský, Voldřichová, vlastní pozorování
Jelen milu (<i>Elaphurus davidianus</i>)	♂,(♀)	Dospělost	3♂ (v.p.), 1♂ (v.p.), 2♂, 4♀ (Pojerová)	Chomutov, Praha, Uhřetěves, Brno, Mnichov	vlastní pozorování, Pojerová
Sob polární (<i>Rangifer tarandus</i>)	♂,♀	Dospělost	3♂, 5♀ (Pojerová)	Olomouc, Brno, Praha	vlastní pozorování, Pojerová
Sob karelský (<i>Rangifer tarandus fennicus</i>)	♂,♀	Dospělost	4	Praha	vlastní pozorování
Sob špicberský (<i>Rangifer tarandus platyrhynchus</i>)	♂,♀	Dospělost	160	Špicberky	vlastní pozorování
Los evropský (<i>Alces alces</i>)	♂,♀	Dospělost	2♂, 1♀ (Pojerová)	Praha, Dobřejov	Pojerová
Jelen berberský (<i>Cervus elaphus barbarus</i>)	♂,♀	dospělost	1♂,2♀ (Robovský), 1♂,3♀ (Pojerová)	Tierpark Berlin	Robovský, Pojerová

4.3. **Fylogenetická distribuce znaku a rekonstrukce jeho ancestrálního stavu u Cervidae**

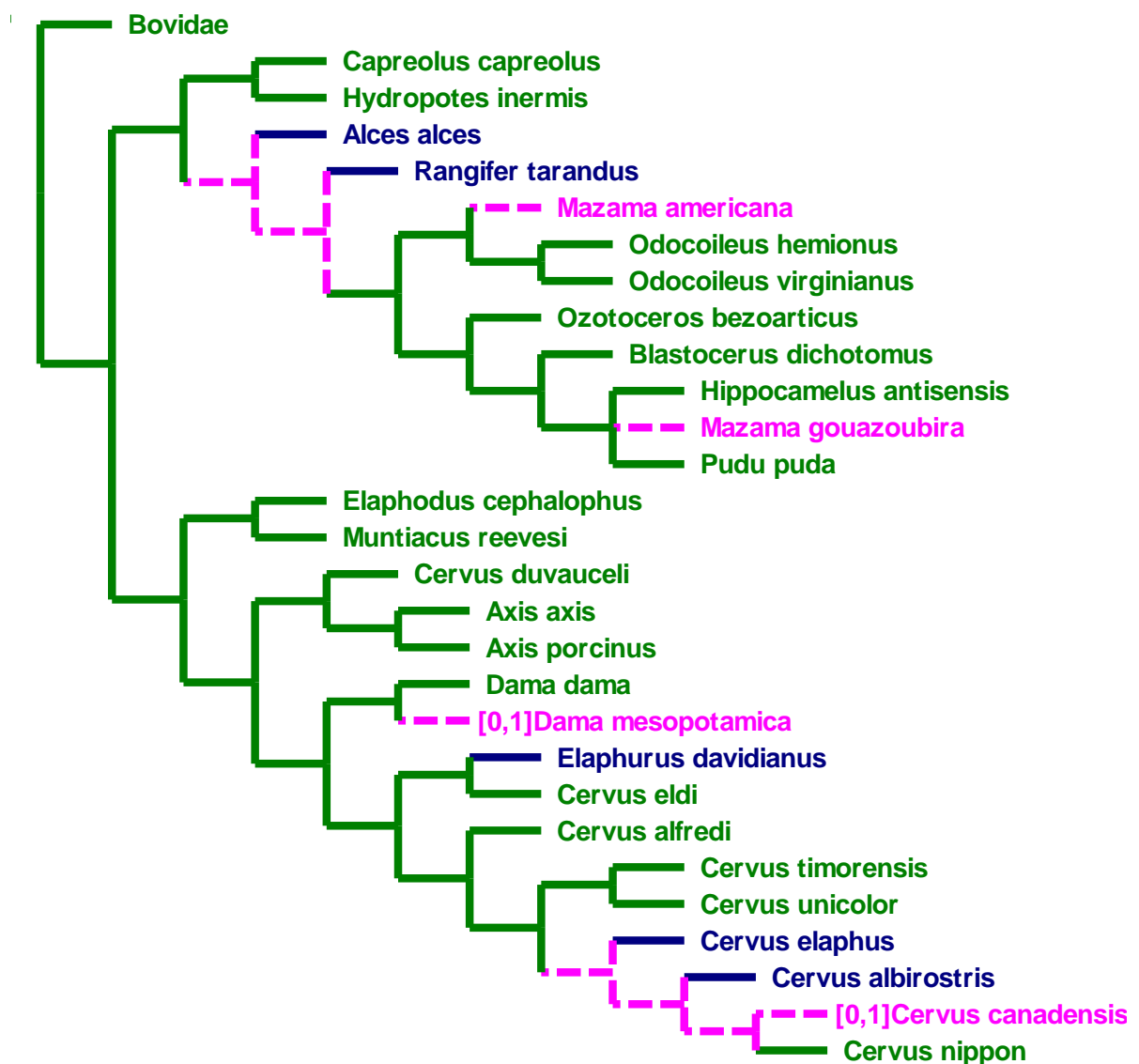
V rámci fylogenetické distribuce jsme vytvořili dva kladogramy. V prvním kladogramu (obr. 3) upřednostňujeme literaturu nad naše pozorování. V druhém kladogramu (obr. 4) preferujeme naše pozorování, které je shrnuto v tabulkách IV a V nad literaturou. Kladogramy byly převzaty z práce Gilbert et al. (2006).

Vysvětlivky: barvy znázorňují – nepřítomnost znaku (zelená), přítomnost cvakání (modrá), nezjištěný výskyt, polymorfní povaha cvakání či neurčitá rekonstrukce (růžová).



Obr. 3: Fylogenetická distribuce u Cervidae podle literatury

Podle literatury se cvakání nachází u losa (*Alces alces*), soba (*Rangifer tarandus*), jelena barasingy (*Cervus duvauceli*), axise (*Axis axis*), jelena milu (*Elaphurus davidianus*), jelena evropského (*Cervus elaphus*), jelena bělohubého (*Cervus albirostris*) a u jelena wapitiho (*Cervus canadensis*). Srnec (*Capreolus capreolus*) a daněk evropský (*Dama dama*) mají označení 0,1, z důvodu uváděného v literatuře jako cvakající (Mohrová 1917; Müller-Usinga a Schloetha 1967), ale my cvakání u těchto druhů neslyšeli, bohužel ale nemůžeme z důvodu malého počtu sledovaných jedinců potvrdit, že druhy necvakají. Daněk mezopotámský (*Dama mesopotamica*) má označení 0,1, protože někteří jedinci cvakali buďto plnohodnotně nebo cvakali slabě, jiní jedinci v jiné zoo na druhou stranu necvakali.



Obr. 4: Fylogenetická distribuce u Cervidae podle našeho pozorování

Podle našeho pozorování se cvakání nachází u losa (*Alces alces*), soba (*Rangifer tarandus*), jelena milu (*Elaphurus davidianus*), jelena evropského (*Cervus elaphus*) a jelena bělohubého (*Cervus albirostris*). Daněk mezopotámský (*Dama mesopotamica*) a jelen wapiti (*Cervus canadensis*) má označení 0,1, protože někteří jedinci cvakali buďto plnohodnotně nebo cvakali slabě, jiní jedinci v jiné zoo na druhou stranu necvakali, v případě jelena wapiti je pro ně v literatuře výrazná shoda, že cvakají.

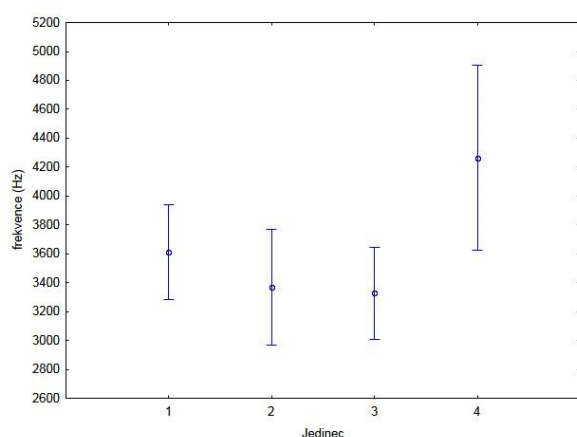
4.4. Analytická část

4.4.1. Liší se parametry cvakání mezi jedinci jednoho druhu?

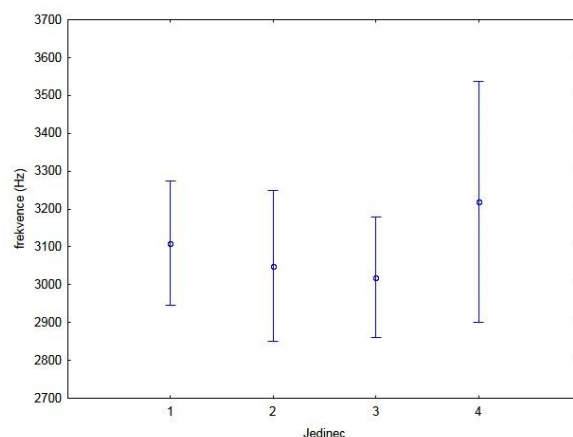
4.4.1.1. Sob karelský

U soba karelského byli statisticky zhodnoceni čtyři jedinci (jeden samec a tři samice). Na základě dominantní frekvence (obr. 5) nevyšel rozdíl mezi jedinci průkazně (Zobecněný lineární model: $F=2,51$; $p=0,59$), jakož i na základě 25% kvartilu (obr. 6) (Zobecněný lineární model: $F=0,49$; $p=0,68$). Rozdíly mezi jedinci naopak vyšly průkazně u 50% kvartilu (Zobecněný lineární model: $F=4,72$; $p=0,01$) a u 75% kvartilu (Zobecněný lineární model: $F=7,46$; $p=0,01$) jak je vidět na obrázku 7 resp. 8.

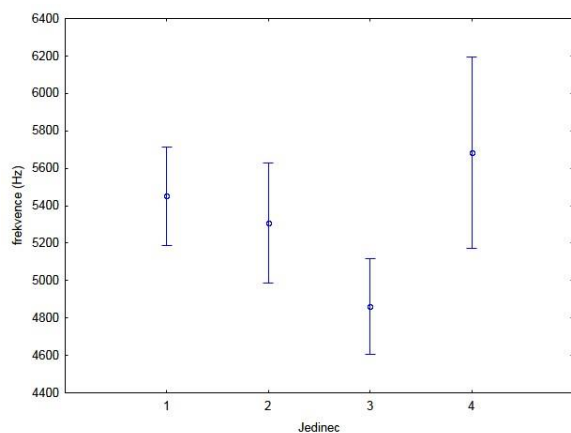
Provedený Tukeyho HSD test pro 50 % kvartil a pro 75% kvartil prokázal, že se od sebe nejvíce liší na základě 50% kvartilu třetí jedinec od prvního a třetí jedinec od čtvrtého (viz příloha, Tab.VI) a na základě 75% kvartilu se nejvíce liší třetí jedinec od prvního, třetí jedinec od druhého a třetí jedinec od čtvrtého (viz příloha, Tab. VII).



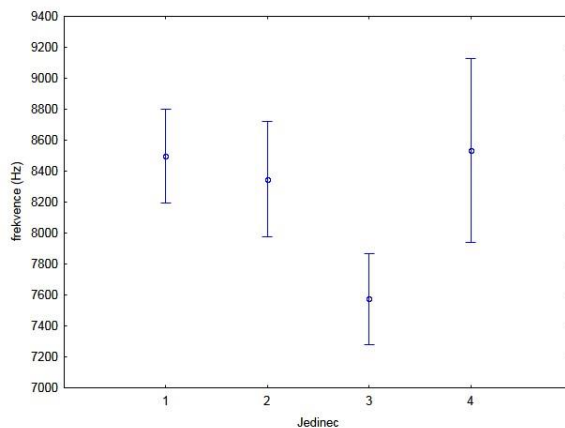
Obr. 5: Srovnání jedinců na základě dominantní frekvence u soba karelského



Obr. 6: Srovnání jedinců na základě 25% kvartilu u soba karelského



Obr. 7: Srovnání jedinců na základě 50% kvartilu u soba karelského

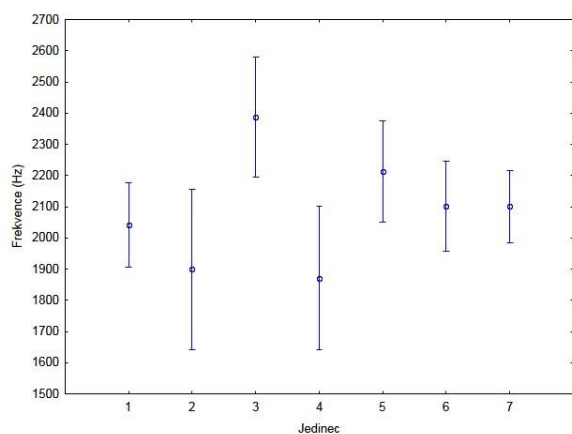


Obr. 8: Srovnání jedinců na základě 75% kvartilu u soba karelského

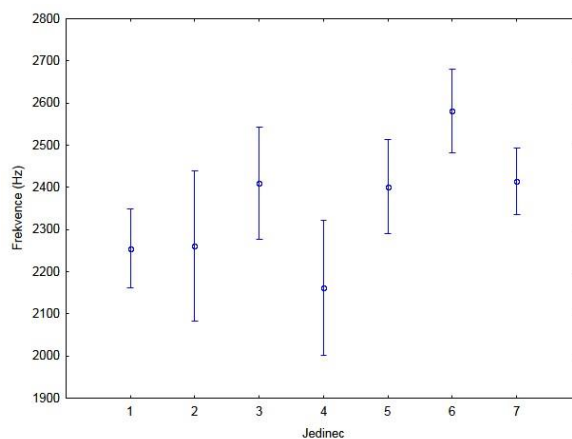
4.4.1.2. Jelen bělohubý

Statisticky bylo zhodnoceno sedm jedinců jelena bělohubého (tři samci a čtyři samice). Rozdíl mezi jedinci vyšel průkazně ve všech čtyřech parametrech (obr. 9-12). Konkrétně pro dominantní frekvenci (Zobecněný lineární model: $F=2,88$; $p=0,01$), pro 25% kvartil (Zobecněný lineární model: $F=5,47$; $p=0,01$), pro 50% kvartil (Zobecněný lineární model: $F=7,44$; $p=0,01$) a pro 75 % kvartil (Zobecněný lineární model: $F=3,26$; $p=0,01$).

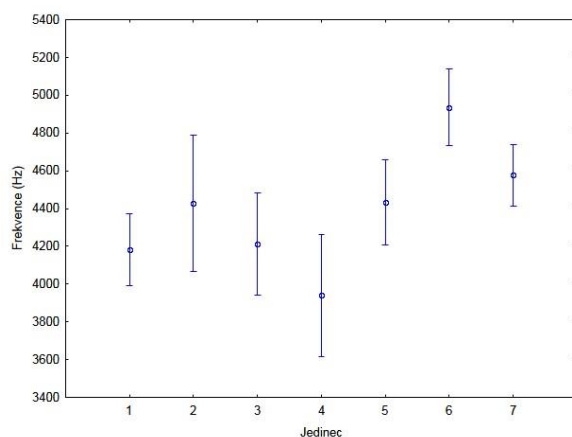
Provedený Tukeyho HSD test pro dominantní frekvenci, 25% kvartil, 50 % kvartil a pro 75% kvartil prokázal, že se od sebe nejvíce liší na základě dominantní frekvence třetí jedinec od druhého a třetí jedinec od čtvrtého (viz příloha, Tab. VIII), na základě 25% kvartilu se nejvíce liší šestý jedinec od prvního, šestý jedinec od druhého a šestý jedinec od čtvrtého (viz příloha, Tab. IX). Na základě 50% kvartilu se nejvíce liší šestý jedinec od prvního, šestý jedinec od třetího, šestý jedinec od čtvrtého, šestý jedinec od pátého, sedmý jedinec od prvního a sedmý jedinec od čtvrtého (viz příloha, Tab. X) a na základě 75% kvartilu se nejvíce liší čtvrtý jedinec od pátého, čtvrtý jedinec od šestého a čtvrtý jedinec od sedmého (viz příloha, Tab. XI).



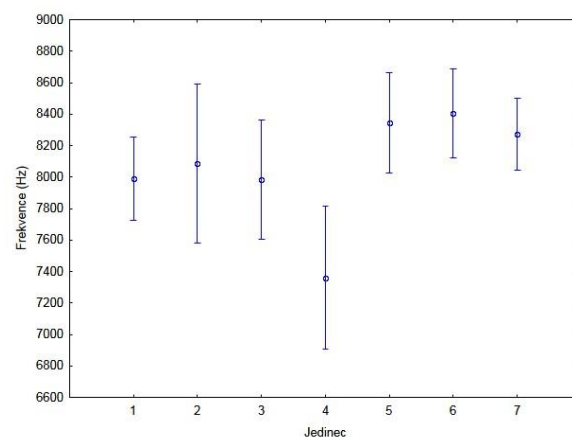
Obr. 9: Srovnání jedinců na základě dominantní frekvence u jelena bělohubého



Obr. 10: Srovnání jedinců na základě 25% kvartilu u jelena bělohubého



Obr. 11: Srovnání jedinců na základě 50% kvartilu u jelena bělohubého



Obr. 12: Srovnání jedinců na základě 75% kvartilu u jelena bělohubého

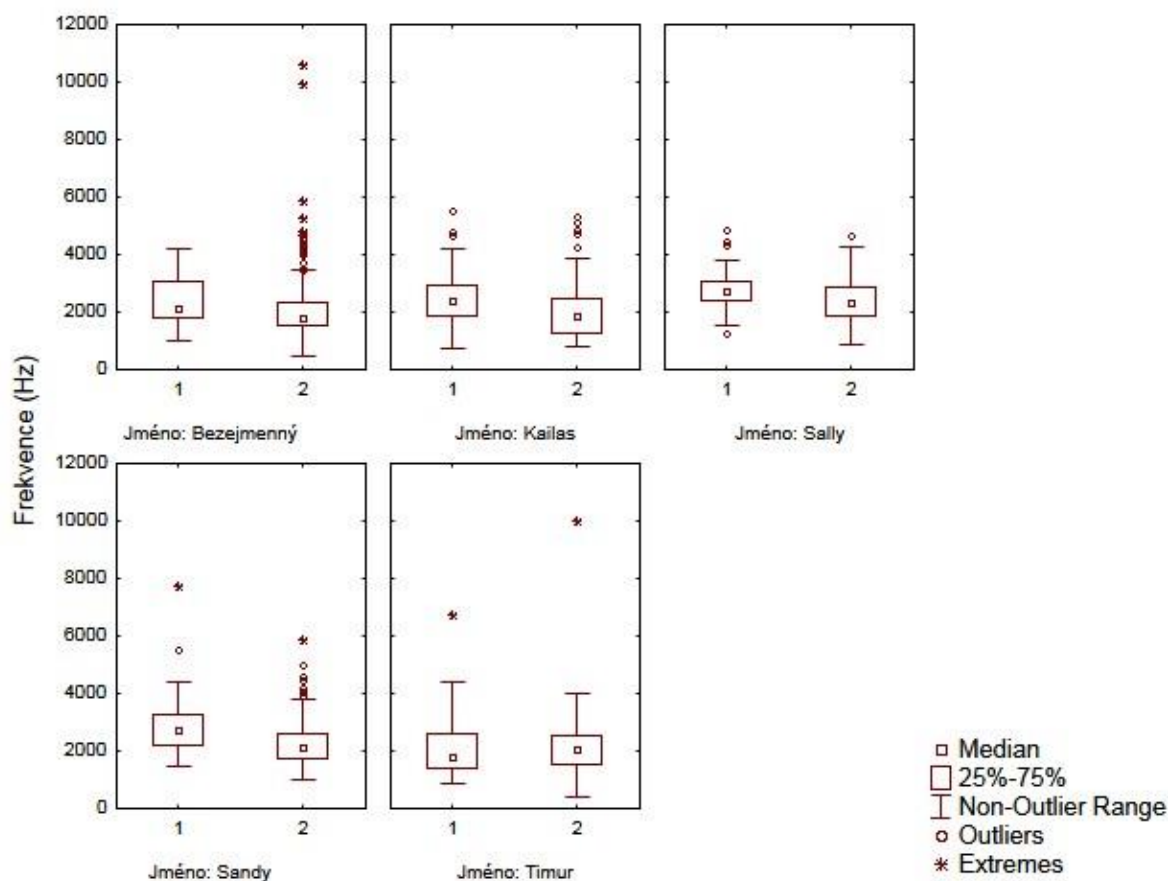
4.4.2. Liší se jedinci jelena bělohubého po pěti letech?

Statisticky byla vyhodnocena pouze dominantní frekvence u jedinců (obr. 13).

Na základě dominantní frekvence se po pěti letech liší samec Bezejmenný (Mann-Whitney test: $U=3437$, $Z=2,93$, $p=0,01$), taktéž se liší samec Kailas (Mann-Whitney test: $U=5991$, $Z=4,77$, $p=0,01$), dále se liší samice Sally (Mann-Whitney test: $U=934$, $Z=2,33$, $p=0,02$) a liší se i samice Sandy (Mann-Whitney test: $U=2033$, $Z=4,79$, $p=0,01$). Po 5 letech se na základě dominantní frekvence neliší samec Timur (Mann-Whitney test: $U=6850$, $Z=-0,81$, $p=0,42$). Změna po pěti letech cvakání spočívá ve snížení dominantní frekvence.

V porovnání po pěti letech chybí čtyři zvířata. Od Sisi máme málo kvalitních záznamů (v roce 2011 i v roce 2016), samice 09, Modrá značka a Samanta byly v roce 2011 mladé a tudíž ještě necvakaly.

Vysvětlivky: na ose X: 1 - první nahrávání na jaře v roce 2011, 2 - druhé nahrávání po 5 letech na jaře v roce 2016



Obr. 13: Srovnání jedinců po 5 letech na základě dominantní frekvence u jelena bělohubého

5. Diskuse

V dostupné literatuře je uváděno 13 druhů jelenovitých, u kterých je zaznamenán cvakavý zvuk při chůzi (pro výčet druhů a literárních zdrojů viz výše). Tento seznam byl díky našemu pozorování rozšířen o tři další cvakající taxony, kteří nejsou prozatím v literatuře uváděni. Jedná se o soba karelského (*Rangifer tarandus fennicus*), soba špicberského (*Rangifer tarandus platyrhynchus*) a jelena berberského (*Cervus elaphus barbarus*). Některá naše pozorování byla u některých druhů v rozporu s literaturou. Tento rozpor nastává u jelena barasingy (*Rucervus duvaucelii*) a axise (*Axis axis*), u kterých zatímco my žádné cvakající zvuky nezaznamenáváme, Mohrová (1917) zaznamenává silné cvakání. Dalším cvakajícím druhem v literatuře je srnec obecný (*Capreolus capreolus*) (Müller-Using a Schloeth 1967), u kterého se nám cvakání opět nepodařilo potvrdit. Posledním rozpor je u daňka evropského (*Dama dama*) a u jelena wapiti (*Cervus canadensis*). Mohrová (1917) zaznamenává u daňka evropského cvakání, pouze ale v omezené míře, nám se cvakání u daňka nepodařilo potvrdit. Jelena wapiti Mohrová (1917) uvádí jako velmi cvakající druh, my nemůžeme cvakání potvrdit, konkrétně pozorováním dvou taxonů (*C. canadensis nannodes* a *C. c. sibiricus*). Ovšem i Geist (1998) pro americké wapiti, kteří u většiny forem bývají tělesným rámcem větší než námi pozorované taxony, cvakání uvádí, a proto v práci udáváme jelena wapiti jako druh s polymorfně udávaným cvakáním.

Důvodem rozporů může být, že naše kritérium je patrně přísnější (pravidelné cvakání – z hlediska pohybu a z hlediska taxonu – pro dospělé jedince). Cvakání, byť spíše nepravidelné s ohledem k pravidelnosti chůze, si lze představit i u starých jedinců s jistou mírou artrózy – takoví jedinci by mohli být zdrojem rozporu našich pozorování s publikovanými údaji. Dalším zdrojem by mohlo být překrmování v minulosti chovaných druhů, tudíž dosažení vyšší váhy, která by mohla spustit cvakání, pakliže přijmeme předpoklad, že aktuální zoo-chovanci jsou krmeni adekvátně ke svým požadavkům.

Ve většině literatury zabývající se cvakáním chybí informace, zda cvaká samec, samice, nebo obě pohlaví. Tuto informaci zaznamenává Mohrová (1917), kdy píše, že u většiny cvakajících druhů cvaká jak samec, tak samice. A dodává u jelenů rodu *Cervus*, že je cvakání nápadnější víc u samic než u samců, my máme opačný názor než Mohrová a domníváme se, že cvakání je nápadnější víc u samců než u samic. Tento názor kromě nás zastávají ve svých pozorováních např. i Pojerová (2014), Rochová (2014) a Špindlerová (2017). Dominantní frekvence pro studované druhy je výraznější u samců než u samic. Další autoři, kteří tuto informaci zaznamenávají, jsou Bro-Jorgensen a Beeston (2015), kteří cvakání

u antilopy losí nalézají pouze u samců. Wemmer et al. (1984) uvádí, že cvakání můžeme často u jelenovitých zaznamenat u obou pohlaví a u turovitých často cvaká pouze samec. My v rámci jelenovitých cvakání registrujeme jak u samců, tak u samic. Cvakání se vyskytuje podle našeho pozorování pouze u dospělých jedinců. Mohrová (1917) po podrobném studování mláďete soba zjišťuje, že je zapotřebí dosažení určitého věku a hmotnosti zvířete, což je možná ovlivněno i vývojem končetiny, jak je výše zmíněno v rešeršní části.

Další znak, který v literatuře chybí je, zda cvakání vychází z předních nebo zadních končetin. Mohrová (1917) udává, že by se to mělo při chůzi projevit počtem cvaknutí (dvoutakt nebo čtyřtakt). Hillman (1974) u jelenovitých a Posselt (1963) u turovitých nachází cvakání pouze v předních končetinách. Miura et al. (1988) uvádí, že jelen bělohubý cvaká všemi čtyřmi končetinami, s čímž se shodujeme. Dále se z našich pozorování zdá, že sob polární, sob karelský a sob špicberský cvakají předními i zadními končetinami. Pojerová (2014) na základě svého pozorování uvádí, že sob polární cvaká předními končetinami výrazně a zadními končetinami nepravidelně a jemněji. Pro jelena milu, jelena evropského, losa a jelena berberského udává cvakání pouze předními končetinami (Pojerová 2014).

Chybí také informace, v jaké fázi cvakání vzniká, zda při zdvihnutí či při dosednutí končetin. Jeden z názorů je, že cvakání u sobů vzniká při dosednutí končetiny k podkladu (Ekman 1907), to ale částečně vyvrací Mohrová (1917), která dodává, že u soba, losa, jelena milu a možná u jelenů rodu *Cervus* ke cvakání dochází při zdvihnutí končetiny, totožné s naším pozorováním, u všech ostatních rodu *Rusa* a *Axis* při dosednutí, což potvrdit nemůžeme, protože jsme u těchto rodů cvakání vůbec nepozorovali.

Dále byl učiněn pokus o asociaci výskytu cvakání s biologií druhů, konkrétně s váhou samců a samic, s obývaným prostředím a se sociálním uspořádáním cvakavých druhů, podle našeho pozorování, s jejich blízkce příbuznými necvakajícími druhy. Zjistili jsme, že cvakající los a sob jsou v rámci své linie nejtěžší, ostatní v rámci této linie jsou necvakaví. Dále jsme zjistili, že daněk mezopotámský, u kterého si nejsme jistí, zda cvaká nebo ne (protože jsme zaznamenali oba stavy u dospělých jedinců), je oproti svému blízkému necvakajícímu příbuznému daňku evropskému, mnohem těžší. Další cvakající jelen milu je mnohem těžší než jeho blízkce příbuzný necvakající jelen lyrorohý. Cvakající jelen evropský, jelen bělohubý a nejistý jelen wapiti jsou vůči svým necvakajícím příbuzným jelenu sikovi a sambaru ostrovnímu, také váží mnohem více. Co se týče obývaného prostředí, tak pouze daněk mezopotámský oproti daňku evropskému obývá více les než otevřené prostředí, alespoň co se

publikované literatury týče (Mattioli 2011). Nicméně se domníváme, že představy o biotopových preferencích daněk mohou být zkresleny jejich hubením napříč areálem, ale i rozšiřováním člověkem (Baker et al. 2017; Davis & MacKinnon 2009). Pomocí sociálního uspořádání jsme rozpoznali rozdíl pouze u daněk mezopotámského, který je spíše samotářský oproti daněku evropskému. Naopak cvakající jelen milu je oproti necvakajícímu jelenu lyrorohému více sociální. A to stejné je i u cvakajícího jelena evropského a jelena bělohubého a u nejistého jelena wapiti, kteří jsou oproti necvakajícím sambaru indickému a jelenu sikovi sociální.

Sloučení cvakání s kontextem biologií druhů je důležité, zdá se ale, že sociální uspořádání a obývané prostředí nemá na cvakání univerzální vliv. Avšak váha druhu může mít na cvakání vliv, zdá se, že druhy cvakají až od dosažení určité váhy. Všechny nebo většina cvakajících druhů má váhu nad cca 120 kg. Z tohoto hlediska se nabízí možnost, že jelenovití mají takové uspořádání končetin, které při kombinaci s určitou vyšší vahou spustí cvakání. Tuto úvahu považujeme za odvážnější bod diskuse. Což je částečně zmíněno i ve studii Erny Mohrové (1917), která zjistila na mláděti soba, že je zapotřebí určitého věku a hmotnosti zvířete.

Naše úvahy nad cvakáním jsou odvozené od úvah nad kladogramem jelenovitých, v teoretické rovině se nabízí korektní statistické zhodnocení výše uvedených parametrů s kalibrací fylogenezí. K němu jsme nepřistoupili pro rozdílnou kvalitu kvantitativních údajů a relativní kontinuum údajů k biotopovým preferencím a socialitě (v našem pojetí velikost stád), kterou vnímáme jako vyšší vůči relativně diskrétnějším stavům u turovitých (Wilson & Mittermeier 2011). Jednodušeji řečeno, jelenovití jsou často ekologicky a potravně plastičtí (ač tzv. okusovači, tak nemají problém přijmout roli spásače) a tvoří druhotné agregace jedinců, především v období říje.

V rámci rekonstrukce ancestrálního stavu u Cervidae byly zrekonstruovány dva kladogramy převzaté z práce Gilbert et al. (2006), která vůči jiným kvalitním zhodnocením (např. Pitra et al. 2004, Hassanin et al. 2012, Heckeberg 2016) využívá více genetických markerů. První kladogram upřednostňuje literaturu nad naše pozorování, naopak druhý kladogram upřednostňuje naše pozorování nad literaturu. Tyto dva kladogramy se od sebe liší (viz výše v diskuzi). V obou kladogramech je daněk mezopotámský uveden polymorfně a v našem kladogramu jelen wapiti v rámci cvakání také jako polymorfnní druh, protože někteří jedinci cvakali buďto plnohodnotně nebo cvakali slabě, jiní jedinci v jiné zoo na druhou stranu necvakali vůbec. A v kladogramu našeho pozorování máme obě mazamy jako neurčité,

protože nebyli žádné pozorované. S pomocí rekonstrukce jsme se dozvěděli, že předek jelenovitých necvakal a že cvakání vzniklo víckrát nezávisle na sobě (viz obr. 4). Příčiny vzniku cvakání mohou být různé, mohou být podmíněny vnitřní stavbou končetiny (Mohrová 1917). Cvakání se objevuje především u skupiny plesiometakarpálních druhů (viz modře vyznačené druhy na obr. 4). Ti mají zbytky druhého a pátého prstu (paspárky) zachovány na horním konci srostlého záprstí na rozdíl od telemetakarpálních, kteří mají paspárky zachovány na dolním konci (Komárek et al. 2001; Bouvrain et al. 1989).

Posledním bodem této práce je statistická analýza dat, ve které byly testovány čtyři proměnné – dominantní frekvence, 25% kvartil, 50% kvartil a 75% kvartil. Byla provedena statistická analýza, zdali se liší parametry cvakání mezi jedinci v rámci jednoho druhu. U sobů karelských jsme zjistili, že v dominantní frekvenci a 25% kvartilu se neliší, ale liší se cvakání mezi jedinci na základě 50% kvartilu a 75% kvartilu. Nejvíce se liší třetí jedinec, což je samice, která v době nahrávání měla mládě, byla mimo ostatní nahrávaná zvířata a chodila po betonu na rozdíl od ostatních, kteří chodili po hlíně. Tento výsledek koresponduje s některými dosavadními úvahami nad cvakáním. Hilzheimer (1916) uvádí, že cvakání přestává při pohybu v měkkém substrátu. Toto potvrzuje i Mohrová (1917), která pozorovala cvaknutí u sobů v měkkém substrátu pouze vzácně. Domnívá se, že nohy zřejmě nemohou zaujmout pozici nutnou pro cvaknutí.

Jedna z mála publikovaných studií zabývající se akustikou cvakavých zvuků, konkrétně u soba polárního a okrajově jelena milu, je práce Pelosse (1982). Zajímavé je srovnání jím zjištěné dominantní frekvence s dominantní frekvencí Pojerové (2014) také u soba polárního. Pojerová zjistila u osmi sledovaných jedinců dominantní frekvenci v rozpětí 4-6 kHz, Pelosse u sledovaného samce zjišťuje dominantní frekvenci přibližně 5,5 kHz. Mnou zjištěná dominantní frekvence u čtyř sobů karelského se pohybuje v rozmezí 3,5-4,5 kHz. Srovnatelné hodnoty mezi Pelosse a Pojerovou naznačují shodu dominantní frekvence v rámci stejného druhu. Vzhledem k mnou použité stejné metodice jako u Pojerové je relevantní srovnání soba polárního s jeho poddruhem sobem karelským. Rozdíl v dominantní frekvenci je možné vysvětlit rozdílnou váhou (vyšší u soba karelského).

Na stejnou otázku byla provedena další statistická analýza, ale u jelena bělohubého. Zjistili jsme, že se u jelena bělohubého liší cvakání mezi jedinci v rámci jednoho druhu ve všech čtyřech parametrech (dominantní frekvence, 25% kvartil, 50% kvartil a 75% kvartil). V dominantní frekvenci se nejvíce liší třetí jedinec (samice) od druhého a čtvrtého jedince

(obě samice). Třetí jedinec byla nejstarší samice stáda a druhý a čtvrtý jedinec byly nejmladší cvakající samice. Ve 25% kvartilu a 50% kvartilu se nejvíce liší šestý jedinec (samec), je to nejstarší jedinec ze všech nahrávaných jelenů bělohubých. A pro 75% kvartil se nejvíce liší čtvrtý jedinec (samice). V těchto případech významnost věku je pravděpodobně propojena s váhou jedince.

Bro-Jorgensen a Dabelsteen (2008) vysvětlují dominantní frekvenci u cvakavých zvuků jako nejčitelnější parametr, a proto bývá upřednostňován. Třebaže u 25%, 50% a 75% kvartilu můžeme vnímat jako zařazení šumu, statistické zhodnocení naznačují u jistých charakteristik jejich použitelnost.

U čtyř z pěti vyhodnocených jedinců jsme zjistili, že se po pěti letech liší. Změna spočívá ve snížení dominantní frekvence. První vyhodnocený jedinec byl samec, který při prvním nahrávání nebyl dominantním samcem a nyní je. Totéž se stalo s druhým vyhodnoceným jedincem (samec), který je nyní jinde dominantním samcem. Všichni čtyři jedinci, u kterých proběhla změna, byli na začátku cvakání, a tudíž nebyli při prvním nahrávání zcela dospělí či plně dorostlí. Změnu si tedy vysvětlujeme, tím, že jedinci plnohodnotně dospěli, což bylo provázeno váhovým nárůstem. Pátý jedinec, který se nezměnil, byl při prvním nahrávání zcela dospělý a dominantní samec, dnes by byl zřejmě v přírodě starým samcem a nejspíš by u něj proběhla změna i ve frekvenci cvakání. Tento samec je ale nyní jediným a tudíž dominantním samcem ve stádě. Vlastně u tohoto samce je zajímavé, že si svoji kondici dokáže po několik let udržet, což asociujeme s kvalitní péčí v zoologické zahradě (potrava *ad libitum*, absence predátorů a rušivých faktorů, absence kompetice s jinými samci apod.).

Na závěr diskuse je náležité mé výsledky porovnat s výsledky Lucie Pojerové, která se cvakáním jelenovitých zabývala ve své diplomové práci. Zabývala se těmito druhy: soba polární (jedince chované v zoo nelze zařadit do specifického poddruhu, na rozdíl od mnou studovaného soba karelského), jelen milu, jelen evropský, los evropský a jelen berberský. Po statistickém vyhodnocení u soba polárního zjistila, že se jedinci mezi sebou liší ve všech čtyřech parametrech (dominantní frekvence, 25%, 50% a 75% kvartil). To stejné mi ale nevyšlo u soba karelského, neboť mi vyšla změna pouze u 50% a 75% kvartilu. Relativně blízce příbuzný soba je los evropský, u kterého Pojerová zaznamenala rozdíl v dominantní frekvenci a v 50% a 75% kvartilu. U jelena evropského zaregistrovala, že se jedinci mezi

sebou liší ve všech čtyřech parametrech. Totéž mi vyšlo u jelena bělohubého, který je blíže příbuzný s jelenem evropským.

6. Závěr

Ve své práci jsem zkompletovala přehled všech informací na téma cvakání u jelenovitých (Cervidae). Díky literatuře a našim pozorováním vznikl snad nejucelenější a nejdetailnější přehled cvakavých a necvakavých druhů v rámci této skupiny. Tento přehled byl námi doplněn o další tři dosud nezaznamenané cvakavé druhy.

U dvou statisticky vyhodnocených skupin vybraných druhů: soba karelského (*Rangifer tarandus fennicus*) a jelena bělohubého (*Cervus albirostris*) byly porovnány čtyři parametry zvuku cvakání (dominantní frekvence, 25% kvartil, 50% kvartil a 75% kvartil). Na základě této analýzy bylo zjištěno, že se jedinci v rámci svého druhu od sebe liší. Dále bylo zjištěno, že se liší jedinci jelena bělohubého ve sledovaném období. Pravděpodobnou příčinou může být věkový posun mladších jedinců k plně vyspělým, s čímž souvisí samozřejmě i nárůst tělesné hmotnosti.

Nabízí se možnost úplného doplnění výskytu cvakání či necvakání u jelenovitých, popřípadě u jejich dalších příbuzných skupin. Vzhledem k dosavadnímu pozorování nelze ale očekávat, že se počet cvakajících druhů zásadně navýší. Nadále zůstává nezodpovězena morfologická podstata samotného cvakání. Zjištění podstaty a jejího významu vyžaduje detailní morfologické a anatomické studie (pitva končetin cvakajících a necvakajících druhů) nebo použití sofistikovaných měřících a diagnostických metod jako například použití akustické kamery. Pro zjištění samotného významu cvakání by bylo zajímavé sledovat reakce jedinců na nahrávky jiných subjektů. Dále by bylo možné zaměřit se na sledování změn parametrů cvakání u vybraných jedinců v delším časovém období. Ideální by bylo srovnat parametry zvuků s váhou jedinců a spojit je také s mírou sexuálního dimorfismu, o kterém bohužel v literatuře není mnoho srovnatelných údajů.

Zásadní problém ve splnění těchto cílů je limitace možností získávání dat, například váhy jedinců. Limitující je také dostatečná vzdálenost pro nahrávání a případný výskyt rušivých elementů při nahrávání. Tyto okolnosti brání získání dostatečného množství dat od potřebného množství jedinců. Další limitací je samotný počet teoreticky, a především pak prakticky sledovatelných jedinců, a to dokonce i v zoologických zahradách. U nich bychom čekali teoreticky velké vzorky, ovšem i má zkušenost ukazuje, že je tento sběr náročný, někdy vyloučený dispozicí výběhů apod., jindy jsme svědky mizení taxonů z kolekcí.

7. Literární zdroje:

- Arcadi A. C., Robert D., Boesch C., 1998. Buttress drumming by wild chimpanzees: temporal patterning, phrase integration into loud calls, and preliminary evidence for individual distinctiveness. *Primates* 39: 505–18.
- Baker K. H., Gray H. W. I., Ramovs V., Mertzaniidou D., AkınPekşen Ç., Bilgin C. C., Sykes N., Hoelzel A. R., 2017. Strong population structure in a species manipulated by humans since the Neolithic: the European fallow deer (*Dama dama dama*). *Heredity* 119: 16–26.
- Bergström E., 1911. En iakttagelse öfver renens knäppning. *Fauna och Flora* (Uppsala): 83–87.
- Brehm A. E., 1873. *Tierleben, Die Säugetiere*. Bd. 3, Leipzig.
- Bouvrain G., Geraads D., Jehenne Y., 1989. Nouvelles donnees a la classification des Cervidae (Artiodactyla, Mammalia), *Zoologischer Anzeiger* 223: 82–90.
- Bro-Jørgensen J. & Beeston J., 2015. Multimodal signalling in an antelope: fluctuating face masks and knee-clicks reveal the social status of eland bulls. *Animal Behaviour* 102: 231–239.
- Bro-Jørgensen J. & Dabelsteen T., 2008. Knee-clicks and visual traits indicate fighting ability in eland antelopes: multiple messages and back-up signals. *BMC Biology* 6: 47.
- Carnaby T., 2008. *Beat about the bush: Mammals*. Jacana Media, Johannesburg, 172 pp.
- Davis S, MacKinnon M. (2009). Did the Romans bring fallow deer to Portugal? *Environ. Archaeol.* 14: 15–26.
- Düben G., 1873. *Om Lappland och lapparna*, Stockholm, 528 pp.

- Ekman S., 1907. Die Wirbeltiere der arktischen und subarktischen Hochgebirgszone im nördlichsten Schweden. In: Naturw. Unterw. d. Sarekgebirges in Schwedisch-Lappland, Stockholm.
- Estes R. D., 1991. The behavior guide to African mammals including hoofed mammals, carnivores, primates. University of California Press, California, 611 pp.
- Flack J., 2013. Animal communication: Hidden complexity. *Current Biology* 23: 967–969.
- Flerov K. K., 1952. Fauna of USSR. Mammals. Vol. 1, No. 2. Musk deer and deer. National Science Foundation and Smithsonian Institution, Washington D. C. (Israel program for scientific translation), 257 pp.
- Friel M., Kunc H. P., Griffin K., Asher L., Collins L. M., 2016. Acoustic signalling reflects personality in a social mammal. *R. Soc. Open Sci.* 3: 160–178.
- Geist V., 1998. Deer of the World. Their evolution, behaviour, and ecology. Stackpole Books, Mechanicsburg, 432 pp.
- Gilbert C., Ropiquet A., Hassanin A., 2006. Mitochondrial and nuclear phylogenies of Cervidae (Mammalia, Ruminantia): Systematics, morphology, and biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 40: 101–117.
- Groves C. P. & Leslie D. M. Jr., 2011. Family Bovidae (hollow-horned ruminants), pp. 444–779. In: Wilson D. E. & Mittermeier R. A. (eds.) - Handbook of the mammals of the World, Vol. 2: Hoofed mammals. Lynx Editions, Barcelona, 885 pp.
- Hassanin A., Delsuc F., Ropiquet A., Hammer C., Jansen van Vuuren B., Matthee C., Ruiz-Garcia M., Catzeflis F., Areskoug V., Nguyen T. T., Couloux A., 2012. Pattern and timing of diversification of Cetartiodactyla (Mammalia, Laurasiatheria), as revealed by a comprehensive analysis of mitochondrial genomes. *C. R. Biologies* 335: 32–50 pp.
- Heckeberg N. S., Erpenbeck, D., Wörheide G., Rössner G. E., 2016. Systematic relationships of five newly sequenced cervid species. *PeerJ* 4: e2307

- Hillman J. C., 1974. Ecology and behavior of the wild eland. *Wildlife News* 9: 6–9.
- Hillmann J. C., 1979. The biology of the eland (*Taurotragus oryx* Pallas) in the wild. Ph. D. thesis, University of Nairobi.
- Hollsten J., 1774. Afhandling om Renen. K. Vetensk. Akad. Handl., Stockholm.
- Kingdon J., 1982. East African mammals. An atlas of evolution in Africa. Volume 3. Part C+D (Bovids). New York: Academic Press, New York, 404+358 pp.
- Komárek V., Štěrbá O., Fejfar O., 2001. Anatomie a embryologie volně žijících přežvýkavců. Grada Publishing, Praha, 450 pp.
- Král P., Robovský J. 2017. Pozoruhodný jelen bělohubý a jeho chov v ústecké zoo. *Živa* (4): 189–192.
- Laidre M. E. & Johnstone R. A., 2013. Animal signals. *Current Biology* 23: 829–833.
- Leslie D. M. Jr., 2010. *Przewalskium albirostre* (Artiodactyla: Cervidae). *Mamm. Species* 42: 7–18.
- Linné C., 1732. Iter lapponicum. In Carl von Linné's ungdomskrifter, ntgifna af K. Vetensk. Akad II., Stockholm
- Mattioli S., 2011. Family Cervidae (Deer), pp. 350-443. In: Wilson D. E. & Mittermeier R. A., 2011. Handbook of the Mammals of the World Vol. II, Lynx edition, 886 pp.
- Miura S., Ohtaishi N., Kaji K, Wu J., 1988. A preliminary study of behavior and acoustic repertoire of captive white-lipped deer, *Cervus albirostris*, in China. *J. Mamm. Soc. Japan* 13(2): 105–118.
- Mohr E., 1917. Über das „Knacken“ bei einigen Paarhufern, besonders beim Renntier. *Biol. Zentralbl.* 37: 177–188.

- Mohr E., 1919. Nochmals über das „Knacken“ beim Rentier. Biol. Zentralbl. 39: 251–256.
- Morozov V., 1983. Jak se dorozumívají zvířata. Znanije, Moskva, 192 pp.
- Müller-Using D. & Schloeth R., 1967. Das Verhalten der Hirsche (Cervidae). Handbuch der Zoologie 28: 1–60.
- Nilsson S., 1847. Skandinavisk Fauna I. Däggdjuren, C. W. K. Glerps Forlag Lund, 656 pp.
- Nixon K. C., 1999-2002. WinClada ver. 1.0000 Published by the author, Ithaca, NY, USA.
- Pelosse J. L., 1982. Akustische Untersuchungen über das Knacken der Extremitäten beim Rentier (*Rangifer tarandus*). Bongo (Berlin) 6: 79–84.
- Pitra C., Fickel J., Meijaard E., Groves C., 2004. Evolution and phylogeny of old world deer, Molecular Phylogenetics and Evolution 33: 880–895.
- Pojerová L., 2014. Jak, čím a proč cvakají při chůzi někteří zástupci jelenovitých (Cervidae)?. Diplomová práce, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, 78 pp.
- Posselt J., 1963. The domestication of the eland. Rhodesian Journal of Agricultural Research 1: 81–87.
- Randall J., 2001. Evolution and function of drumming as communication in mammals 1. American Zoologist 41: 1143–1156.
- Rochová M., 2014. Jak, čím a proč cvakají při chůzi někteří zástupci turovitých (Bovidae)?. Diplomová práce, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, 59 pp.
- Schaller G. B. & Hamer A., 1978. Rutting behavior of Père David's deer, *Elaphurus davidianus*. Zool. Garten N.F., Jena 48: 1–15.
- Špindlerová A., 2017. Cvakavé zvuky při chůzi u turovitých (Bovidae). Bakalářská práce, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, 37 pp.

- Toweill D. E., Thomas J. W., 2002. North American Elk: Ecology and Management. Smithsonian Institution Press, Washington and London, 1128 pp.
- Wemmer C. M., Collins L. R., Beck B. B., Wemmer C. M., 1984. The ethogram, pp. 91-125. In: deLeiris L., B. Beck B. B., Wemmer C. M. (Eds.) - The Biology and Management of an Extinct Species Pere David's Deer. Noyes Pubns, 193 pp.
- Whitehead G., 1972. Deer of the world. Viking Press, New York, 194 pp.
- Whitehead G., 1993. The Whitehead encyclopaedia of deer. Voyageur Press, New York, 597 pp.
- Wilson D. E. & Mittermeier R. A., 2011. Handbook of the Mammals of the World Vol. II. Lynx edition, Barcelona, 886 pp.

8. Přílohy

Tab. III: Seznam zahrnující obývané prostředí, váhu samce a samice a sociální uspořádání u Cervidae

druh	váha samce	váha samice	obývané prostředí	sociální uspořádání
<i>Muntiacus reevesi</i>	14-15 kg	12-13 kg	subtropický a tropický les a křoviny 200-400 m n. m., někdy alpské louky až do 3 500 m n. m.	teritoriální, v podstatě samotářský, občas spatřeni ve dvojici nebo malé rodinné skupině
<i>Elaphodus cephalophus</i>	17-30 kg	17-30 kg	vysoké, vlhké lesy až k hranici lesa a blízkosti vody, až do 4750 m n.m.	samotářský nebo ve dvojici
<i>Dama mesopotamica</i>	120-140 kg	70-80 kg	pobřežní lesy s topoly, vrbami a tamaryšky (Írán)	hlavně samotářský nebo v menší skupině
<i>Dama dama</i>	50-80 kg	35-50 kg	otevřené listnaté lesy s přilehlou otevřenou krajinou, také žijí v jehličnatých lesech. Až do 800-1000 m n. m. v Alpách a Apeninách a do 1500 m n. m. v Pyrenejích	sociální, rodinné skupiny: jedna nebo dvě dospělé samice s mláďaty a mladými samicemi, samci jsou samotářský nebo v menších skupinkách s mladými samci (bachelor groups). Samci a samice žijí převážnou část roku odděleně
<i>Cervus timorensis</i>	70-135 kg	50-90 kg	tropické travnaté plochy (grassland), v lesech, s keři a močály, od moře od 900 m n. m.	stádová zvířata, samci a samice žijí v odlišných stádech, stáda mohou tvořit až 25 jedinců
<i>Cervus unicolor</i>	180-270 kg	130-230 kg	různé typy lesů-od suchých, borových a dubových po stále zelené lesy v tropických polohách a v horských lesích, ve vlhkých kopcovitých lesech, až do 3800 m n. m.	teritoriální, samice vytvářejí skupinky s mláďaty a mladými samicemi, samci jsou samotáři

<i>Cervus elaphus</i>	110-220 kg (rekord: 350 kg)	75-120 kg (rekord: 200 kg)	rozhraní lesa a travnaté plochy, ale vysoce přizpůsobivý, preferují širokopásmové lesy s rozptýlenými velkými loukami	sociální, rodinné skupiny: jedna dominantní stará samice s mláďaty a mladší samicemi, samci jsou v menších skupinách (bachelor groups)
<i>Cervus nippon</i>	30-140 kg	20-90 kg	les s hustým podrostem a přílehlou otevřenou krajinou	mírně sociální druh, v malých skupinách nebo sám
<i>Cervus albirostris</i>	190-220 kg	90-150 kg	rododendronové keře, alpské louky, nad lesy, v 3500-5100 m n. m.	vysoce stádní, stáda 25-35 kusů, samci a samice bývají většinu roku oddělení
<i>Cervus eldi</i>	90-125 kg	60-80 kg	plovoucí močály, otevřené louky, nížina, lesy se zeleným porostem, suché louky a v minulosti i borovicové savany (pine savanna)	samec žije většinu roku sám, samice tvoří malou rodinnou skupinu
<i>Elaphurus davidianus</i>	160-220 kg	140-170 kg	louky, rašelinové močály, spoustu času tráví ve vodě	sociální, samčí a samičí skupiny
<i>Cervus duvauceli</i>	170-200 kg	140-145 kg	močály nebo písčité louky, také otevřené lesy s podrostem	samci tvoří malé skupinky (bachelor groups) a samice rodinné skupiny
<i>Axis porcinus</i>	40-55 kg (až 90 kg)	30-40 kg	vlhké nížiny nebo vlhké vysoké louky, hodně u řek u vody	samotářský, střední skupiny do 2-3 kusů nejsou ojedinelý, samec je většinou sám, rodinné skupiny
<i>Axis axis</i>	70-85 kg (až 110 kg)	45-60 kg (až 70 kg)	leso-travnaté plochy, upřednostňují vlhké a suché lesy sousedící s pastvinami nebo křovinami, také bažinaté louky blízko lesa, pobřežní lesy a teakové plantáže, husté lesy a hory	sociální, rodinné skupiny, někdy 2-3 rodinné skupiny pohromadě, dočasná stáda 6-12 kusů, někdy jsou doprovázeni mladými samci a navštěvováni starými samci

<i>Rangifer tarandus</i>	65-170 kg	55-110 kg	horské vrcholové louky, otevřená tajga, tundra, vysoká Arktická poušť (až do 2 700-3000 m n. m.)	vysoce stádová zvířata obzvlášť v otevřené krajině, rodinné skupiny – samice s mláďaty, samci tvoří malé skupiny, skupiny se mohou spojit ve velkou
<i>Mazama americana</i>	30-35 kg (až do 65 kg)	30-35 kg (až do 65 kg)	tropický a subtropický les, někdy savany, které jsou blízko lesa, preferují husté vlhké lesy	samotářský, teritoriální
<i>Odocoileus hemionus</i>	50-110 kg	35-65 kg	otevřené lesy a křoviny se strmým terénem, pobřežní jehličnaté deštné lesy, na prériích a polopouštní křoviny	mírně sociální druh, samice tvoří skupiny, samec sám nebo v malých skupinách
<i>Odocoileus virginianus</i>	30-130 kg (rekord: 180-230 kg)	25-85 kg (rekord: 115 kg)	rozhraní lesa a travnaté plochy, mírné lesní porosty, polosuché křoviny na prériích, savany, suché tropy a deštné lesy	mírně sociální druh, samice tvoří rodinné skupiny, samci tvoří také skupinky
<i>Blastocerus dichotomus</i>	110-130 kg	70-100 kg	několik typů mokřadů, včetně močálů, a zaplavených míst, vyhýbá se lesům a vybírá oblasti s vodou	slabě stádní, samice tvoří rodinné skupiny a samec je obvykle sám
<i>Mazama gouazoubira</i>	11-25 kg	11-25 kg	husté traviny (bushy vegetation), okraj lesa, malé lesy (small woods), snaží se vyhnout otevřeným loukám bez úkrytů a bez hustých lesů	teritoriální, v podstatě samotářský
<i>Pudu puda</i>	9-10 kg (až 14 kg)	9-10 kg (až 14 kg)	mírné nedotčené deštné lesy, od moře do 1700 m n. m., více frekventován ve vyšších polohách	samotáři nebo ve dvojici

<i>Hippocamelus antisensis</i>	55-60 kg	45-55 kg	žijí ve vysokých nadmořských výškách, až do 5000 m n. m., v otevřené krajině blízko skalních výchozů, alpské louky a křoviny	tvoří malé mixované skupiny, kde je dominantní samice (3-6 kusů)
<i>Capreolus</i>	20-30 kg	17-29 kg	široká škála biotopů od křovin makchie na pobřeží Středozemního moře až po boreální lesy Skandinávie, od skotských mokřin po moderní zemědělskou půdu	jsou to samotáři nebo tvoří malé skupinky, rodinné skupiny (6-8 kusů), velké skupiny mohou být spatřeny v zimě nebo na jaře u pastvy
<i>Hydropotes inermis</i>	11-15 kg	12-15,5 kg	blízko řek, jezer a břehů s rákosím a ostatní dlouhou trávou, v Anglii upřednostňuje ekoton mezi lesy (pro úkryt) a loukami (pro žrádlo)	striktně samotářský: minimální fyzický kontakt s ostatními jedinci stejného druhu
<i>Alces alces</i>	300-600 kg	280-460 kg	boreální lesy, smíšené lesy s vlhkými bažinatými areály, na Aljašce tundra	není zejména stádní, jenom samice s mláďetem, jinak jsou samotářský
<i>Ozotoceros bezoarticus</i>	24-34 kg (až do 40 kg)	22-29 kg	pampa, savana, sezónně zatopené louky	málo sociální, tvořící malé skupiny, samci se mísí se samice celý rok stěhující se z jedné rodinné skupiny do jiné
<i>Cervus canadensis</i>	220-400 kg	150-250 kg	lesy, Sibiř a Severní Amerika: otevřené traviny, prémie a stepy. Vlhké studené lesy, suché jehličnaté lesy, smíšené lesy a křoviny (chaparral scrub)	sociální, rodinné skupiny, samci malé skupiny, v otevřené krajině formují i skupiny až do 400-500 zvířat v létě a 800-1500 zvířat v zimě

Tab. V: Seznam pozorovaných necvakavých druhů

taxon	počet pozorovaných jedinců	lokace	pozorovatel
srnec obecný (<i>Capreolus capreolus</i>)	1 ♂ (v.p.), 1 ♀ (J.R.)	Hluboká nad Vltavou	vlastní pozorování, Jan Robovský
srnčík čínský (<i>Hydropotes inermis</i>)	1 ♂, 2 ♀	Zoo Berlin	Tobias Rahde
jelenec ušatý (<i>Odocoileus hemionus</i>)	nespecifikováno	nespecifikováno	Valerius Geist
jelenec běloocasý (<i>Odocoileus virginianus</i>)	nespecifikováno	nespecifikováno	Valerius Geist
jelenec pampový (<i>Ozotoceros bezoarticus</i>)	nespecifikováno	Zoo Berlin	Tobias Rahde
jelenec bahenní (<i>Blastocerus dichotomus</i>)	nespecifikováno	Zoo Berlin	Tobias Rahde
huemul severní (<i>Hippocamelus antisensis</i>)	1 ♀	Zoo Lima	Javier Barrio
puďu jižní (<i>Pudu puda</i>)	1 ♂; 1 ♂, 1 ♀	Liberec; Belfast	Jan Robovský
muntžak chocholatý (<i>Elaphodus cephalophus</i>)	1 ♂, 3 ♀; 1 ♂, 0 ♀; 0 ♂, 1 ♀ (mladá)	Tierpark Berlin; Wroclav; Liberec	Jan Robovský
muntžak malý (<i>Muntiacus reevesi</i>)	2 ♂, 2 ♀; 1 ♂, 1 ♀	Liberec; Plzeň	Lucie Pojerová, Jan Robovský
jelen barasinga (<i>Cervus duvauceli</i>)	1 ♂, 2 ♀; 1 ♂, 2 ♀	Wroclav; Zoo Berlin	Jan Robovský, Tobias Rahde
axis indický (<i>Axis axis</i>)	cca 2 ♂, 15 ♀	Ostrava	Michal Šafrán
axis vepří (<i>Axis porcinus</i>)	1 ♂, 1 ♀; 1 ♂, 2 ♀	Tierpark Berlin; Ostrava	Lucie Pojerová, Jan Robovský
daněk evropský (<i>Dama dama</i>)	1 ♂ (v.p.); 2 ♂	Hluboká nad Vltavou	vlastní pozorování, Jan Robovský
daněk mezopotámský (<i>Dama mesopotamica</i>)	1 ♂ slabě cvaká, 2 ♀ necvaká; 1 ♂ cvaká 6 ♀ necvaká; 5 ♂ necvaká, 3 ♂ necvakají	Wroclav; Tierpark Berlin, Ostrava; Hellabrunn	Jan Robovský
jelen lyrorohý (<i>Cervus eldi</i>)	2 ♂, 8 ♀	Praha	Lucie Pojerová
sambar skvrnitý (<i>Cervus alfredi</i>)	1 ♂, 4 ♀; 1 ♂, 2 ♀	Liberec; Wroclaw	Jan Robovský
sambar ostrovní (<i>Cervus timorensis</i>)	3 ♂, 4 ♀; 1 ♂, 3 ♀	Plzeň, Praha	Lucie Pojerová, Jan Robovský
sambar indický (<i>Cervus unicolor</i>)	2 ♂, 4 ♀ (<i>malaccensis</i>)	Tierpark Berlin	Jan Robovský
jelen wapiti (<i>Cervus canadensis</i>)	1 ♂, 2 ♀ (<i>nannodes</i>); 1 ♂, 6 ♀ a 1 ♂, 4 ♀ (<i>sibiricus</i>)	Plzeň; Brno; Ostrava	Jan Robovský
jelen sika (<i>Cervus nippon</i>)	1 ♂, 13 ♀ (neznámý směsný původ); 1 ♂, 9 ♀ a 1 ♂, 5 ♀ (<i>pseudaxis</i>)	Olomouc; Ústí; Ostrava	Jan Robovský

Tab. VI: Výsledky Tukeyho HSD testu pro 50% kvartil u soba karelského, červená čísla značí $p < 0,05$

Jedinec	{1}♂	{2}♀	{3}♀	{4}♀
1♂		0,905	0,008	0,856
2♀	0,904		0,137	0,610
3♀	0,008	0,137		0,024
4♀	0,856	0,610	0,024	

Tab. VII: Výsledky Tukeyho HSD testu pro 75% kvartil u soba karelského, červená čísla značí $p < 0,05$

Jedinec	{1}♂	{2}♀	{3}♀	{4}♀
1♂		0,929	0,001	0,999
2♀	0,929		0,007	0,953
3♀	0,001	0,007		0,023
4♀	0,999	0,953	0,023	

Tab. VIII: Výsledky Tukeyho HSD testu pro dominantní frekvenci u jelena bělohubého, červená čísla značí $p < 0,05$

Jedinec	{1} ♂	{2} ♀	{3} ♀	{4} ♀	{5} ♀	{6} ♂	{7} ♂
1 ♂		0,964	0,059	0,878	0,687	0,997	0,995
2 ♀	0,964		0,046	0,999	0,403	0,830	0,805
3 ♀	0,059	0,046		0,013	0,818	0,227	0,154
4 ♀	0,878	0,999	0,013		0,211	0,642	0,591
5 ♀	0,687	0,403	0,818	0,211		0,954	0,926
6 ♂	0,997	0,830	0,227	0,642	0,954		1,000
7 ♂	0,995	0,805	0,154	0,591	0,926	1,000	

Tab. IX: Výsledky Tukeyho HSD testu pro 25% kvartil u jelena bělohubého, červená čísla značí $p < 0,05$

Jedinec	{1} ♂	{2} ♀	{3} ♀	{4} ♀	{5} ♀	{6} ♂	{7} ♂
1 ♂		1,000	0,496	0,958	0,433	0,001	0,143
2 ♀	1,000		0,842	0,984	0,847	0,032	0,716
3 ♀	0,496	0,842		0,223	1,000	0,392	1,000
4 ♀	0,958	0,984	0,223		0,195	0,001	0,081
5 ♀	0,433	0,847	1,000	0,195		0,207	0,999
6 ♂	0,001	0,032	0,392	0,001	0,207		0,129
7 ♂	0,143	0,716	1,000	0,081	0,999	0,129	

Tab. X: Výsledky Tukeyho HSD testu pro 50% kvartil u jelena bělohubého, červená čísla značí $p < 0,05$

Jedinec	{1} ♂	{2} ♀	{3} ♀	{4} ♀	{5} ♀	{6} ♂	{7} ♂
1 ♂		0,901	0,999	0,865	0,646	0,001	0,034
2 ♀	0,901		0,967	0,427	1,000	0,198	0,991
3 ♀	0,999	0,967		0,863	0,886	0,001	0,266
4 ♀	0,865	0,427	0,863		0,178	0,001	0,010
5 ♀	0,646	1,000	0,886	0,178		0,020	0,953
6 ♂	0,001	0,198	0,001	0,001	0,020		0,093
7 ♂	0,034	0,991	0,266	0,010	0,953	0,093	

Tab. XI: Výsledky Tukeyho HSD testu pro 75% kvartil u jelena bělohubého, červená čísla značí $p < 0,05$

Jedinec	{1} ♂	{2} ♀	{3} ♀	{4} ♀	{5} ♀	{6} ♂	{7} ♂
1 ♂		0,999	1,000	0,225	0,628	0,349	0,691
2 ♀	0,999		0,999	0,360	0,978	0,930	0,994
3 ♀	1,000	0,999		0,374	0,782	0,577	0,858
4 ♀	0,225	0,360	0,374		0,009	0,002	0,008
5 ♀	0,628	0,978	0,782	0,009		0,999	0,999
6 ♂	0,349	0,930	0,577	0,002	0,999		0,991
7 ♂	0,691	0,994	0,858	0,008	0,999	0,991	