

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE
Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů
Katedra obecné zootechniky a etologie

**Ukončení březosti samic jelenovitých jako reakce na
potencionální samčí infanticidu**

teze ke státní doktorské zkoušce

Doktorand: Ing. Blanka Ledvinková
Školitel: Prof. Ing. Luděk Bartoš, DrSc.
Konzultant: RNDr. Jan Pluháček, Ph.D.

Praha 2017

Obsah

Obsah.....	1
Literární přehled	4
Úvod.....	4
Infanticida – stručný přehled hypotéz	5
Predační hypotéza	5
Hypotéza kompetice o zdroje	5
Vyhýbání se osvojení	6
Hypotéza samčí reprodukční strategie.....	6
Hypotéza neutrálního nebo patologického chování	7
Kontrastrategie proti infanticidě – stručný přehled hypotéz	8
Mateřská agresivita	8
Utváření obranných skupin	8
Teritorialita	9
Vyhýbání se infanticidám jedincům	9
Promiskuita samic.....	10
Blokování a přerušení březosti.....	10
Blokování a přerušení březosti jako reprodukční kontrastrategie samic a její souvislost s hypotézou samčí reprodukční strategie	11
Metodika	15
Cíl práce a hypotéza	15
Materiál a metodika	16
Výsledky	19
Srovnání reprodukce mezi druhy, u kterých se nikdy nevyskytoval cizí samec, s druhy, kde byl přítomný aspoň někdy cizí samec	19
Vliv přítomnosti cizího samce na reprodukci	19
Vliv věku samice na reprodukci.....	22
Vliv počtu předchozích mláďat samice na reprodukci	22
Srovnání reprodukce u jednotlivých druhů, u kterých došlo ke změně hlavního samce.....	23
Vliv přítomnosti cizího samce na reprodukci	23
Vliv věku samice na reprodukci.....	24

Vliv počtu předchozích mláďat samice na reprodukci	25
Vliv počtu samic v chovné skupině na reprodukci	25
Pravděpodobnost selhání reprodukce za situace, kdy cizí samec nebyl nikdy přítomen	26
Vliv věku samice na reprodukci.....	27
Vliv počtu samic v chovné skupině na reprodukci	27
Vliv počtu mláďat v chovné skupině na reprodukci	28
Shrnutí výsledků	29
Seznam použité literatury	32

Literární přehled

Úvod

Infanticida je pojem užívaný pro zabíjení mláďat. Tento fenomén byl popsán u celé řady bezobratlých i obratlovců (Hausfater a Hrdy, 1984; Elgar a Crespi, 1992; Parmigiani a vom Saal, 1994; Ebensperger, 1998; van Schaik a Janson, 2000).

Nejčastější vysvětlení tohoto jevu je zisk potravy v důsledku kanibalizmu nebo zisk některého z omezených zdrojů ať již potravy, nebo hnízdních míst, vyhnutí se poskytování péče nepříbuzným mláďatům, či zvýšení vlastní šance na rozmnožování, a tím i zvýšení vlastní reprodukční úspěšnosti (Hrdy, 1979; Hausfater a Hrdy, 1984).

V důsledku infanticidy dochází ke zvýšení reprodukční úspěšnosti infanticidního samce, ale současně za snížení rodičovské reprodukční úspěšnosti matky zabitého mláděte či mláďat. U samice tak dochází ke ztrátě energie vložené do již narozeného potomstva. To je důvodem, proč se vyvinuly antiinfanticidní strategie, které umožňují optimalizovat fitness ohrožených matek (Chapman a Hausfater, 1979; Hiraiwa-Hasegawa, 1988; van Noordwijk a van Schaik, 2000). Paří sem mateřská agresivita (Ostermeyer, 1983; Maestripieri, 1992), teritorialita (van Schaik a Dunbar, 1990; Wolff, 1993), utváření obranných skupin (Packer a Pusey, 1983a; Lewis a Pusey, 1997), vyhýbání se potencionálně nebezpečným jedincům (Packer a Pusey, 1983a), promiskuita (Hrdy, 1979), tzv. „Bruce efekt“ – blokování implantace (Bruce, 1959; 1960) a také přerušení březosti po implantaci (Bartoš et al., 2011; 2015, 2016).

Předpokládáme, že stejně jako u koně domácího (*Equus ferus caballus*) (Bartoš et al. 2011, 2015) a psa domácího (*Canis lupus familiaris*) (Bartoš et al. 2016), může nastat blokáda nebo přerušení březosti také u dalších druhů chovaných v zajetí. Naše práce je proto zaměřena na prokázání existence tohoto selhávání reprodukce u samic jelenovitých, chovaných v umělém, potencionálně infanticidním prostředí zoologických zahrad.

Infanticida – stručný přehled hypotéz

Predační hypotéza

Infanticida může být chápána jako mechanismus k získání potravy a nutriční zisk může ovlivňovat míru infanticidy. Predikce této hypotézy zahrnuje konzumaci zabitého mláděte infanticidám jedincem a míra kanibalizmu mláďat by měla být vyšší v době nedostatku potravy (Hrdy, 1979).

Zabití a pozření mláďat vlastního druhu bylo popsáno u samotářsky žijících druhů masožravců, mimo jiné u medvěda hnědého (*Ursus arctos*) (Olson, 1993), pumy americké (*Puma concolor*) (Lesowski, 1963), hyeny skvrnitě (*Crocuta crocuta*) (Kruuk, 1972), skunka pruhovaného (*Mephitis mephitis*) (Sargeant et al., 1982) a dalších.

Infanticida za účelem zisku potravy je významná také u mnoha hlodavců, přičemž kanibalismus je mnohem běžnější ze strany březích a kojících samic. Tato skutečnost je dávana do souvislosti s tím, že právě období březosti a především kojení je energeticky nejnáročnější (Bronson, 1989). Jako příklad uveďme psouna preriového (*Cynomys ludovicianus*) (Hoogland, 1995) a sysla veveřího (*Otospermophilus beecheyi*) (Trulio, 1996).

Hypotéza kompetice o zdroje

Infanticidy se mohou dopouštět jedinci z důvodů boje o zdroje, které jsou limitované (např. potrava, prostor pro rozmnožování, helpři). Hypotéza předpokládá, že k zabíjení mláďat dochází například z důvodů nedostatku potravy nebo vysoké populační hustoty (Hrdy, 1979).

Například kosman bělovousý (*Callithrix jacchus*) žije ve skupinách, kde podřízené samice pomáhají s výchovou a kojením dominantní samici, proto dochází k zabití mláďat subordinátních samic dominantní samicí. Mláďata dominantní samice tak získají přístup k limitovanému zdroji, jako je mléko a pečovatelka a dominantní samice tak zvyšuje svou reprodukční úspěšnost. Subordinátní samice vychovávají svá

mláďata jedině tehdy, pokud se jejich laktace nepřekrývá s časnou laktací dominantní samice (Digby, 1995).

Podobné chování bylo popsáno také u sociálně žijících masožravců, například u vlka indického (*Canis lupus pallipes*) (McLeod, 1990), u mangusty drobné (*Helogale parvula undulatus*) (Rasa, 1994) a dinga (*Canis lupus dingo*) (Corbett, 1988).

Vyhýbání se osvojení

Tato hypotéza předpokládá, že infanticidy se bude dopouštět především to pohlaví, které nese větší energetickou zátěž a primární náklady. Jedná se o strategii, jak se vyhnout energeticky náročné péči o nevlastní potomstvo na úkor vlastního. Základním předpokladem k platnosti této hypotézy je schopnost rozlišit vlastní potomky od cizích (Pierotti, 1991; Young a Clutton-Brock, 2006).

Jako příklad tohoto chování uveďme agresivní chování samic tuleně havajského (*Monachus schauinslandi*). V případě, že došlo k oddělení mláděte od matky, mládě se pokoušelo získat mléko od cizí samice, bylo napadeno a pokousáno (Bonness, 1990). Napadení mělo často za následek zlomení čelisti či lebky, což vedlo k úhynu mláděte (Le Boeuf a Briggs, 1977).

Agresivní chování je popisováno také u koní, kdy klisny obvykle odmítají kojit jiné než vlastní hříbě. Cizí hříbata jsou odháněna kopáním a kousáním, vzniklé poranění může mít za následek úhyn hříběte. Toto chování u klisen znesnadňuje a někdy zcela znemožňuje adopci osiřelého hříběte (Waring, 2003).

Hypotéza samčí reprodukční strategie

Tato hypotéza předpokládá, že infanticidní samec zabíjí jen nevlastní mláďata, zabitím mláděte dojde u nesezónně se rozmnožujících druhů ke zkrácení mezidobí u postižené matky, infanticidní samec je otcem následujícího potomstva dotčené matky (Hrdy, 1979; Sommer, 1994; van Schaik a Janson, 2000), u sezónně se rozmnožujících druhů ztráta mláděte v jedné sezóně zvyšuje reprodukční úspěšnost v následujícím reprodukčním období (Hausfater a Hrdy, 1984; Clutton-Brock et al., 1982; Bartoš a Madlafousek, 1994).

Infanticida je uplatňována převážně novými samci, kteří se po převzetí skupiny stanou novými partnery samic s mláďaty (Hrdy, 1974; Hrdy, 1979; Hausfater a Hrdy, 1984; Rumiz, 1990; Sommer, 1994), samci, kteří nově získají ve skupině status hlavního samce (Watts, 1989), nebo těmi samci, kteří se nově připojí ke skupině (Borries, 1997). Tato strategie se proto vyskytuje častěji u druhů, které žijí ve skupinách a kde si většinu reprodukčních příležitostí monopolizuje jen několik málo nejúspěšnějších samců (Lukas a Huchard, 2014).

Tento typ strategie byl popsán například u šimpanze učenlivého (*Pan troglodytes*) (Hamai et al., 1992), lva pustinného (*Panthera leo*) (Packer a Pusey, 1983a; 1983b; 1984), levharta skvrnitého (*Panthera pardus jarvisi*) (Bailey, 1993) atd. Zabití mláďete vede ke zkrácení mezidobí u postižené samice, samec má tak příležitost k páření a zplození vlastního potomstva a z toho plynoucí zvýšení vlastní fitness (Hrdy, 1974; Butynski, 1982; Sommer, 1987; 1994; Lukas a Huchard, 2014).

U sezónně reprodukcujících se druhů bylo takové chování pozorováno méně často v porovnání s druhy bez sezónní reprodukce (Lukas a Huchard, 2014). Prokázáno bylo například u Camargských koní domácích (Duncan, 1982), a také jelena evropského (*Cervus elaphus*) (Bartoš a Madlafousek, 1994). U sezónně reprodukčně aktivních druhů nedochází po ztrátě mláďete ke zkrácení mezidobí (Bartoš a Madlafousek, 1994; Lukas a Huchard, 2014), nicméně i zde se projeví výhoda pro infanticidního samce v podobě zlepšené kondice samice a z toho plynoucí zvýšená plodnost, po ztrátě mláďete v předchozí reprodukční sezóně se zvyšuje fertilita v sezóně následující (Hausfater a Hrdy, 1984), a je vyšší také porodní hmotnost příštího mláďete (Clutton-Brock et al., 1982).

Hypotéza neutrálního nebo patologického chování

Dalším vysvětlením tohoto jevu je, že se jedná o neutrální nebo patologické chování. Infanticida může mít ojedinělý výskyt, být důsledkem selekce jiného chování nebo být způsobena narušením sociálního či životního prostředí (Calhoun, 1962; Smith, 1974; Sussman et al., 1994).

Jako příklad infanticidy jako nonadaptivního chování uveďme boj harémových samců se subordinátními o samice u lachtana antarktického (*Arctocephalus gazella*) (Doidge

et al., 1984) a rypoše sloního (*Mirounga leonina*) (McCann, 1982). Během bojů o samice dochází k rozdrčení mláďat bojujícími samci.

Kontrastrategie proti infanticidě – stručný přehled hypotéz

Mateřská agresivita

Tato hypotéza předpokládá, že během laktace dochází u mnoha samic savců ke zvýšení agresivního chování, agresivita je zaměřena více na jedince, u kterých je pravděpodobnější útok na mláďata a míra agresivity by se měla zvyšovat s počtem kojených mláďat (Ostermeyer, 1983; Maestripieri, 1992).

U samic makaka červenolícího (*Macaca fuscata*) byla pozorována zvýšená agresivita vůči mladým samicím (Troisi et al., 1988). Zvýšená agresivita samic s mláďaty je dávana do souvislosti se snahou mladých dosud nerodících samic o osvojení si cizího mláděte za účelem „nácvičku“ mateřské péče (ibid.).

Dalším příkladem je rypouš severní (*Mirounga angustirostris*), u něhož bylo prokázáno, že u mláďat samic, které byly agresivnější a aktivní v obraně vůči cizím samicím, byla menší pravděpodobnost poranění a pokousání. Byla prokázána větší přežitelnost mláďat agresivních samic v porovnání s mláďaty neagresivních samic (McCann, 1982).

Utváření obranných skupin

Dalším způsobem, jak snížit riziko infanticidy je utvoření obranných skupin a spolupráce při ochraně mláďat. Základní predikce této hypotézy je, že se vzrůstajícím počtem ochránců se míra napadení a infanticidy snižuje (Packer a Pusey, 1983a; Lewis a Pusey, 1997).

U lva pustinného (*Panthera leo*), u něhož po převzetí vůdcovství nad smečkou lvic s mláďaty novým samcem nebo skupinou samců, dochází téměř vždy k infanticidě. Samice, které žijí ve skupině, jsou výrazně úspěšnější v obraně před skupinou cizích samců oproti těm samicím, které žijí soliterně. U skupiny samic žijící ve skupině 2 až

7 Ivic dochází méně často k výměně vůdčího samce či skupiny samců, a tedy i k infanticidě, oproti solitérním samicím (Packer et al., 1990).

Teritorialita

Samice mohou zvolit obranu teritoria proti všem příslušníkům vlastního druhu, u kterých hrozí riziko infanticidy. Míra tohoto chování by měla být přímo úměrná míře zranitelnosti potomstva, pravděpodobnost infanticidy by se měla snižovat se zvyšující se velikostí teritoria a místo, kde se mláďata zdržují, by mělo být ve středu teritoria, aby byla minimalizována možnost setkání s držitelem sousedního teritoria (van Schaik a Dunbar, 1990; Wolff, 1993). Míra teritoriality stoupá během březosti, dosahuje vrcholu po porodu a během laktace a snižuje se po odstavu, teritorialita bývá intenzivnější v blízkosti hnízdního místa a nižší na periferii teritoria (Maestripiere, 1992).

Jako příklad této kontrastrategie uveďme sysla Beldingova (*Urocyon beldingii*) (Sherman, 1980; 1981), u kterého samice brání teritorium proti samcům i samicím, od nichž hrozí infanticida. U sysla kolumbijského (*Urocyon columbianus*) páchají infanticidu samice, přesto samice s mláďaty brání vstupu do teritoria i samcům (Murie a Harris, 1994).

Vyhýbání se infanticidám jedincům

Samice mohou zvolit strategii vyhýbání se infanticidním jedincům a tím snížit riziko ztráty potomstva. Po změně vůdčího jedince ve skupině mohou samice s mláďaty zvolit například odchod ze skupiny a následování původního samce (Hrdy, 1977).

Po převzetí skupiny samic novým samcem bylo pozorováno, že některé samice hulmana posvátného tarajského (*Semnopithecus hector*) opustily původní skupinu a následovaly poraženého a vyhnaného samce (Hrdy, 1977). Podobné chování bylo popsáno i u lva pustinného, kdy samice po převzetí smečky novými samci, následovaly starší mláďata do nového areálu, nebo se staly potulnými (Packer a Pusey, 1983a) a později i u celé řady dalších druhů (Wolff a Macdonald, 2004; Lukas a Huchard, 2014).

Promiskuita samic

Tato strategie se zdá být vhodná za předpokladu, kdy samec nezabíjí mláďata těch samic, se kterými se pářil. Nejistota ohledně otcovství pak vede k tolerování mláďat (Hrdy, 1977; 1979; Wolff a Macdonald, 2004; Klemme a Ylonen, 2010; Lukas a Huchard, 2014). Pro tuto hypotézu by mělo dále platit, že promiskuita stoupá s rizikem infanticidy (Hrdy, 1979), mláďata promiskuitních samic budou méně napadána oproti mláďatům nepromiskuitních samic (Agoramoorthy a Rudran, 1995).

U sociálně žijících druhů, kde si jeden nebo několik málo samců monopolizuje většinu reprodukčních příležitostí, je toto promiskuitní chování považováno za úspěšnou prevenci infanticidy (Lukas a Huchard, 2014).

U vřešťanů rezavých (*Alouatta seniculus*) bylo zaznamenáno, že sexuální aktivita samic po převzetí skupiny novým samcem vzrostla. Mláďata těch samic, které přes březost kopulovaly s novým vůdcem, nebyla napadána a přežila. Naproti tomu mláďata těch samic, které s novým samcem nekopulovaly, jím byla napadána a zabita (Agoramoorthy a Rudran, 1995).

Promiskuitní chování bylo popsáno také u koní, kdy březí klisny po návratu do domovské stáje vykazovaly zvýšenou sexuální aktivitu s domácími hřebci a valachy (Bartoš et al., 2011).

Blokování a přerušení březosti

Hypotéza blokování březosti (též nazývaná Bruce efekt) a přerušení březosti (Bartoš et al., 2011, 2016; Stehn a Richmond, 1975; Kenney et al., 1977; Schadler, 1981), předpokládá přímou úměru mezi četností ukončení březosti a mírou rizika infanticidy. V podmínkách podobného rizika infanticidy, samice, která přeruší březost, odchová víc mláďat, než ta samice, která březost neukončí (Hrdy, 1979).

Možnost výskytu této kontrastrategie u samic jelenovitých je předmětem našeho výzkumu, proto se na ni v této rešerši zaměřuji detailněji.

Blokování a přerušení březosti jako reprodukční kontrastrategie samic a její souvislost s hypotézou samčí reprodukční strategie

Blokování (pregnancy block) a přerušení březosti (pregnancy disruption) chápeme jako reprodukční strategii samic, které ukončením březosti snižují své energetické výdaje do potomstva, které by bylo s velkou pravděpodobností zabito. Hypotéza blokování (též Bruce efekt) a přerušení březosti předpokládá, že se zvyšujícím se rizikem infanticidy stoupá četnost blokování či přerušení březosti samicemi. Za podobného rizika infanticidy mláďat, samice, která blokuje březost, odchová víc mláďat, než ta samice, která březost neukončí (Hrdy, 1979; Ebensperger, 1998).

Tato kontrastrategie je dáována do souvislosti s hypotézou samčí reprodukční strategie (The sexual selection hypothesis). Samčí reprodukční strategie předpokládá, že zabitím nepříbuzného potomka získává infanticidní samec reprodukční výhodu.

U nesezónně se rozmnožujících druhů se zvyšuje šance takového samce na zplození potomstva a to díky zkrácení mezidobí u samice, která přišla o mláďata (Hrdy, 1979; Hausfater a Hrdy, 1984; Sommer, 1994; van Schaik a Janson, 2000).

U sezónně reprodukcujících se druhů, mezi které patří i jelenovití, bylo takové chování pozorováno méně často v porovnání s druhy bez sezónní reprodukce (Lukas a Huchard, 2014). Reprodukční výhoda u těchto druhů spočívá ve zlepšení fertility a kondice u samice, která přišla o mláďe a ukončila tak laktaci. Takto ušetřenou energii může samice v následujícím roce investovat do dalšího potomstva (Hausfater a Hrdy, 1984; Bartoš a Madlafousek, 1994).

U sociálně žijících druhů si nejúspěšnější samec monopolizuje většinu reprodukčních příležitostí. Infanticida byla páchána tím samcem, který se stal novým „majitelem“ skupiny chovných samic a to krátce po převzetí vůdcovství (Hrdy, 1979; Hausfater a Hrdy, 1984; Sommer, 1994).

U druhů, kde byla pozorována infanticida, byl alfa samec otcem dvou třetin mláďat. Naproti tomu u těch druhů, u kterých infanticida pozorována nebyla, byl alfa samec otcem jen asi třetiny mláďat (Lukas a Huchard, 2014). Vzhledem k tomu, že u druhů, kde došlo k infanticidě, si dominantní postavení udržel samce jen dvě mezidobí

(Lukas a Huchard, 2014), je pro jeho reprodukční úspěšnost výhodné chovat se infanticidně.

Převážná většina popsanych případů infanticidy se týká druhů, které nejsou sezónními z pohledu reprodukce (Hausfater a Hrdy, 1984). Lukas a Huchard (2014) ve své práci uvádějí, že z podkladů o 97 druzích s nesezónní reprodukcí vyplývá, že se infanticida vyskytovala u 76 % druhů. U takových druhů dochází po ztrátě mláďat k urychlení nástupu říje, infanticidní samec má tak po relativně krátké době příležitost k páření a zplození vlastního potomstva s postiženou samicí (Hausfater a Hrdy, 1984).

Skutečnost, že po ztrátě mláďat zkracují samice nesezónně se rozmnožujících druhů mezidobí, byla doložena pozorováními. U samic, které ztratily mláďata, bylo mezidobí prokazatelně kratší v porovnání se samicemi, jejichž mláďata přežila (Hrdy, 1974; Butynski, 1982; Sommer, 1987; 1994). Jako příklad uveďme výsledky terénního výzkumu u lva pustinného (*Panthera leo*), kdy po převzetí vůdcovství nad skupinou lvic s mláďaty novou skupinou samců, došlo v důsledku infanticidy ke zkrácení mezidobí o 8 měsíců (Packer a Pusey, 1983a; 1983b; 1984).

Naproti tomu u sezónních druhů, mezi které patří i většina jelenovitých, nedochází v krátké době k nástupu nové říje. Samice těchto druhů říjí každoročně ve stejném období. Sezónní reprodukci definujeme, jako průměrné období od porodu do porodu v délce 360 až 370 dní (Lukas a Huchard, 2014). U těchto druhů, u nichž byla infanticida popsána u 28 % ze 134 studovaných druhů (Lukas a Huchard, 2014), je také zřejmá reprodukční výhoda pro infanticidního samce v podobě zvýšené plodnosti samice v následující reprodukčním období (Hausfater a Hrdy, 1984). Dalším reprodukčním benefitem tohoto chování může být skutečnost, že v důsledku infanticidy dojde k předčasnému ukončení laktace, tím se zvyšuje kondice samice a následující mláďata těchto samic mají větší přežitelnost (Clutton-Brock et al., 1982; Bartoš a Madlafousek, 1994).

Jako příklad výskytu infanticidy u druhů s výhradně sezónním rozmnožováním uveďme výsledky výzkumu u jelena evropského (*Cervus elaphus*). Ve své studii Bartoš a Madlafousek (1994) porovnávali četnost úmrtí mezi skupinou, kde byl stejný alfa samec v době říje a během porodů, se skupinou, v níž došlo v období od ukončení říje do období porodů ke změně alfa samce. Byl prokázán významný rozdíl

mezi skupinami v úmrtnosti mláďat. Ve skupině v níž došlo ke změně hlavního samce, byla zjištěna signifikantně vyšší úmrtnost (Bartoš a Madlafousek, 1994). Dále byla u skupiny, kde došlo ke změně alfa samce, zjištěna tendence ke zlepšení reprodukce v následujícím rozmnožovacím období, nicméně rozdíl mezi skupinami nebyl statisticky významný (ibid.). Rozdíl v úmrtnosti mezi skupinami je dáván do souvislosti se zvýšením reprodukční úspěšnosti nového samce a to především z důvodů zlepšení kondice samice. Lepší kondice je důsledkem ukončení laktace a tím ušetření energie pro další reprodukční období (Clutton-Brock et al., 1982), nekojící samice mají vyšší reprodukční úspěšnost, laktace má vliv i na přežitelnost příštích mláďat, mláďata narozená v následujícím reprodukčním období mají vyšší porodní hmotnost (ibid.), laktající samice zabřeznou průměrně o týden později oproti nekojícím (Clutton-Brock a Albon, 1989) a později narozená mláďata mohou mít v důsledku zimního období nižší přežitelnost (Bartoš a kol., 1989).

Jako jakousi protiváhou k infanticidě je u samic jednou z možných adaptací blokáda březosti, tedy jev, kdy po páření nedojde k implantaci zárodku. Tento jev byl prvně studován u myši (*Mus musculus*) (Bruce, 1959; 1960). Inbrední samice byly připouštěny inbredními samci, pak byli tito samci odebráni a nahrazeni cizími samci. Pocházel-li nový samec z volné přírody, došlo k přerušení březosti v 71%, cizí inbrední samec vyvolal potrat v 28% a u cizího inbredního kastrovaného samce to bylo 26%. U těch samic, u kterých nedošlo ke změně samce a zůstaly se stejným samcem, nebo u těch, které byly v kleci s jinými samicemi, nedošlo k blokování nebo k přerušení březosti (Bruce, 1959; 1960). Setká-li se samice krátce po připuštění s cizím samcem, nebo je vystavena jeho pachu, nedochází k implantaci zárodků a během týdne nastupuje nová fáze estru (Parkes a Bruce, 1961). Na samčí chemické signály, které potraty způsobují, jsou samice myši citlivé jen 4 až 5 dní po páření, což je doba předcházející implantaci blastocystu (Parkes a Bruce, 1961).

Po implantaci bylo přerušení březosti popsáno například u masožravců (Bartoš et al., 2016), primátů (Agoramoorthy et al., 1988) či kopytníků (Berger, 1983; Bartoš et al., 2011; 2015).

Přerušení březosti jako reprodukční strategie klisen byla prokázána v práci Bartoše et al. (2011). Byly porovnány dvě skupiny klisen, jedna skupina byla složena z klisen, které zabřezly s hřebcem, se kterým byly ustájeny ve stejné stáji či výběhu. Druhá skupina obsahovala klisny, které byly za účelem připuštění převezeny do cizí stáje a

po potvrzení březosti byly přepraveny zpět do domovské stáje, ve které byl jeden či více samců (hřebci či valaši). U této druhé skupiny došlo k přerušení březosti v průměru ve 31%, naproti tomu z klisen, které byly březí po domácím hřebci, nedošlo k přerušení březosti u žádné. Další zajímavý výsledek této studie je, že klisny, které měly po návratu do domovské stáje možnost být v přímém kontaktu s hřebci či valachy (např. ve společném výběhu) ukončily březost v 22%, naproti tomu, klisny, které neměly možnost přímého kontaktu a byly drženy např. ve vedlejším výběhu, přerušily graviditu dokonce v 54% (Bartoš et al., 2011). Tento významný rozdíl mezi klisnami, které měly možnost po návratu do domovské stáje být v přímém kontaktu s domácím hřebcem nebo valachem, oproti těm, které neměly možnost přímého kontaktu, byl dán do souvislosti s výše popsanou infanticidní kontrastrategií, kdy má samice možnost zmást svým promiskuitním chováním samce ohledně možného otcovství a tato nejistota vede k tolerování mláďat promiskuitních samic (van Noordwijk a van Schaik, 2000; Morehead et al. 2002; Lukas a Huchard, 2014).

Metodika

Cíl práce a hypotéza

Na základě dat, poskytnutých kurátory chovů jelenovitých v zoologických zahradách v ČR, jsme si stanovili za cíl prokázání existence přerušení březosti jako antiinfanticidní strategie samic.

Předpokládáme, že jednou z možných strategií, jak se mohou samice jelenovitých bránit infanticidě, je ukončení březosti po předchozím samci za situace, kdy by bylo mládě po narození vystaveno velkému riziku infanticidy ze strany nově příchozího samce. Tato situace nastává v chovech především po změně hlavního (plemenného) samce. Vzhledem k dosud publikovaným případům ukončení březosti v důsledku zvýšeného rizika infanticidy, předpokládáme výskyt stejného jevu také u samic jelenovitých.

Na základě výše uvedeného jsme stanovili následující hypotézu:

Samice jelenovitých, které zabřeznou s jedním samcem, a samec je ve výběhu nahrazen jiným dospělým samcem, který není otcem jejich zárodku, vykáže signifikantně vyšší selhání reprodukce nebo dosažení potratu, než samice, která zabřezne se samcem, se kterým sdílí prostředí až do porodu.

Materiál a metodika

Analyzovali jsme chovatelské záznamy (Obr. 1), které nám poskytli kurátoři chovů v ZOO Olomouc, Ostrava, Plzeň, Praha a Ústí nad Labem.

<i>Elaphurus davidianus</i>				<i>jelen milu</i>					
								RDB: CR	
č.	sex	datum přírůstku	způsob a odkud	ARKS	datum úbytku	čip	vrub	č. plem. knihy	
		datum narození	kde	otec x matka	způsob a kam	kroužek	odchov	jméno	
60	F			201029					
		03.04.2001	LUrůžová OST55	10 x 26					
62	M	02.08.2001	koupě ZOO Praha	201030		0005FDACAA			
		04.04.2000	vrub SD59	x					
70	F	10.11.2005	ar Zoopark Chomut	205047					
		01.05.2005	LU malá kulatá z	x					
73	F	05.12.2006	ponace z Zoo Wrock	206059					
		09.04.2006	6899283	x					
79	F	27.03.2009	výměna Zoo Brno	207375					
		09.04.2008	bílá	x					
89	F			208797					
		07.05.2012	OST78 LU modrá	62 x 70			rodiče		
91	F			209148					
		04.04.2013	OST80 LU červená	62 x 60			rodiče		
92	F			209178					
		06.05.2013	LPU zelená OST81	62 x 73			rodiče		
93	M			209285					
		03.07.2013	PU černá OST82	62 x 79			rodiče		

Obr. č. 1. Ukázka chovatelská evidence jelena milu

Ze zoologické zahrady Ostrava nám poskytl J. Pluháček evidenci za tyto druhy: jelen milu (*Elaphurus davidianus*), jelen západní (*Cervus elaphus hippelaphus*), jelen lyrorohý (*Cervus eldii*), jelenec běloocasý (*Odocoileus virginianus*), muntžak malý (*Muntiacus reevesi reevesi*), sika Dybovského (*Cervus nippon dybowski*), sika vietnamský (*Cervus nippon pseudaxis*), wapiti americký (*Cervus canadensis*) a wapiti sibiřský (*Cervus elaphus sibiricus*).

J. Konáš ze ZOO Plzeň poskytl záznamy za druhy: wapiti zakrslý (*Cervus elaphus nannodes*) a sambar ostrovní (*Cervus timorensis*).

Za ZOO Olomouc nám J. Vokurková poskytla data za druhy: daněk evropský (*Dama dama*), jelen evropský (*Cervus elaphus*), los evropský (*Alces alces alces*), sika (*Cervus nippon*), sob (*Rangifer tarandus*) a wapiti sibiřský (*Cervus elaphus sibiricus*).

Pražská ZOO nám prostřednictvím B. Dobiášové a Z. Šiši poskytla podklady za druhy: jelen milu (*Elaphurus davidianus*), jelen lyrorohý (*Cervus eldi*), los evropský (*Alces alces alces*), sob (*Rangifer tarandus*) a wapiti manitobský (*Cervus elaphus manitobensis*).

Zoologická zahrada z Ústí nad Labem nám dala k dispozici evidenci těchto druhů: jelen bělohubý (*Przewalskium albirostris*) a sika vietnamský (*Cervus nippon pseudaxis*).

Z těchto ZOO jsme za 16 chovaných druhů získali celkem 24 historických přehledů o 316 samicích, které obsahovaly data o 2228 ročních reprodukčních výsledcích samic.

Záznamy poskytly informace o úbytcích a přírůstcích ve stavu chovaných zvířat, o počtu a věku samců a samic ve skupině a počtu narozených mláďat v každém kalendářním roce. Ze záznamů se bohužel nedá zjistit důvod selhání reprodukce nebo úhynu mláďat. Nelze z nich vyčíst ani žádné informace o sociálních interakcích uvnitř skupiny.

Data jsme analyzovali s použitím zobecněného lineárního smíšeného modelu (GLMM, PROCGLIMMIX pro binární data, SAS verze 9.4) s binární závisle proměnnou Reprodukce (Reprodukce Ano/Ne) s tím, že byla modelována pravděpodobnost, že reprodukce selže (Reprodukce = Ne). U námi zkoumaných druhů nedochází ke zjišťování březosti laní, proto jsme jako selhání reprodukce definovali situaci, kdy pohlavně dospělé samice neporodí v druhově specifickém období kladení. Rozložení dat bylo posouzeno s použitím vizuální inspekce reziduí za použití PLOTS=PEARSONPANEL.

Pevné efekty a prediktory byly: věk matky (1 – 20 let) v logaritmové transformaci, počet samic ve skupině (1 – 11 jedinců), počet přítomných mláďat (0 – 13 jedinců),

počet mláďat, které konkrétní samice dosud porodila (0 – 13 jedinců). Kategoriální proměnné byly: druh (daněk evropský, jelen bělohubý, jelen evropský, jelen lyrorohý, jelen milu, jelenec běloocasý, los, muntžak malý, sambar ostrovní, sika dybovského, sika vietnamský, sob, wapiti, wapiti kalifornský, wapiti manitobský, wapiti sibiřský), skupiny druhů (druhy, u kterých v daném období nebyl přítomný daný samec nikdy / druhy, u kterých alespoň někdy byl přítomen cizí samec), zoologická zahrada (ZOO Olomouc, Ostrava, Plzeň, Praha a Ústí nad Labem).

Model GLMM byl konstruován tak, aby byly z finálního modelu vypuštěny faktory, které nedosáhly hladiny významnosti $P > 0,05$. Při optimalizaci ve složení modelu jsme používali „Fit Statistics“ v podobě kritérií AIC, AICC, BIC, vše v módu, čím menší hodnota, tím lépe. Abychom se vyrovnali s opakovaným měřením na stejných jedincích, použili jsme nejdříve jako náhodný efekt kód samice (kód samice v rámci konkrétní ZOO). Takto sestavený model nekonvergoval, proto jsme použili doporučený postup a použili jsme odlišnou metodu (Method=QUAD) se subject=samice(ZOO). Pro rozdíly mezi kategoriemi v rámci kategoriálních proměnných jsme použili výpočet šance (ODDSRATIO) (Stokes et al., 2012), pro vyjádření rozdílu mezi kategoriemi jsme použili průměr nejmenších čtverců (LSMESANS). Rozdíly v rámci kategoriálních proměnných byly hodnoceny hodnotou T při adjunkci na mnohonásobná srovnání podle Tukey-Kramera.

Výsledky

Srovnání reprodukce mezi druhy, u kterých se nikdy nevyskytoval cizí samec, s druhy, kde byl přítomný aspoň někdy cizí samec

V tomto modelu jsme porovnávali rozdíl v úspěšnosti reprodukce mezi druhy, kde se aspoň někdy vyskytoval cizí samec, s těmi druhy, kde nebyl cizí samec nikdy přítomen. Testovali jsme předpoklad, jakým způsobem a do jaké míry se z hlediska reprodukce projeví přítomnost cizího samce. Dále jsme zjišťovali, které další faktory a jakým způsobem reprodukci ovlivňují.

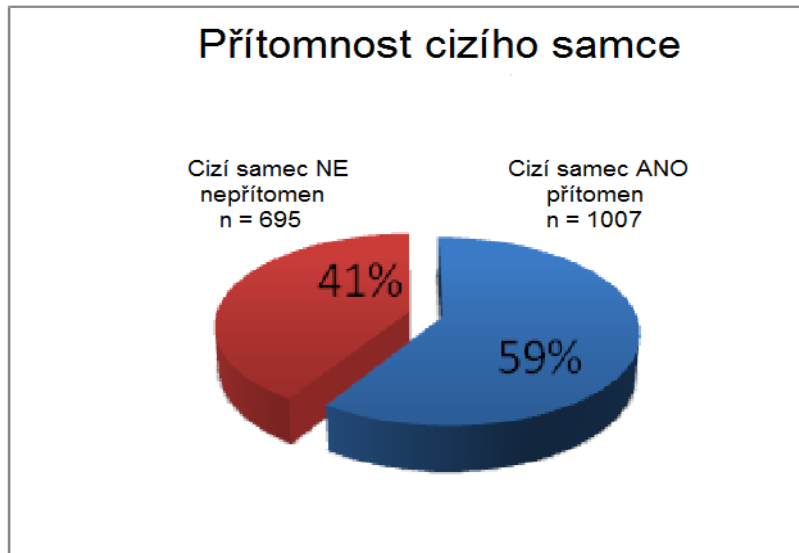
Celkem bylo do tohoto modelu zahrnuto 16 druhů, přičemž u 10 druhů byl cizí samec aspoň někdy přítomen a u 6 druhů nebyl cizí samec nikdy přítomen. Záznamy pocházely z 5 zoologických zahrad a týkaly se 105 samic. Pro závisle proměnnou Reprodukce (Reprodukce Ano/Ne) byla modelována pravděpodobnost, že reprodukce selže (Reprodukce = Ne).

Výsledkem GLMM bylo, že závisle proměnnou Reprodukce ovlivňovaly 3 faktory:

- přítomnost/nepřítomnost cizího samce ($F_{(1,1058)} = 25,48$, $P < 0,001$);
- věk samice ($F_{(1,1058)} = 28,86$, $P < 0,001$);
- počet mláďat, která daná samice dosud porodila ($F_{(1,1058)} = 15,34$, $P < 0,001$).

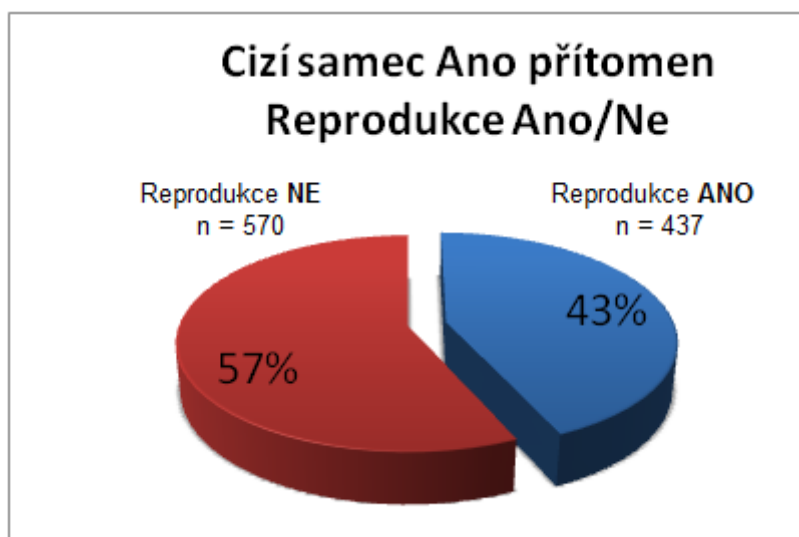
Vliv přítomnosti cizího samce na reprodukci

V chovatelských záznamech, které jsme analyzovali, bylo více případů, kdy byl alespoň někdy přítomen cizí samec (Graf č.1).

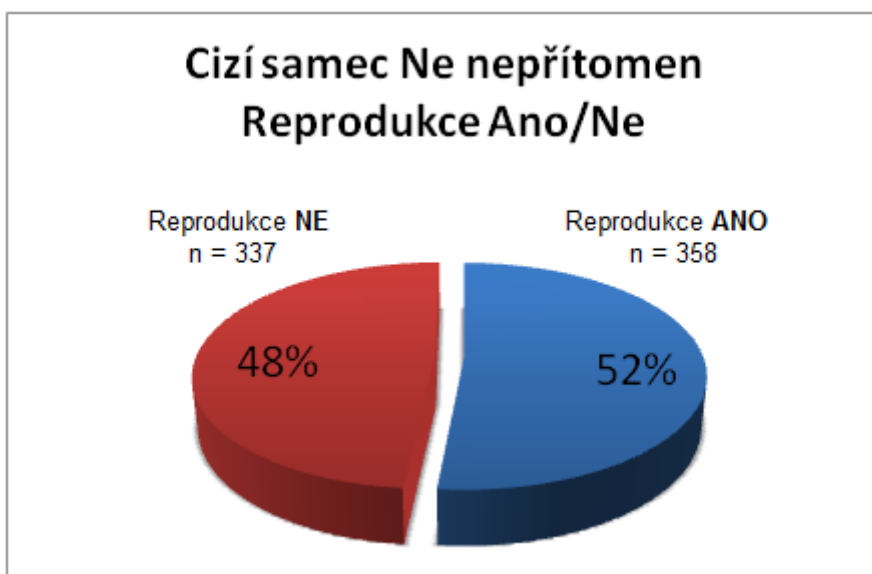


Graf č. 1. Přítomnost cizího samec – procentuální vyjádření četnosti

Grafy č. 2 a 3 znázorňují výsledek dvou námi sledovaných situací. V grafu č. 2 je znázorněna skupina druhů, u kterých byl cizí samec alespoň někdy přítomen. V grafu č. 3 jsou znázorněny ty druhy, u kterých nebyl cizí samec přítomen. Porovnání obou grafů naznačilo, že u druhů, kde byl přítomný cizí samec, bylo selhání reprodukce o 9% vyšší.

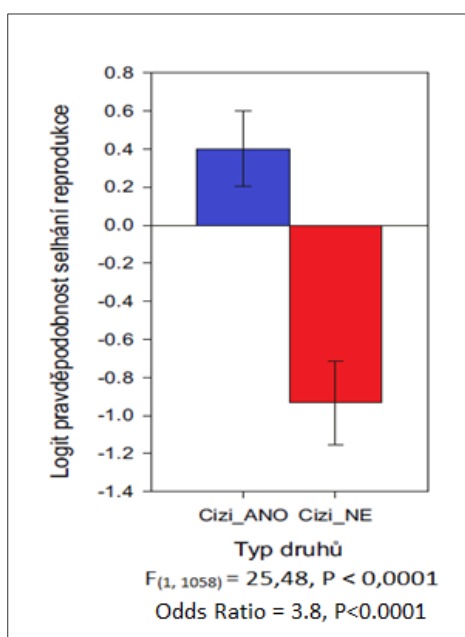


Graf č. 2. Cizí samce ANO – přítomen. Procentuální vyjádření úspěšnosti reprodukce za situace, kdy byl přítomen aspoň někdy cizí samec



Graf č. 3. Cizí samce NE – nepřítomen. Procentuální vyjádření úspěšnosti reprodukce za situace, kdy nebyl nikdy přítomen cizí samec

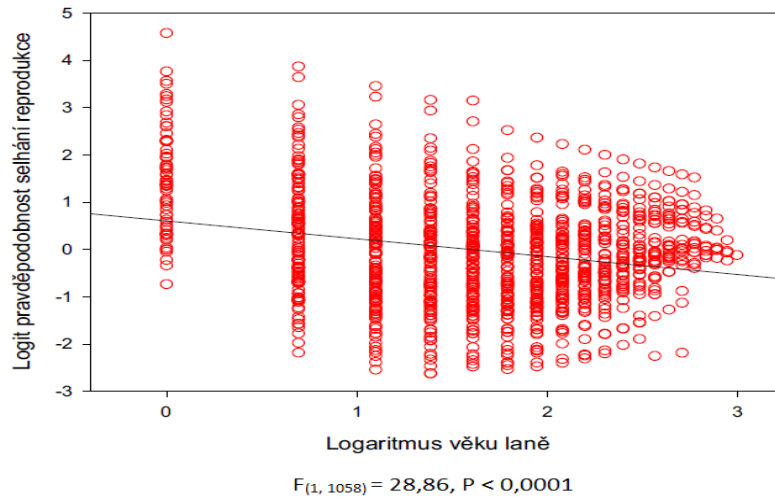
K vyjádření rozdílu mezi kategoriemi jsme použili průměr nejmenších čtverců (LSMESANS). Pro stanovení rozdílu mezi kategoriemi v rámci kategoriálních proměnných jsme použili výpočet šance (ODDS RATIO) (Stokes et al., 2012).



Graf č. 4. Grafické vyjádření pravděpodobnosti selhání reprodukce jelenovitých ve vztahu k přítomnosti/nepřítomnosti cizího samce

Byl-li přítomen cizí samec, byla pravděpodobnost selhání reprodukce statisticky skoro 4x krát vyšší oproti druhům, kde cizí samec nebyl přítomen (odds ratio=3,8, $P < 0.001$). Výsledek je v souladu s hypotézou, kterou jsme testovali.

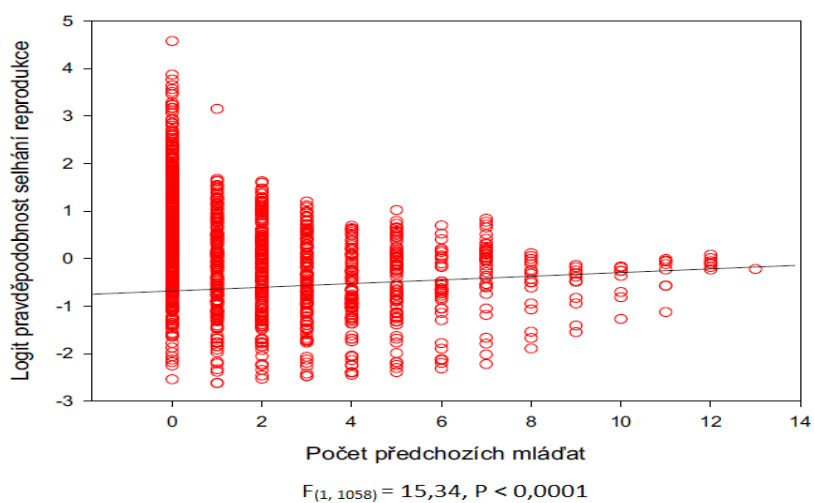
Vliv věku samice na reprodukci



Graf č. 5. Grafické vyjádření pravděpodobnosti selhání reprodukce ve vztahu k věku samice

Průběh grafu ukazuje, že čím starší byla samice, tím menší byla pravděpodobnost selhání její reprodukce.

Vliv počtu předchozích mláďat samice na reprodukci



Graf č. 6. Grafické vyjádření pravděpodobnosti selhání reprodukce ve vztahu k počtu předchozích mláďat samice

Průběh grafu ukazuje, že čím vyšší počet předchozích mláďat samice porodila, tím větší byla pravděpodobnost selhání reprodukce.

Srovnání reprodukce u jednotlivých druhů, u kterých došlo ke změně hlavního samce

V tomto modelu jsme porovnávali rozdíl v úspěšnosti reprodukce uvnitř druhů v období, kdy došlo ke změně hlavního samce, oproti období, kdy ke změně hlavního samce došlo. Testovali jsme, zda a jakým způsobem se z hlediska reprodukce projeví změna hlavního samce. Dále jsme zjišťovali, které další faktory a jakým způsobem reprodukci v těchto situacích ovlivňují.

Celkem byly do tohoto modelu zahrnuty 4 druhy (daněk evropský, jelen bělohubý, jelen evropský a jelen milu), k dispozici bylo 437 případů, z čehož ve 175 případech reprodukce selhala a v 262 případech byla reprodukce úspěšná. Záznamy pocházely ze 4 zoologických zahrad (ZOO Ostrava, Plzeň, Praha a Ústí nad Labem). Pro závisle proměnnou Reprodukce (Reprodukce Ano/Ne) byla modelována pravděpodobnost, že reprodukce selže (Reprodukce = Ne).

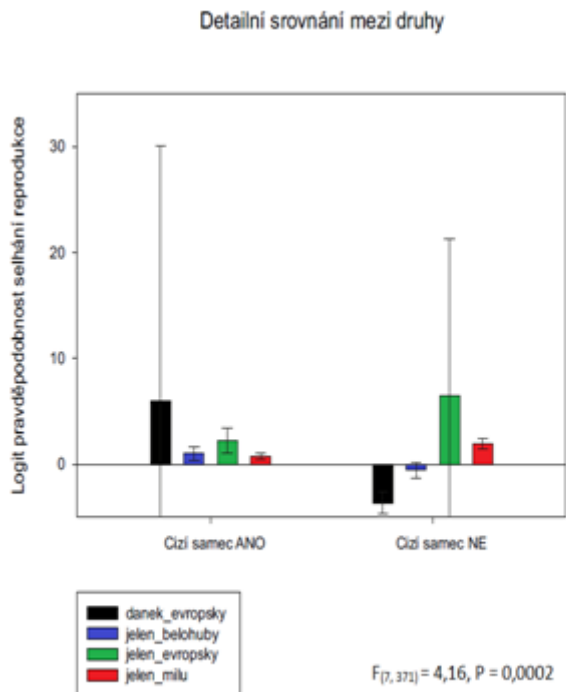
Výsledkem GLMM bylo, že závisle proměnnou Reprodukce ovlivňovaly 4 faktory:

- cizí samec nestován do druhu ($F_{(7,371)} = 4,16$, $P = 0,0002$);
- věk samice ($F_{(1,371)} = 27,44$, $P < 0,001$);
- počet předchozích mláďat u samice ($F_{(1,371)} = 22,35$, $P < 0,001$);
- počet samic ve skupině ($F_{(1,371)} = 6,94$, $P = 0,0088$).

Vliv přítomnosti cizího samce na reprodukci

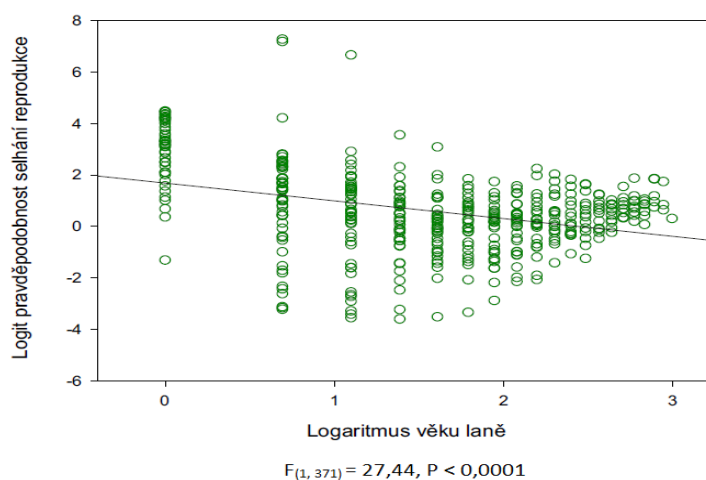
K vyjádření rozdílu mezi kategoriemi jsme použili průměr nejmenších čtverců (LSMESANS). Pravděpodobnost selhání reprodukce v přítomnosti cizího samce je výrazně vyšší u daňka evropského a jelena bělohubého, u obou byl naznačen rozdíl ve prospěch hypotézy, zatímco u jelena evropského a jelena milu tomu bylo naopak.

Ačkoli byl vliv rozdělení do skupin v rámci jednotlivých druhů vysoce signifikantní, detailní rozdíly mezi oběma situacemi nedosáhly ani u jednoho druhu hladiny významnosti.



Graf č. 7. Grafické vyjádření pravděpodobnosti selhání reprodukce uvnitř druhů ve vztahu k přítomnosti/nepřítomnosti cizího samce

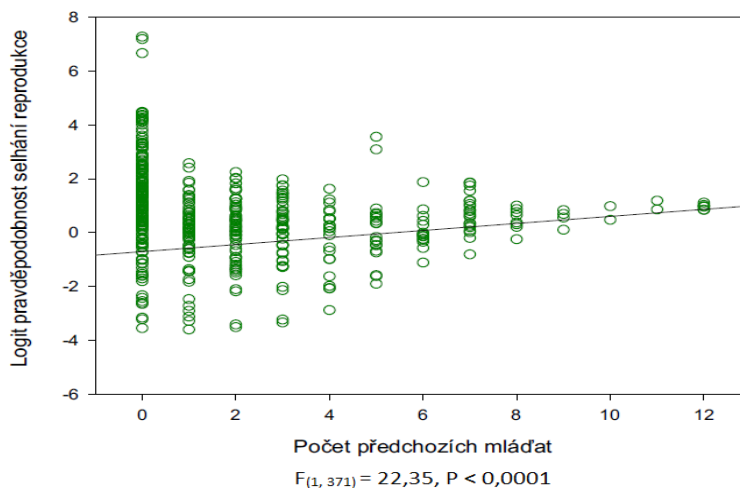
Vliv věku samice na reprodukci



Graf č. 8. Grafické vyjádření pravděpodobnosti selhání reprodukce ve vztahu k věku samice

Průběh grafu ukazuje, že se vzrůstajícím věkem samice byla tendence k snižování pravděpodobnosti selhání reprodukce.

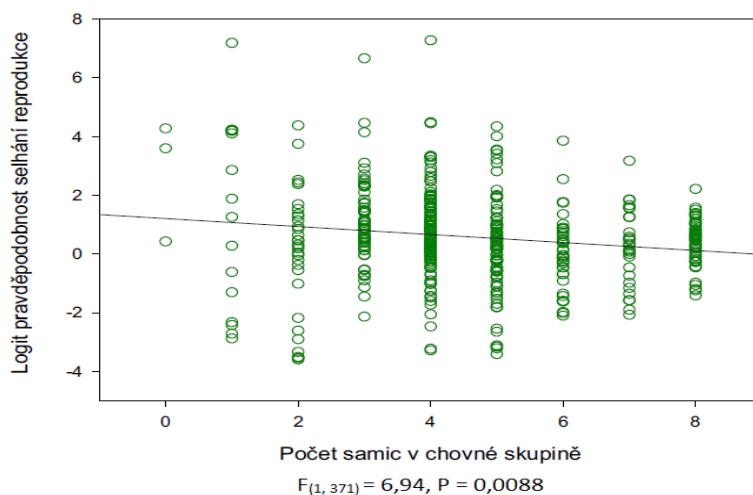
Vliv počtu předchozích mláďat samice na reprodukci



Graf č. 9. Grafické vyjádření pravděpodobnosti selhání reprodukce ve vztahu k počtu předchozích mláďat samice

Průběh grafu ukazuje, že s rostoucím počtem předchozích mláďat byla tendence ke zvyšování pravděpodobnosti selhání reprodukce.

Vliv počtu samic v chovné skupině na reprodukci



Graf č. 10. Grafické vyjádření pravděpodobnosti selhání reprodukce ve vztahu k počtu samic v chovné skupině

Průběh grafu ukazuje, že se vzrůstajícím počtem samic ve skupině byla tendence ke snižování pravděpodobnosti selhání reprodukce.

Pravděpodobnost selhání reprodukce za situace, kdy cizí samec nebyl nikdy přítomen

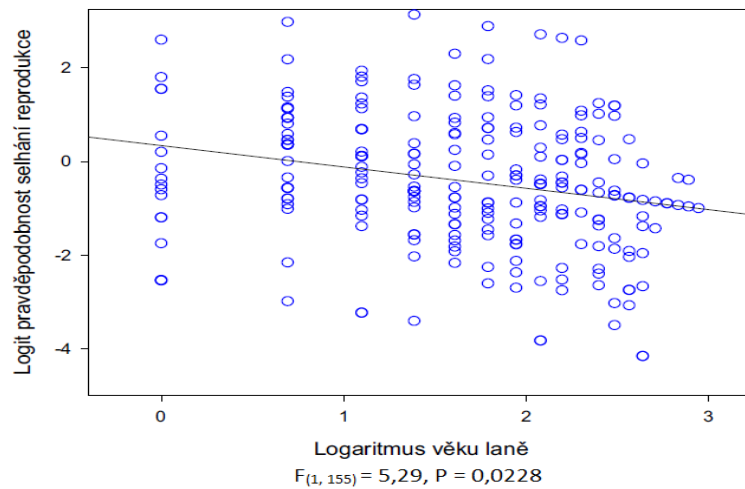
V tomto modelu jsme opět pro závisle proměnnou Reprodukce (Reprodukce Ano/Ne) modelovali pravděpodobnost, že reprodukce selže (Reprodukce Ne) za situace, kdy v chovné skupině nebyl v průběhu březosti sledovaných samic přítomný cizí samec. Testovali jsme, jaká je pravděpodobnost úspěšné reprodukce, za situace, kdy je prostředí stabilní v tom smyslu, že nedošlo ke změně hlavního samce. Dále jsme zjišťovali, které další faktory a jakým způsobem reprodukci v těchto podmínkách ovlivňují.

Celkem bylo do tohoto modelu zahrnuto 6 druhů (muntžak malý, jelen lyrorohý, sambar ostrovní, sika vietnamský, wapiti kalifornský a wapiti manitobský), k dispozici bylo 189 reprodukčních záznamů, z čehož v 85 případech (45%) reprodukce selhala a ve 104 případech (55%) byla reprodukce úspěšná. Záznamy pocházely ze 4 zoologických zahrad (ZOO Ostrava, Plzeň, Praha a Ústí nad Labem).

Výsledkem GLMM bylo, že závisle proměnnou Reprodukce ovlivňovaly 3 faktory:

- věk samice ($F_{(1,155)} = 5,29$, $P = 0,0228$);
- počet samic ve skupině ($F_{(1,155)} = 29,59$, $P < 0,001$);
- počet mláďat ve skupině ($F_{(1,155)} = 26,40$, $P < 0,001$).

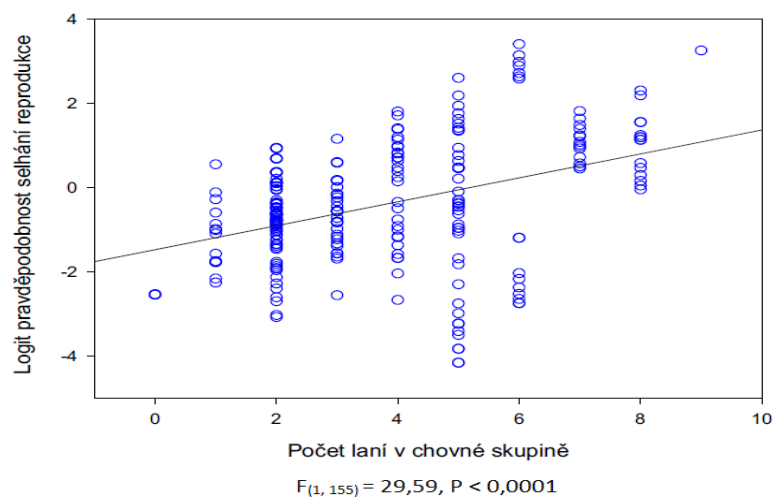
Vliv věku samice na reprodukci



Graf č. 11. Grafické vyjádření pravděpodobnosti selhání reprodukce ve vztahu k věku samice

Průběh grafu ukazuje, že se vzrůstajícím věkem samice byla tendence k snižování pravděpodobnosti selhání reprodukce.

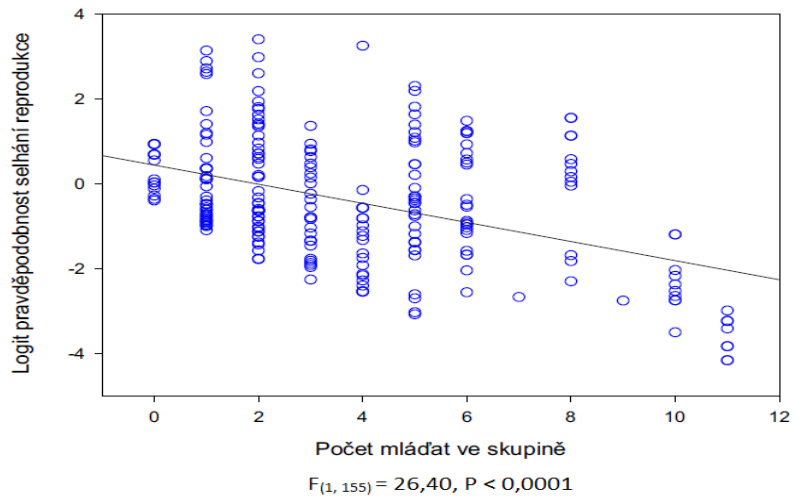
Vliv počtu samic v chovné skupině na reprodukci



Graf č. 12. Grafické vyjádření pravděpodobnosti selhání reprodukce ve vztahu k počtu samic v chovné skupině

Průběh grafu ukazuje, že se vzrůstajícím počtem samic ve skupině byla tendence ke zvyšování pravděpodobnosti selhání reprodukce.

Vliv počtu mláďat v chovné skupině na reprodukci



Graf č. 13. Grafické vyjádření pravděpodobnosti selhání reprodukce ve vztahu k počtu mláďat v chovné skupině

Průběh grafu ukazuje, že se vzrůstajícím počtem mláďat byla tendence k snižování pravděpodobnosti selhání reprodukce.

Shrnutí výsledků

Práce je zaměřena na ověření hypotézy o vlivu, který by mělo mít zvýšené riziko infanticidy na reprodukci samic jelenovitých. Jelenovití patří mezi sezónně se rozmnožující druhy s obdobím říje, která spadá do druhově specifického období, proto u nich strategie v podobě promiskuity není možná. Podobně i teritorialita se u námi zkoumaných druhů nevyskytuje (až na muntžaka malého). Ke snížení rizika ztráty mláděte volí samice v době porodu skryté a bezpečné místo. Ke skupině samic, ve které během roku žije, se vrací až po té, co je mládě dostatečně zdatné. Skupina samic pak přispívá ke snížení rizika infanticidy. Samci se ke skupině samic připojují zpravidla jen v období říje, tedy v období, kdy je mládě již několik měsíců staré. V období mimo říji žijí samci ve skupině s jinými samci či soliterně. Vzhledem k umělým podmínkám chovu v ZOO mají samice jen omezené možnosti, jak předcházet infanticidě. Oproti přirozeným podmínkám jsou samice jelenovitých po výměně samců drženy v jednom výběhu s potenciálně infanticidním samcem celoročně. Nemohou tedy uplatňovat mechanismy, které si k obraně mláďat vyvinuly. Jednou z možných strategií, které mohou uplatňovat i v ZOO, je blokování a přerušení březosti za zvýšeného rizika infanticidy. Za zvýšené riziko považujeme situaci, kdy po té, co samice zabřezla s jedním samcem, dojde po říji k výměně a k samici je vpuštěn nový samec, který ale není otcem zárodku.

Předpoklad, že samice skutečně uplatňují strategii blokování či přerušení březosti z důvodů zvýšeného rizika infanticidy z důvodů změny chovného samce, jsme testovali na dvou skupinách laní. Jedna skupina zahrnovala ty druhy, kde došlo ke změně samce po období říje, a druhá byla složena ze samic druhů, u kterých ke změně samce nedošlo. Předpokládali jsme, že se změna samce na reprodukci projeví negativně.

U druhů, u kterých ke změně samce nedošlo, byla úspěšnost reprodukce pouhých 52% (Graf č. 3.). O této skupině druhů lze říci, že z pohledu rizika infanticidy bylo prostředí stabilní, dále předpokládáme minimální hrozbu predace a profesionalitu a odbornost ošetřovatelů. Je tedy zřejmé, že úspěšnost reprodukce významně ovlivňují i jiné faktory, které jsme v práci nesledovali nebo ani sledovat nemohli.

U skupiny druhů, u kterých ke změně samce došlo, byla úspěšnost reprodukce jen 43 % (Graf č. 2.). Z výsledků vyplývá, že při změně samce byla téměř čtyřnásobná pravděpodobnost selhání reprodukce, než když ke změně nedošlo (odds ratio=3,8, $P < 0.001$). Výsledek je v souladu s hypotézou, kterou jsme testovali. Toto považujeme za nejvýznamnější výsledek naší práce (Graf č. 4.).

Při detailním rozboru rozdílů uvnitř druhů se změnou samce nedosáhly výsledky vlivem velké variability hladiny statistické významnosti (Graf č. 7.).

Dalším faktorem, který měl vliv na reprodukci, byl věk samice. Podle našeho předpokladu se zvyšujícím se věkem snížila pravděpodobnost selhání reprodukce (Graf č. 5., 8., 11.), a to za situace, kdy cizí samec nebyl nikdy přítomen, stejně jako za situace, kdy ke změně samce došlo. Byl prokázán vliv věku samice na reprodukci v tom smyslu, že čím byla samice starší, tím byla reprodukčně úspěšnější a to bez ohledu na to, zda došlo či nedošlo ke změně hlavního samce.

Naproti tomu další faktor, počet předchozích mláďat (Graf č. 6., 9.), je v rozporu s naším předpokladem. Oproti očekávání, naše výsledky naznačují, že se zvyšujícím se počtem mláďat, klesne pravděpodobnost selhání reprodukce. Pravděpodobně se v daném případě jednalo o kumulativní faktor, kdy se vzrůstajícím počtem předchozích mláďat vzrůstá věk samice. Tuto okolnost bude potřeba dále studovat.

Protichůdné výsledky vlivu na reprodukci jsme zaznamenali u počtu samic v chovné skupině. V souladu s naším předpokladem byl výsledek detailního rozboru druhů, u nichž se hlavní samec změnil (Graf č. 10.). Vyplývá z něj, že čím více samic ve skupině, tím byla reprodukce úspěšnější. To odpovídá skutečnosti, že samice žijí ve stádě, které jim a jejich mláďatům poskytuje ochranu. Naproti tomu v rozporu s naším předpokladem je výsledek u druhů bez změny samce (Graf č. 12.), kde se vzrůstajícím počtem laní klesala reprodukční úspěšnost. V této skupině byl významný také vliv počtu mláďat ve skupině a to v tom smyslu, že čím víc mláďat ve skupině, tím úspěšnější reprodukce (Graf č. 13.). Zde je třeba detailnější rozbor, zda na vzniklý rozpor nemůže sociální stres způsobený souběhem vysokého počtu laní a kolouchů v omezeném prostoru, který ovlivnil reprodukční úspěšnost v následující sezóně.

Závěrem lze konstatovat, že dosavadní výsledky potvrdily náš předpoklad o vlivu kontrastrategie samic v podobě selhání reprodukce při zvýšeném riziku infanticidy. Naproti tomu některé z předpokladů se, vlivem neúplnosti dat a jejich velké variability, nepotvrdily, nebyly dostatečně statisticky významné rozdíly, či byl výsledek v rozporu s očekávaními. Právě tento rozpor, a také nízká reprodukční úspěšnost za stabilních podmínek (z pohledu infanticidy), naznačil významný vliv ještě jiných faktorů, které se pokusíme ještě v průběhu této práce rozpracovat.

Seznam použité literatury

Agoramoorthy, G., Rudran, R. 1995. Infanticide by adult and subadult males in free-ranging red howler monkeys *Alouatta seniculus* in Venezuela. *Ethology*. 99. 75-88.

Agoramoorthy, G., Mohnot, S. M., Sommer, V., Srivastava, A. 1988. Abortions in free ranging Hanuman langurs (*Presbytis entellus*) - a male induced strategy? *Human Evolution*. 3. 297-308.

Bailey, T. N. 1993. *The African Leopard: Ecology and Behavior of a Solitary Felid*. Columbia University Press. Ithaca. New York. p. 429. ISBN: 1932846115.

Bartoš, L., Madlafousek, J. 1994. Infanticide in a seasonal breeder: the case of red deer. *Animal Behaviour*. 47, 217-219.

Bartoš, L., Bartošová, J., Pluháček, J. 2015. Pregnancy disruption in artificially inseminated domestic horse mares as a counterstrategy against potential infanticide. *Journal Of Animal Science*. 93. 5465-5468.

Bartoš, L., Perner, V., Placerová, I., Šiler, R. 1989. Faktory ovlivňující populační dynamiku bílé formy jelena evropského v oboře Žehušice. *Folia Venatoria*. 19. 89-100.

Bartoš, L., Bartošova, J., Pluháček, J., Sindelářová, J. 2011. Promiscuous behaviour disrupts pregnancy block in domestic horse mares. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 65. 1567–1572.

Bartoš, L., Bartošová, J., Chaloupková, H., Dušek, A., Hradecká, L., Svobodová, I. 2016. A sociobiological origin of pregnancy failure in domestic dogs. *Scientific Reports*. 6. 22188-22188.

Berger, J. 1983. Induced abortion and social factors in wild horses. *Nature* 303, 59-61.

Bonness, D. J. 1990. Fostering behavior in Hawaiian monk seals: is there a reproductive cost? *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 27. 113-122.

- Borries, C. 1997. Infanticide in seasonally breeding multimale groups of hanuman langurs (*Presbytis entellus*) in Ramnagar (South Nepal). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 41. 139-150.
- Bronson, F. H. 1989. *Mammalian reproductive biology*. The University of Chicago Press. Chicago. p. 336. ISBN: 0226075591.
- Bruce, H. M. 1959. An exteroceptive block to pregnancy in the mouse. *Nature*. 184. 105.
- Bruce, H. M. 1960. A block to pregnancy in the mouse caused by proximity of strange males. *Journal of Reproduction and Fertility*. 1. 96-103.
- Butynski, T. M. 1982. Harem-male replacement and infanticide in the blue monkey (*Cercopithecus mitus stuhlmanni*) in the Kibale forest, Uganda. *American Journal of Primatology*. 3. 1-22.
- Calhoun, J. 1962. Population density and social pathology. *Scientific American*. 206. 139-148.
- Chapman, M., Hausfater, G. 1979. The reproductive consequences of infanticide in langurs: a mathematical model. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 5. 227-240.
- Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D. 1989. *Red deer in the Highlands*. BSP Profesional Books. Oxford. p. 260. ISBN: 0632022442.
- Clutton-Brock, T. H., Guinness, F. E., Albon, S. D. 1982. *Red deer, behavior and ecology of two sexes*. Edinburgh University Press. Edinburgh. 1982. p. 378. ISBN: 0852244460.
- Corbett, L. K. 1988. Social dynamics of a captive dingo pack: population regulation by dominant female infanticide. *Ethology*. 78. 177-198.
- Digby, L. 1995. Infant care, infanticide, and female strategies in polygynous groups of common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 37. 51-61.

- Doidge, D. W., Croxall, J. P., Baker, J. R. 1984. Density-dependent pup mortality in the Antarctic fur seal *Arctocephalus gazella* at South Georgia. *Journal of Zoology*. 202. 449-460.
- Duncan, P. 1982. Foal killing by stallions. *Applied Animal Ethology*. 8. 567-570.
- Ebensperger, L. A. 1998. Strategies and counterstrategies to infanticide in mammals. *Biological Reviews*. 73. 321-346.
- Elgar, M. A., Crespi, B. J. 1992. *Cannibalism: Ecology and Evolution among Diverse Taxa*. Oxford University Press. Oxford. p. 376. ISBN: 0198546505.
- Hamai, M., Nishida, T., Takasaki, H., Turner, L. A. 1992. New records of within-group infanticide and cannibalism in wild chimpanzees. *Primates*. 33. 151-162.
- Hausfater, G., Hrdy, S. B. 1984. *Infanticide : comparative and evolutionary perspectives*. Aldine Publishing Company, New York. p. 598. ISBN: 0202020223.
- Hiraiwa-Hasegawa, M. 1988. Adaptive significance of infanticide in primates. *Trends in Ecology and Evolution*. 3. 102-105.
- Hoogland, J. L. 1995. *The Black-tailed Prairie Dog: Social life of a burrowing mammal*. The University of Chicago Press. Chicago. p. 557. ISBN: 0226351181.
- Hrdy, S. B. 1974. Male-male competition and infanticide among the langurs (*Presbytis entellus*) of Abu, Rajasthan. *Folia Primatologica*. 22. 19-58.
- Hrdy, S. B. 1977. *The Langurs of Abu: Female and male strategies of reproduction*. Harvard University Press. Cambridge. p. 361. ISBN: 0674510577.
- Hrdy, S. B. 1979. Infanticide among animals: a review, classification, and examination of the implications for the reproductive strategies of females. *Ethology and Sociobiology*. 1. 13-40.
- Kenney, A. M., Evans, R. L., Dewsbury, D. A. 1977. Postimplantation pregnancy disruption in *Microtus ochrogaster*, *Microtus pennsylvanicus* and *Peromyscus maniculatus*. *J. Reprod. Fertil.* 49, 365-367.

- Klemme, I., Ylonen, H. 2010. Polyandry enhances offspring survival in an infanticidal species. *Biology Letters*. 6. 24-26.
- Kruuk, H. 1972. *The Spotted Hyena: a Study of predation and social behavior*. The University of Chicago Press. Chicago. p. 355. ISBN: 0226455076.
- Le Boeuf, B. J., Briggs, K. T. 1977. The cost of living in a seal harem. *Mammalia*. 41. 167-195.
- Lesowski, J. 1963. Two observations of cougar cannibalism. *Journal of Mammalogy*. 44. 586.
- Lewis, S. E., Pusey, A. E. 1997. Factors influencing the occurrence of communal care in plural breeding mammals. In: Solomon, N. G., French, J. A. (eds). *Cooperative Breeding in Mammals*. Cambridge University Press. New York. p. 335-363. ISBN: 0521454913.
- Lukas, D., Huchard, E. 2014. The evolution of infanticide by males in mammalian societies. *Science*. 14 Nov. 346 (6211). 841-844.
- Maestriperi, D. 1992. Functional aspects of maternal aggression in mammals. *Canadian Journal of Zoology*. 70. 1069-1077.
- McCann, T. S. 1982. Aggressive and maternal activities of female southern elephant seals (*Mirounga leonina*). *Animal Behaviour*. 30. 268-276.
- McLeod, P. J. 1990. Infanticide by female wolves. *Canadian Journal of Zoology*. 68. 402-404.
- Morehead J. P., Blanchard T. L., Thompson J. A., Brinsko S. P. 2002. Evaluation of early fetal losses on four equine farms in central Kentucky: 73 cases (2001). *Journal of the American Veterinary Medical Association*. 220. 1828–1830.
- Murie, J. O., Harris, M. A. 1994. Social interactions and dominance relationships between female and male Columbian ground squirrels. *Canadian Journal of Zoology* 66. 1414-1420.
- Olson, T. M. 1993. Infanticide in brown bears, *Ursus arctos*, at Brooks River, Alaska. *The Canadian Field Naturalist*. 107. 92-94.

- Ostermeyer, M. 1983. Maternal aggression. In: Elwood, R. W. (ed.). Parental behaviour of rodents. John Wiley & Sons Ltd., Chichester, New York. p. 151-179. ISBN: 0471102520.
- Packer, C., Pusey, A. E. 1983a. Adaptations of female lions to infanticide by incoming males. *The American Naturalist*. 121. 716-728.
- Packer, C., Pusey, A. E. 1983b. Male takeovers and female reproductive parameters: a simulation of oestrous synchrony in lions (*Panthera leo*). *Animal Behaviour*. 31. 334-340.
- Packer, C., Pusey, A. E. 1984. Infanticide in carnivores. In: Hausfater, G., Hrdy, S. B. (eds.). *Infanticide : Comparative and Evolutionary Perspectives*. Aldine Publishing Company. New York. p. 31-42. ISBN: 0202020223.
- Packer, C., Scheel, D., Pusey, A. E. 1990. Why lions form groups: food is not enough. *The American Naturalist*. 136. 1-19.
- Parkes, A. J., Bruce, H. M. 1961. Olfactory stimuli in mammalian reproduction. *Science*. 134. 1049-1054.
- Parmigiani, S., vom Saal, F. S. 1994. *Infanticide and parental care*. Harwood Academic Publishers. Chur. p. 496. ISBN: 3718655055.
- Pierotti, R. 1991. Infanticide versus adoption: an intergenerational conflict. *The American Naturalist*. 138. 1140-1158.
- Rasa, O. A. E. 1994. Altruistic infant care of infanticide : the dwarf mongooses's dilemma. In: Parmigiani, S., vom Saal, F. S. (eds.). *Infanticide and Parental Care*. Harwood Academic Publishers. Chur. p. 301-320. ISBN: 3718655055.
- Rumiz, D. I. 1990. *Alouatta caraya* : population density and demography in northern Argentina. *American Journal of Primatology*. 21. 279-294.
- Sargeant, A. B., Greenwood, R. J., Piehl, J. L., Bicknell, W. B. 1982. Recurrence, mortality, and dispersal of prairie striped skunks (*Mephitis mephitis*) and implications to rabies epizootiology. *The Canadian Field Naturalist*. 96. 312-316.

Sherman, P. W. 1980. The limits of ground squirrel nepotism. In: Barlow, G. W., Silverberg, J. (eds.). *Sociobiology, Beyond Nature - Nurture ? : Reports, Definitions and Debate*. Westview Press. Boulder. Colorado. p. 505-544. ISBN: 0891583726.

Sherman, P. W. 1981. Reproductive competition and infanticide in Belding's ground squirrels and other animals. In: Alexander, R. D., Tinkle, R. W. (eds.). *Natural Selection and Social Behavior: Recent Research and New Theory*. Chiron Press. New York. p. 311-331. ISBN: 091346208.

Schadler, M. H. 1981. Postimplantation abortion in pine voles (*Microtus pinetorum*) induced by strange males and pheromones of strange males. *Biol. Reprod.* 25, 295-297.

Stokes, M. E., Davis, C. S., Koch, G. G. 2012. *Categorical data analysis using the SAS*. Third Edition. SAS Institute Inc. Cary. N.C. ISBN: 9781612900902.

Smith, R. J. 1974. Cannibalism by confined cottontail rabbits. *The Journal of Wildlife Management.* 38. 576-578.

Sommer, V. 1987. Infanticide among free-ranging langurs (*Presbytis entellus*) at Jodhpur (Rajasthan - India): recent observations and a reconsideration of hypotheses. *Primates.* 28. 163-197.

Sommer, V. 1994. Infanticide among the langurs of Jodhpur: testing the sexual selection hypothesis with a long-term record. In: Parmigiani, S., vom Saal, F. S. (eds.). *Infanticide and Parental Care*. Harwood Academic Publishers. Chur. p. 155-198. ISBN: 3718655055.

Stehn, R. A., Richmond, M. E. 1975. Male-induced pregnancy termination in the prairie vole. *Microtus ochrogaster*. *Science* 187, 1211-1215.

Sussman, R. W., Cheverud, J. M., Bartlett, T. Q. 1994. Infant killing as an evolutionary strategy: reality or myth? *Evolutionary Anthropology.* 3. 149-151.

Troisi, A., D'Amato, F. R., Carnera, A., Trinca, L. 1988. Maternal aggression by lactating group-living Japanese macaque females. *Hormones and Behavior.* 22. 444-452.

Trulio, L. A. 1996. The functional significance of infanticide in a population of California ground squirrels (*Spermophilus beecheyi*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 38. 97-103.

van Noordwijk, M. A., van Schaik, C. P. 2000. Reproductive patterns in eutherian mammals: adaptations against infanticide? In: van Schaik, C. P., Janson, C. H. (eds.). *Infanticide by males and its implications*. Cambridge University Press. New York. p. 322-360. ISBN: 0521774985.

van Schaik, C. P., Dunbar, R. I. M. 1990. The evolution of monogamy in large primates: a new hypothesis and some crucial tests. *Behaviour*. 115. 30-62.

van Schaik, C. P., Janson, C. H. 2000. *Infanticide by males and its implications*. Cambridge University Press. Cambridge. p. 584. ISBN-10: 0521774985.

Waring, G. H. 2003. *Horse Behavior*. Second edition. Noyes Publications / William Andrew Publishing. New York. p. 456. ISBN: 0815514840.

Watts, D. P. 1989. Infanticide in mountain gorillas : new cases and a reconsideration of the evidence. *Ethology*. 81. 1-18.

Wolff, J. O. 1993. Why are small mammals territorial? *Oikos*. 68. 364-370.

Wolff, J. O., Macdonald, D. W. 2004. Promiscuous females protect their offspring. *Trends in Ecology & Evolution*. 19.127-134.

Young, A., Clutton-Brock, T. 2006. Infanticide by subordinates influences reproductive sharing in cooperatively breeding meerkats. *Biology Letters*. 2(3). 385 – 387.