

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra obecné zootechniky a etologie



**Infanticida jako samčí reprodukční strategie u samců
jelenovitých**

Diplomová práce

Autor práce: Bc. Markéta Matoušková

Vedoucí práce: prof. Ing. Luděk Bartoš, DrSc.

© 2015 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou diplomovou práci "Infanticida jako samčí reprodukční strategie u samců jelenovitých" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího diplomové práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené diplomové práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 10. 4. 2015

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala prof. Ing. Luďkovi Bartošovi, DrSc. za mnoho cenných rad a odborné vedení této diplomové práce. Ing. Blance Ledvinkové a Bc. Nikole Tomešové za pomoc při sběru dat. V neposlední řadě bych chtěla poděkovat rodině a přátelům za podporu a pochopení.

Infanticida jako samčí reprodukční strategie u samců jelenovitých

Souhrn

Čeľad jelenovití (Cervidae Goldfuss, 1820) patří do řádu sudokopytníci (Artiodactyla), podřád přežvýkavci (Ruminantia). Podle červeného seznamu ohrožených druhů IUCN je uvedeno 56 druhů jelenovitých. Nejvíce druhů je zařazeno v kategorii VU – vulnerable - zranitelný (16) a v kategorii LC – least concern – druh málo dotčený ohrožením (17).

Literární přehled se zabývá taxonomickým přehledem, původem, anatomii a fyziologií, reprodukcí a chováním. Zmíněná je i komunikace pomocí hlasových projevů, prostřednictvím hormonů a feromonových signálů.

V druhé části literatury je stručně popsána infanticida, její výhody a nevýhody a prostředky, které rodič může vyvinout, aby ochránil své mládě. Zvláštní kapitola se pak věnuje infanticidě prokázané u sezónních druhů, u kterých se nepředpokládalo, že by mohl tento jev probíhat. Jako vůbec prvním sezónním druhem, u kterého byla prokázána, je jelen evropský (*Cervus elaphus*). Dále byla prokázána u klisen koní domácích, kde je velmi významným faktorem reprodukce. Selhání reprodukce jako antistrategie proti pravděpodobné infanticidě u nich může být až ve 40 %.

Data k této studii byla nasbírána ve třech českých zoologických zahradách a poté byla statisticky vyhodnocena. Získali jsme tak prokazatelné údaje o příčinách selhání reprodukce a pravděpodobnosti s jakou dojde k mortalitě u mláďat.

Dosažené výsledky mohou být využity při managementu jelenovitých chovaných v zoo, u kterých je mortality mláďat podstatná a lze ji předejít např. stády s pouze jedním dominantním samcem nebo nepřivážet samce do stád, kde jsou březí samice nebo příliš mladá mláďata.

Klíčová slova: Infanticida, Bruce effect, samčí reprodukční strategie

Infanticide as a deer male's reproductive strategy

Summary

The cervids family (Cervidae Goldfuss, 1820) belong to the order Artiodactyla (Artiodactyla), suborder of ruminants (Ruminantia). According to the Red List of Threatened Species IUCN includes 56 cervids species. Most species are classified in category VU - vulnerable (16) and in the category LC - least concern (17).

A review of literature deals with the taxonomic summary, origin, anatomy and physiology, reproduction and behavior. Mentioned is also communication by using voice and through hormone and pheromone signals.

In the second part of the literature infanticide is briefly described, its advantages and disadvantages, and means by which the parent can defend its infant. A chapter is dedicated to infanticide in a seasonal species for which it would not be expected to occur. As the first-ever seasonal species for which it has been proven is the red deer. It was later demonstrated for mares of the domestic horse, where it seems to be a significant factor affecting reproduction. Pregnancy block due to counterstrategy against likely infanticide is estimated up to 40 %.

Data for this study were collected in three Czech zoological gardens and were then statistically analyzed. Results suggested causes of reproductive failure in deer females and probability of infant mortality.

The results obtained can be used in the management of captive cervids, where the infant mortality occurs in a high rate. For example, to prevent infant mortality herds should be managed with the only dominant male present and introducing new male into a herd containing pregnant females and/or dependent young should be avoided.

Keywords: Infanticide, Bruce effect, male's reproductive strategy

Obsah

1 Úvod.....	1
2 Cíl práce	2
3 Literární rešerše	3
3.1 Jelenovití (Cervidae Goldfuss, 1820)	3
3.1.1 Zoologické zařazení a původ	3
3.1.2 Původ a rozšíření	4
3.1.3 Anatomie a fyziologie.....	5
3.1.4 Reprodukce	7
3.1.5 Sociální chování.....	9
3.1.6 Komunikace a vnímání	9
3.1.7 Stav z ochrannářského hlediska.....	9
3.2 Samčí reprodukční strategie	11
3.2.1 Infanticida	11
3.2.2 Mechanismy bránící infanticidě.....	12
3.2.3 Samičí infanticida	18
3.2.4 Sezónní druhy	18
4 Materiál a metody	21
4.1 Sběr dat	21
4.2 Statistická analýza.....	22
4.2.1 Selhání reprodukce	22
4.2.2 Mortalita.....	23
5 Výsledky	24
5.1 Selhání reprodukce	24
5.1.1 Testování pevných efektů	24

5.1.2	Testování počítatelných efektů	26
5.2	Mortalita mlád'at.....	27
5.2.1	Testování pevných efektů	27
6	Diskuze	30
7	Závěr.....	32
8	Citovaná literatura.....	33

1 Úvod

Zástupci čeledi jelenovití žijí v různých biotopech. Od zmrzlé tundry až po rovníkové deštné lesy. Mají rozdílnou tělesnou konstituci a celkově se liší v mnoha ohledech. Společný je pro ně typický znak této čeledi, a to jsou parohy vyrůstající na hlavě. S výjimkou sobů vyrůstají u samců před obdobím říje. Liší se podle druhu, od jednoduchých hrotů u muntžaků až po komplexně větvené struktury, které mají losi (Fulbright et Ortega, 2006).

Pouze u jednoho druhu z této čeledi byla prokázána infanticida. Jedná se o jelena evropského (Bartoš et Madlafousek, 1994). Infanticida je velmi zajímavý jev, který je velice častý, má mnoho různých forem, ale není mezi širokou veřejností dostatečně známý. Jedná se o zabíjení mláďat z různých důvodů a je to významná událost pro reprodukci druhu. V přírodě začala být vnímána celkem nedávno (Hausfater et Hrdy, 1984).

Prokázána byla u 91 druhů savců, ale běžně ji nalézáme i mezi ptáky, rybami, obojživelníky a dokonce i u bezobratlých. Když byla infanticida poprvé popsána, vyvolala velký šok a byla považována za patologické chování násilnických samců. Zabíjení mláďat bylo připisováno stresu, který způsobovaly faktory jako přeplněnost a zjetí zvířat, případně na maladaptivní chování. Dnes už víme, že je toto chování pro zvířata běžné a pravděpodobně bude popsáno i u dalších druhů živočichů (Hrdy 1979; Hausfater et Hrdy, 1984).

Nicméně jelen evropský je významný při studiu infanticidy svým sezónním chováním a zpočátku se neuvažovalo o tom, že by u něho tato samčí strategie mohla probíhat (Bartoš et Madlafousek, 1994). Dalším sezónním druhem jsou domácí koně, u kterých často dochází k potratům a to v důsledku návratu do vlastní stáje po připuštění u cizího hřebce (Pluháček et Bartoš, 2000).

V této práci se zaměříme na další druhy chovaných jelenů. Dotazník pro chov jelenovitých vyplnily celkem tři zoologické zahrady z ČR. V první části jsou analyzovány příčiny selhání reprodukce, ve druhé části pravděpodobnost mortality mláďátek.

2 Cíl práce

Cílem této práce je získat data o reprodukci jelenovitých z českých a slovenských zoologických zahrad a posoudit, zda v těchto chovech dochází k infanticidě po výměnách samců nebo k selhání reprodukce jako obraně proti pravděpodobné infanticidě.

3 Literární rešerše

3.1 Jelenovití (Cervidae Goldfuss, 1820)

3.1.1 Zoologické zařazení a původ

Říše: živočichové (Animalia Linnaeus, 1758)

Kmen: strunatci (Chordata Bateson, 1885)

Podkmen: obratlovci (Vertebrata Cuvier, 1812)

Třída: savci (Mammalia Linnaeus, 1758)

Řád: sudokopytníci (Artiodactyla Owen, 1841)

Podřád: přežvýkavci (Ruminantia Scopoli, 1777)

Čeď: jelenovití (Cervidae Goldfuss, 1820)

(Laštůvka a kol., 1996)

Čeď jelenovití se skládá z 23 rodů, které obsahují 47 druhů a zahrnují 2 podčeďi. Nicméně počet druhů se stále mění, především na základě testování DNA druhů (Feldhamer et al., 2007).

Podčeď Cervinae Goldfuss, 1820 v češtině známá jako jeleni, je rozdělena do několika tribů, které se nazývají muntžaci a vlastní jeleni. Podčeď jelenci Capreolinae Brookes, 1828 je rozdělena na losy, srnce, soby a novosvětské jelence (Pluháček a kol., 2011).

Cervinae je téměř úplně omezena na Eurasii. Ve skutečnosti pouze jediného člena této podčeďi lze nalézt mimo Eurasii s poddruhy nacházejícími se v Severní Americe a na pobřeží severní Afriky. Cervinae jeleni se přizpůsobili širokému spektru nížinných stanovišť, včetně lesů, močálů, niv a pastvin. Z vysokých nadmořských výšek byli vytlačeni ovce a kozami. Jen několik druhů se nachází ve vysoké nadmořské výšce nebo v horských oblastech (Geist, 1998). Centrem vývoje této podčeďi byla jižní Asie a Cervinae jsou i nadále nejvýraznější dominantou skupiny kopytníků v Eurasii. První jeleni vznikli v tropech a fosilní záznamy ukazují opakované pronikání z tropických oblastí do oblastí severnějších přibližně během pleistocénu. Dnes tropy stále udržují většinu jelení rozmanitosti, i když několik druhů se přizpůsobilo chladnějším podmínkám a staly se velmi úspěšnými. Muntžaci

byli často považováni za nejprimitivnější jeleny připomínající původní předky, ze kterých se vyvinul zbytek jelenovitých. Nicméně genetické důkazy tuto teorii posunuly. Nyní se má za to, že tzv. primitivní znaky muntžaků byly získány sekundárně (Hernández-Fernández et Vrba, 2005). Muntžáci jsou malých rozměrů. Mají někdy méně než 10 kg, ale mohou mít také až 40 kg. Se svojí nenápadnou postavou se skvěle hodí pro lesní život. Paroží je krátké, ale mají prodloužené horní špičáky. Naproti tomu vlastní jeleni jsou obecně větších rozměrů a mají také podstatně větší parohy, ale špičáky jsou vždy malé (Geist, 1998).

Podčeleď Capreolinae se nachází především v Severní a Jižní Americe. Z 22 moderních druhů se pouze čtyři druhy vyskytují v Eurasii. Kvůli nedostatku silných konkurentů ze strany jiných skupin kopytníků se podčeleď Capreolinae stala nejúspěšnějšími kopytníky dnešního Nového světa. Tyto druhy jsou více specializované a obecně více přizpůsobivější než jeleni starého světa. Zahrnují jak největšího moderního jelena (*Alces* sp. s individuální vahou někdy nad 800 kg), tak i nejmenší jelenovité druhy (*Pudu* sp. neváží více než 15 kg) (Geist, 1998). Nejstarší fosilní záznam této podčeledi byl objeven v Severní Americe a Eurasii z doby před asi 5 miliony let. Příslušníci Capreolinae dosáhli Jižní Ameriky přes Panamský pevninský most během pozdního pliocénu nebo začátkem pleistocénu a rychle se vyvinuli do mnoha podob specializovaných pro různé ekologické niky (Hernández-Fernández et Vrba, 2005). Na rozdíl od Cervinae dochází k pauze po shození paroží a před jeho novým růstem (Geist, 1998).

3.1.2 Původ a rozšíření

Jelení zvěř vznikla v oligocénu odštěpením od zvířat podobných dnešním žirafám. Nejstarší formy zvířat byly malé až střední velikosti a samci měli dlouhé řezáky. První opravdoví jelenovití se poprvé objevili počátkem miocénu, tedy v době před asi dvaceti miliony lety a připomínali dnešní kabarovité (*Moschidae* Gray, 1821). Formy shazující parohy se objevily ve středním miocénu v oblasti Eurasie a byly podobné dnešnímu rodu muntžaků (*Muntiacus* spp.). V tomto období pravděpodobně jeleni také poprvé opustili bažinaté houštiny a přesunuli se do sušších lesních zón. Během svrchního miocénu začaly eurasijské druhy jelenovitých podnikat cesty na otevřená stanoviště a ve velké míře se pást na travnatých rostlinách (Clutton-Brock et al., 1982)

Jelenovití jsou široce rozšíření. Patří mezi původní druhy na všech kontinentech s výjimkou Austrálie, Antarktidy a většiny Afriky, která obsahuje pouze jeden poddruh jelena evropského (*Cervus elaphus* Linnaeus, 1758) a to konkrétně poddruh jelen berberský (*Cervus*

elaphus barbarus Bennett, 1833). Jelenovití byli introdukováni téměř po celém světě, a proto nyní můžeme najít 6 introdukovaných druhů jelenů v Austrálii. Na Novém Zélandu dokonce devět druhů, které se sem dostaly již v první dekádě roku 1800 (Feldhamer et al., 2007). Nejvíce druhů co do počtu se nachází v Asii, je to téměř 40 druhů. Dalším místem s mnoha druhy je Jižní Amerika, zde se vyskytuje celkem 20 druhů. V Severní Americe a v Evropě se vyskytuje přibližně stejný počet kolem 10 druhů (IUCN, 2015).

Jednu z nejširších zeměpisných distribucí jakýchkoli jelenů má jelenec běloocasý (*Odocoileus virginianus* Zimmermann, 1780). Nachází se v rozsahu od polárního kruhu až pod rovník a je zároveň nejstarším zástupcem moderních druhů jelenovitých. Je prakticky nerozeznatelný od fosílií z doby před 3,5 miliony let (Pitra et al., 2004).

Jelenovití žijí v různých biotopech. Od zmrzlé tundry severní Kanady a Grónska až do rovníkových deštných lesů. V indických lesích se vyskytuje největší počet druhů jelenů na světě. Jedná se o nejúspěšnější čeleď kopytníků na obou amerických kontinentech. Obývají listnaté lesy, mokřady, louky, aridní buš a deštné lesy. Zvláště vhodné jsou pro boreální a horské ekosystémy. Mnoho druhů si cení zejména leso-travnatých ekotonů. Je poměrně běžné, že některé druhy mohou pobývat v různých městských či příměstských prostředích (Fulbright et Ortega, 2006)

3.1.3 Anatomie a fyziologie

Mezi jednotlivými druhy čeledi jsou velké rozdíly v tělesné konstituci. Největšími žijícími zástupci jsou losi (*Alces* spp.). Naopak nejmenším je pudu severní (*Pudu mephistophiles* de Winton, 1896). Pro všechny zástupce jsou typické silné protáhlé nohy, které jsou vhodné do lesních nebo skalnatých oblastí (Fulbright et Ortega, 2006).

Čeleď jelenovití (*Cervidae*) je charakteristická pro parohy vyrůstající na hlavě. Vytvářejí se každoročně zkostratěním pojiva na výrůstku čelních kostí tzv. pučnic. Tvar a velikost parohů je vždy specifická pro daný druh. Společné je pro ně, že vyrůstají pouze u samců před obdobím říje s výjimkou sobů. Zástupci čeledi patří mezi divoká zvířata, pouze sob polární (*Rangifer tarandus* Linnaeus, 1758) je označován za polodomeštkovaný druh. Je využíván k jízdě, tahu saní a nošení břemen (Laštůvka a kol., 1996).

Člověk má s jelenovitými společnou dlouhou historii, která se zabývá využíváním jak původních, tak i exotických druhů, které lovil v každé zeměpisné šířce, ve které se jelenovití vyskytovali. Často byli loveni pro maso, kůže, parohy a další produkty. S postupem času se člověk začal věnovat zemědělství a spoléhat se na něj tak, že se snížila

závislost na lovu jeleních druhů jako zdroje potravy. Avšak v oblastech, kde klimatické podmínky neumožňují zemědělství ve větším měřítku jako například v Arktidě, jsou stále jelení druhy jako sob spolehlivým zdrojem jídla, oblečení a dalších zdrojů. V minulosti byl karibu domestikován kočovnými národy v Arktidě. Dnes je mnoho druhů jelenovitých loveno spíše pro sport než pro nutnost. Člověk dokázal zdomácnět několik druhů, aby je mohl využívat v záprahu jako koně a jsou to konkrétně sobi a losi. Jelenovití také hrají důležitou roli v globálním ekoturismu, protože řada druhů je snadno zjištělná ve velké části jejich přirozeného prostředí (Putnam, 1988).

V mírném pásmu jelenovitým začínají parohy s výjimkou srnce obecného (*Capreolus capreolus* Linnaeus, 1758) růst na jaře. Zpočátku jsou kryty jemně osrstěnou kůží, někdy také označována jako lýčí či samet, která je bohatá na krevní cévy a nervy (Fulbright et Ortega, 2006). Pomáhá chránit rostoucí tkáň. Celý paroh je stále živý a není proto omezen jen na růst u základny, jako je tomu u rohů turovitých. Paroh se tedy může větvit do různých vzorů, které jsou často specifické pro daný druh. Zároveň je paroží, které je pravidelně shazováno, na rozdíl od rohů, aktuálním ukazatelem stavu zvířete (Nowak, 1991). Existují důkazy, které nasvědčují tomu, že dominance související s chováním, je dostatečně silná, aby ovlivnila jak časový průběh paroží, tak jeho růst. Samci s vyšším postavením shazují své parohy první a také začínají dříve s vytloukáním paroží. Zároveň bylo dokázáno, že sociální postavení a související agonistické chování samců během období růstu paroží má vliv na jeho velikost a větvení. Např. samci daňků získající vyšší postavení skrze boje s ostatními samci, zároveň vykazují zvýšený nárůst té části parohu, která rostla v době bojování. Toto podstatně pozmění celý růst paroží (Bartoš et Bubenik, 2011). Předpokládá se, že vznik a růst parohu jsou regulovány hormony, modulované agonistickým chováním. V osmdesátých letech byl označen jako paroží stimulující hormon inzulínu podobný růstový faktor 1 (IGF – 1). Tento faktor je považován za důležitý regulátor tvorby kostí. Přesto při přehledu všech získaných údajů ohledně růstu a agonistického chování je to právě testosteron a ne IGF – 1, který je primárně zodpovědný za intenzitu růstu paroží u jeleních samců. Zároveň testosteron není jediný hormon působící na regulaci růstu. Může případně působit v interakci s jinými steroidy či peptidovými hormony, které se podílejí v těle na růst kostí (Bartoš, et al., 2012). Poté, co parohy dosáhnou plné velikosti, dojde k odumření lýčí a u jelenů začíná jeho vytloukání o porost. Paroží slouží při samčí kompetici o družky během následujícího období rozmnožování. Jednotlivé typy paroží se navzájem liší podle druhu. Od jednoduchých

špiček/hrotů, které mají muntžaci, do komplexně větvených struktur jako jsou losí (Fulbright et Ortega, 2006).

3.1.4 Reprodukce

Ekologie a chování jelenů se mění v důsledku ročního reprodukčního cyklu. Během říje podléhá temperament samců dramatickým obrátům z relativně vlídného chování jelenů s parohy potažnými lýcím na agresivní chování při páření. Samci se v tomto období soustředí pouze na jedinou věc a to je páření. Ztratí značnou část své váhy omezeným potravním chováním. Veškerou svoji sílu a energii vydávají ve snaze o získání reprodukční partnerky (Goss, 1983).

Období rozmnožování je krátké. U některých druhů samci vytvoří své teritorium, které zahrnuje jednu nebo více samic. Samci se poté páří se samicemi, které jsou na jeho vlastním území. Určité druhy jelenovitých mohou vytvářet malé skupiny samic tzv. harémy. Ty jsou poté střeženy a udržovány samci. Další možností využívané při páření je, že samci cestují mezi stády a hledají samice v říji (Putnam, 1988).

Jelenovití, žijící v mírném pásmu, se typicky páří během konce podzimu nebo na začátku zimy. Výjimku tvoří srnec obecný a z introdukovaných druhů jelen milu (*Elaphurus davidianus* Milne-Edwards, 1866). V nižších zeměpisných šířkách se druhy jako třeba axis indický (*Axis axis* Erxleben, 1777) páří od konce jara do začátku léta. Druhy žijící v tropických oblastech nemají pevně dané období rozmnožování. Samice těchto druhů mohou přijít do říje několikrát v průběhu celého roku (Putnam, 1988).

Březost se u jelenovitých pohybuje v rozmezí od 180 dnů do 240 dnů. U větších druhů je zpravidla delší březost. Jelenovití mají každý rok od 1 do 3 mláďat. Zpravidla ne všechny plody jsou donošeny. To, kolik mláďat se narodí, je každý rok jiné a závislé na hustotě populace a množství zdrojů. Věk při odstavu se liší mezi druhy. Menší druhy jelenů jsou kojeny 2 až 3 měsíce, větší druhy kojí svá mláďata mnohem déle. Například u muntžaka žlutého (*Muntiacus atherodes*, Groves et Grubb, 1982) samice odstavuje své potomky ve věku asi 2 měsíců, u losa je to až v 5 měsících. Někdy nepravidelná mateřská péče může pokračovat do 7 měsíců po porodu, případně do roku a půl, pokud se nenarodí další mláďe, nebo o něj matka přijde. U mnoha druhů mohou samice zůstat v období dospívání v dosahu své matky, zatímco samci jsou často nuceni k odchodu. Ve většině případů samci neposkytují žádnou rodičovskou péči pro své potomky (Feldhamer et al., 2007; Putnam, 1988).

Několik druhů jelenovitých žije osaměle. Mnohem více jich je ale společenských a žijí ve stádech, která se mohou lišit velikostí od několika jedinců až po tisíce. Největší stáda vytváří např. sobi. Průměrná velikost skupiny závisí na demografickém složení (tj. pohlaví a věku), konkurenci, kvalitě zdrojů a jejich hojnosti (Bowyer et al., 1999).

Aby nedošlo k predaci, čelí stádový druh pasoucí se v otevřeném prostoru společně jako skupina potencionální hrozbě. Solitérní druhy se vyhýbají predátorům při pasení v lese nebo v blízkosti ochranného krytu lesů nebo keřového prostředí. Mláďata většiny jelenovitých mají ochranné zbarvení v podobě skrvn nebo pruhů na srsti, které je pomáhá chránit a maskovat v husté vegetaci. Všechny druhy také vydávají poplašné volání při ohrožení, což slouží jako alarm pro ostatní jedince stejného druhu. Další reakcí je kontinuální skákání vysoko do vzduchu nebo mávání ocasem, při kterém je odhalena bílá spodní část. Jsou to známé reakce na predátory v bezprostřední blízkosti nebo reakce pokud byl jedinec překvapen. Jelenovití mají také bystré smysly jako zrak, sluch a čich, který jim napomáhá se vyhnout potenciálním predátorům (Putnam, 1988). Jelenovití mají řadu žláz, např. na nohách, na tvářích apod. Tyto žlázy využívají při vnitrodruhové komunikace. Jak již bylo řečeno, samci mnoha druhů výrazně sniží příjem potravy během říje (Miquelle, 1990).

Mláďata jelenovitých se rodí jako prekociální, tedy plně vyvinutá. Během prvních týdnů života jsou vysoce citlivá na predaci. V důsledku toho matky skrývají svá mláďata v okolní vegetaci, přičemž se pasou v okolí. V průběhu dne se matka pravidelně vrací ke svým potomkům, aby je mohla nakrmit a čistit. Samice rodící více potomků, schovávají každé jednotlivě v různých místech. Snižuje tak tímto riziko ztráty predátorem. Poté, co se mládě stane dostatečně silné, aby dokázalo utéci před predátorem, připojí se ke své matce při hledání potravy. Tato mláďata jsou označována jako odkládacího typu. Mláďata následovacího typu jsou schopna běžet jen několik hodin po porodu. Patří mezi ně např. sob polární (*Rangifer tarandus*) (Feldhamer et al., 2007).

Délka života většiny jelenovitých je v rozmezí 11 – 12 let. Jeleni evropští mohou dosahovat věku i přes 20 let a to i v přírodě, kde je to ale spíše výjimečný stav. Řada z nich je usmrcena mnohem dříve různými příčinami, z nichž je běžné ulovení lidmi nebo predátory a velmi často také kolizí s motorovými vozidly. V zajetí se dožívají mnohem vyššího věku, protože nejsou vystaveny žádné predaci a mají přístup k bohaté nabídce potravy. V přírodě délka života jelenů klesá pokud počet jedinců na lokalitě přesahuje únosnost daného prostředí. V tomto případě často mladí a staří jedinci trpí hladem, neboť jsou vytlačeni od potravních zdrojů silnějšími jeleny středního věku (Toïgo et Jean-Michel, 2003).

3.1.5 Sociální chování

Sociální chování je u jelenovitých vysoce variabilní a v některých případech je založeno na ročním období. Většina druhů zůstává v malých skupinkách, i když mohou vytvořit velká stáda na místech pastvy, po které mají jedinci tendenci se zase rozejít. U družných jelenovitých se samci spojí se stádem samic na dobu rozmnožování a po páření se velmi rychle vrátí ke svému životnímu stylu. Samci se často soustředují do tzv. mládeneckých skupin. Během léta mnoho jelenovitých zůstává v malých skupinkách. Během zimy se schází do větších rodin nebo stád, což je pravděpodobně způsob, který napomáhá ke snížení náchylnosti k predaci (Fulbright et Ortega, 2006; Putnam, 1988).

3.1.6 Komunikace a vnímání

Jelenovití používají tři hlavní typy komunikace: vokální, chemickou a vizuální. Hlasová komunikace je používána především v době strachu nebo vzrušení. Nejběžnější formou hlasového projevu je poplašné volání, které je obvykle používáno v reakci na vyrušení, jako je např. vizuální kontakt s dravcem nebo rušivé zvuky. Jeleni dále komunikují prostřednictvím různých hormonů a feromonových signálů. Samci často vymezují svoje teritorium pomocí sekretu žláz a opakovaně se otírají tváří, hlavou, krkem nebo boky proti stromům, keřům nebo vysoké trávě, aby zanechali svou pachovou stopu (Hiller, 1996).

3.1.7 Stav z ochránářského hlediska

Podle Červené knihy (Red Book) IUCN ohrožených druhů je uvedeno 56 druhů jelenovitých. Jeden druh je považován za vyhynulý, jelen Schomburgkův (*Rucervus schomburgki* Blyth, 1863) a jeden za vyhynulý v přírodě, jelen milu (*Elaphus davidianus* Milne-Edwards, 1866). Jeden druh je považován za kriticky ohrožený - jelínek baveánský (*Hyelaphus kuhlii* Temminck, 1836). Sedm druhů je považováno za ohrožené, 16 druhů za zranitelné, 2 druhy za téměř ohrožené a 17 druhů za málo dotčené. Zbytek uvedených druhů nemá zařazení z hlediska ochrany, protože chybí údaje o daném druhu (IUCN, 2015).

Mnoho dalších lokálních jeleních populací je na pokraji vyhubení, což by mohlo vést k inbreedingu v okolních populacích. Podle IUCN (2015) jsou nejčastější hrozby pro zánik jelenovitých: využívání kvůli lovu, ztráta habitatu a to především v důsledku těžby dřeva, přetváření krajiny pro zemědělství a rozvoj zástavby a komunikací. Mezi další hrozby patří

konkurence o zdroje s domácími a invazními druhy živočichů. Některé druhy jelenovitých ovlivňuje změna klimatu. Například losi jsou známí pro svou netoleranci k teplu. V reakci na zvyšující se teplotu prudce klesá počet kusů na jejich nejjižnějším rozložení (Lenarz et al., 2009). Zároveň změny klimatu umožňují pohybovat se jižnějším druhů, směrem k pólům, a to zvyšuje nejen konkurenci, ale i třeba následný možný přenos chorob mezi různými druhy, který dříve nebyl možný (Feldhamer et al., 2007).

3.2 Samčí reprodukční strategie

3.2.1 Infanticida

Infanticida, neboli zabíjení kojících či jinak na matku závislých potomků, byla prokázána studii s překvapivě vysokou frekvencí u mnoha různých druhů savců, ale také u ptáků, ryb, obojživelníků a dokonce i u některých bezobratlých druhů. Jedná se tedy o jev, ke kterému dochází u nejrůznějších živočišných taxonů, od bezobratlých až po obratlovce (Hausfater et Hrdy, 1984).

Mezi savci byla infanticida prokázána u divokých zvířat nebo za laboratorních podmínek minimálně u 91 druhů, popřípadě poddruhů. Včetně sudokopytníků, šelem, lichokopytníků, primátů, netopýrů, hlodavců nebo hmyzožravců. Většina vysvětlení, proč dochází k infanticidě, se opírá o potenciální přínos pro infanticidního jedince (Hrdy, 1979; Hausfater et Hrdy, 1984).

Infanticida je mezi zvířaty rozšířený jev, který nemá jednotné vysvětlení. Přestože škodlivý výsledek je pro novorozence poměrně konstantní, zvíře odpovědné za infanticidu z ní může, ale také nemusí, mít prospěch. Pokud samci získají infanticidou fitness, mohou být značné rozdíly v tom, jak ji získají. Zdroje zvýšené fitness za pomoci infanticidy mohou zahrnovat:

- 1) využití mláděte jako prostředku (poskytnutí nutričních zisků po kanibalizaci oběti),
- 2) odstranění konkurenta pro omezené zdroje včetně potravy, ale i hnízdišť nebo prostorů (hypotéza zdrojové kompetice),
- 3) zvýšení přežití matky nebo zvýšení doby reprodukčního úspěchu matky nebo otce odstraněním špatně načasovaného, zdravotně postiženého nebo přespočetného mláděte (hypotéza pohlavního výběru),
- 4) dále může být infanticida brána jako strategie zabraňující poskytování rodičovské péče nepříbuznému mláděti (hypotéza zamezení přijetí) (Hrdy, 1977).

Predikované atributy pachatelů (jako pohlaví a stupně příbuznosti mláděte, příbuznost s mládětem), vlastnosti oběti (věk a zranitelnost) a také plán zisku, se liší pro každý druh. Za určitých podmínek jedinci páchají infanticidu, která nevede k vytěžení žádného zisku. Tyto případy jsou poté označovány jako ne-adaptivní nebo také patologické, ale mohou být i neutrální. (Hrdy, 1979).

Rozptýlené, ale přesto rozsáhlé výskyty infanticidy mezi primáty, vyvolávají otázku vnitrodruhové variace. Faktory jako je sezónnost v chovu, spolupráce mezi jednotlivci na ochranu mláďat, marginální stanoviště a nízké vnitřní míry přirozeného přírůstku mohou převážit jiné nátlaky jako například krátkou délku samčího funkčního působení, která zapříčiňuje volbu pro infanticidu. V rámci stejného druhu se může infanticida projevit v některých areálech, ale v jiných se nevyskytuje, jak dokazují proměnlivé exprese infanticidního chování u hulmanů posvátných (*Semnopithecus entellus* Dufresne, 1797). Nejvíce zřejmým faktorem, ovlivňujícím fakultativní expresi infanticidního chování, je hustota populace. Pokud dojde k pohlavnímu selektování infanticidou, je to významná příčina mortality. Jako taková má podstatné důsledky pro vývoj chování, zejména pak u vzorců chování mezi samci a samicemi, pro samičí reprodukční fyziologii a pro vzorování pohlavní vnímavosti samice. (Hrdy, 1979).

Vzhledem k tomu, že infanticida výrazně snižuje inkluzivní fitness rodičů oběti (Chapman et Hausfater, 1979; Packer et al., 1988), rodiče podle očekávání vyvíjí strategie, které tomuto jevu zabraňují či předcházejí (Chapman et Hausfater, 1979; Butynski, 1982). Výsledkem bylo vytvoření několika mechanismů, které fungují jako protiopatření a zabraňují infanticidě samotné (Hrdy, 1979; Hausfater, 1984; van Noordwijk et van Shaik, 2000; Wolf et Macdonald, 2004). Mohou zahrnovat přímý útok (buď útok jednotlivce nebo útok skupiny jako koalice) nebo zamezení infanticidě zvířat. Důvtipnější reakce mohou zahrnovat promiskuitu, teritorialitu nebo předčasně ukončenou březost (Hrdy, 1979; van Noordwijk et van Shaik, 2000; Wolf et Macdonald, 2004).

3.2.2 Mechanismy bránící infanticidě

3.2.2.1 Ukončení březosti

Ukončení březosti je někdy též označováno jako „Bruce efekt“ nebo potrat, či blokáda březosti. Nejprve byl pozorován u domácí myši (*Mus musculus* Linnaeus, 1758) (Bruce, 1959; Bruce, 1960; Bruce et Parkes, 1961). Samice připuštěné v nedávné době, byly umístěny k cizím samcům nebo do jejich těsné blízkosti. Zejména pak přítomnost samců různého kmene měla za následek ukončení březosti. Stejného efektu bylo dosaženo s umístěním samice společně s vykastrovanými samci. Za těchto podmínek došlo k blokáde implantace a samice se vrátila do říje během 4 – 5 dnů po původním páření. Aby bylo prokázáno,

že nedošlo k superfetaci, byli použiti geneticky označení testovací samci jiného kmene (Bruce, 1959).

V rámci tohoto pokusu bylo zjištěno, že březost nebyla nijak blokována u samic, které se vrátily k jejich původnímu samci poté, co byly odděleny po dobu 24 hodin. Bruce efekt se nedostavil ani v případě, že byla samice držena v přítomnosti dalších samic. Vše nasvědčuje tomu, že přítomnost dalších samic může naopak pomoci ke stabilizaci březosti (Bruce, 1959; Bruce, 1960).

Samice tedy spontánně přeruší svou březost po příchodu nového samce. Ukončení březosti může nastat v období před nitroděložní implantací oplodněného vajíčka nebo během střední až pozdní březosti. Tyto rozdíly jsou zaznamenány i v rámci stejného druhu (Stehn et Richmond, 1975; Storey et Snow, 1990).

Březost je ukončena pravděpodobně vlivem psychického a fyzického stresu na danou březí samici, který je vyvolán příchodem nového samce. Tímto způsobem samci mnohem efektivněji snižují čekací dobu na oplodnění nově získané samice, než kdyby měli napadat březí samice nebo mláďata. Přerušování březosti na druhé straně je často i adaptivní reprodukční strategií. Samice dá přednost brzké ztrátě, namísto investování do plodu, který by byl velmi pravděpodobně zabit po narození (Agoramoorthy et al., 1988).

U březích samic je pravděpodobnost Bruce efektu dána přítomností potencionálně infanticidních samců. Kde je riziko mnohem větší než je tomu u samců nevykazujících infanticidní sklony. Tyto údaje ukazují, že samice jsou schopny posoudit riziko pro své budoucí potomky a upravit podle toho svou reprodukční taktiku. Samice, které nevykazovaly Bruce efekt v přítomnosti infanticidních samců, utrpěly mnohem větší ztrátu mláďat, než ty v přítomnosti ne-infanticidních samců, což demonstruje výhodu blokování březosti (Elwood et Kennedy, 1990).

Blokáda březosti samic byla pozorována u skupin s jedním samcem, které byly převzaty samcem novým. Dále byla pozorována po dosažení nejvyššího dominantního postavení u skupin s více samci, kde měl daný samec dříve postavení nižší (Berger, 1983; Pereira, 1983; Mori et Dunbar, 1985; Agoramoorthy et al., 1988; Colmenares et Gomendio, 1988). Tato tvrzení se shodují s faktem, že samci imigrující v nedávné době nebo samci, kteří převzali skupinu samic jsou zpravidla infanticidní. Nicméně skutečnost, že samice se obvykle po těchto potratech s novým samcem páří (Berger, 1983; Mori et Dunbar, 1985; Colmenares et Gomendio, 1988), rovněž naznačuje, že ukončení březosti by mohlo být součástí

mechanismu intersexuálního výběru. Samice by potratila potomky dříve zplozené s nízkou kvalitou a byla by oplozena samcem vyšší kvality (Storey, 1994).

Bruce efekt je tedy součástí strategie, která zabraňuje ztrátě mláďatě infanticidou, predátory nebo mnohými jinými stresovými faktory, z čehož lze vyvodit obecnou strategii zabraňující zbytečnému plýtvání energií na produkci potomstva, které by mohlo být ztraceno (de Catanzaro et Macnive, 1992).

Studie u zebry stepní (*Equus burchelli* Gray, 1825) prokázaly, že selhání reprodukce bylo významně vyšší v případě, kdy byl cizí samec přítomen ve stádě, než když cizí samec nebyl. Pravděpodobnost selhání reprodukce byla až třikrát větší. Postnatální mortalita hříbat byla čtyřikrát vyšší za přítomnosti cizích samců než pouze otců. Zároveň byla pravděpodobnost úmrtí hříběte největší v případě, když nový samec vstoupil do stáda právě po zabřeznutí a klesala s prodlužující se dobou mezi zabřeznutím a datem příchodu samce. Přežití mláďat se zvýšilo na více než 60% poté, co hříbě dosáhlo 1 měsíce věku. Tyto výsledky dokládají jeden z nejvyšších výskytů samčí infanticidy mezi všemi kopytníky, u kterých byla zkoumána (Pluháček et Bartoš, 2000).

3.2.2.2 Mateřská agrese

Výsledky zkoumání několika druhů savců naznačují, že pozorovaný nárůst samičí agresivity v době kojení je zaměřen na ochranu potomstva před infanticidou a to konkrétně jedinci stejného druhu (Svare, 1977; Paul, 1986). Mezi druhy savců se četnost a intenzita agonistického chování samic zvyšuje během pozdní březosti a následující laktace.

Mateřská agrese u hlodavců zdá se odrazuje od infanticidní chování především dospělé samce a samice. Zatímco u ploutvonožců a primátů je nejpravděpodobnější funkcí ochrana mláďat před obecným obtěžováním ze strany jiných jedinců. Ze strany potomka lze mateřskou agresivitu považovat za formu rodičovské investice (Maestripieri, 1992).

Výzkumy týkající se mateřské agresivity u myši přezkoumávají a navrhují model popisující události ovládající toto chování. Zdá se, že hormony vylučované během březosti, způsobují růst mléčné žlázy a tento růst umožňuje samici přijímat stimulaci během sání od svých mláďat v následujícím vrhu. Změny vyvolané sajícím mládětem, z nichž jsou nejdůležitější změny v hypotalamu, mohou být zodpovědné za zahájení agrese. Frekvence kojení a exteroceptivní podněty od mláďat udržují změny v hypotalamu odpovědné za agresi (Svare, 1977).

3.2.2.3 Skupinová obrana

Dalším mechanismem, kterým se mohou jedinci bránit infanticidě je prostřednictvím vytváření koalic tím, že skupiny spolupracují na odražení infanticidy (Hrdy, 1977; Packer et Pusey, 1983).

Zranitelnost mlád'at potencionálním narušitelem by měla klesat v závislosti na stoupajícím počtu partnerů, kteří se účastní na jejich obraně (Packer et Pusey, 1984; Lewis et Pusey, 1997). Mezi africkými lvy se dopouští infanticidy především cizí skupiny samců, které se snaží převzít samice jejich samcům. Samice jsou ve skupině mnohem úspěšnější při obraně svých mlád'at proti skupinám samců než osamělé lvice (Packer et al., 1990) a zároveň ve smečkách od dvou do sedmi samic dochází k mnohem nižšímu výskytu samčího převzetí skupiny, tedy i menšímu výskytu infanticidy než u solitérních samic (Packer et al., 1988). Experimenty také ukázaly, že cizí samci se mnohem více zdráhají přiblížit ke skupině řvoucích samic než k osamocené samici. To také naznačuje, že mateřské skupiny mohou svým řvoucím sborem minimalizovat pravděpodobnost setkání s cizinci (Grinnel et McComb, 1996).

3.2.2.4 Zabránění infanticidě jednotlivcem

Samice s malými mlád'aty, ohroženými infanticidním samcem, se mohou také vyhnout této ztrátě (Hrdy, 1974; Hrdy, 1977; Butynski, 1982). Mlád'ata kojících samic, která se vyhnula případným infanticidním samcům by měla být napadána s mnohem menší frekvencí, než je tomu ve srovnání s kojícími samicemi, které dále pobývají v blízkosti infanticidního jedince stejného druhu. Důkazů pro takové zvýšení benefitu vyhýbajících se samic je velice málo.

Při sledování skupiny hulmana posvátného (*Semnopithecus entellus* Dufresne, 1797) došlo k převzetí skupiny novým samcem. Některé samice opustily svoji rodnou skupinu a dočasně cestovaly s vyhnanými samci nebo se dokonce pokusily následovat samce, který opustil jednu tlupu pro převzetí další (Hrdy, 1977). Po samčím převzetí lví smečky mohou matky následovat svá starší mlád'ata do nových oblastí a dočasně se stávají kočovnými (Packer et Pusey, 1983). U hlodavců samice veverek a svišťů mohou přesunout své vrhy pryč, když je jejich území převzato infanticidním samcem (McLean, 1983; Coulon et al., 1995). Tímto způsobem samice alpských svišťů (*Marmota marmota* Linnaeus, 1758) úspěšně odstavily svá mlád'ata (Coulon et al., 1995).

Samice malých hlodavců odchází z míst, kde se jim nepodařilo odchovat svá mláďata. Je to strategie pro zabránění v budoucí infanticidě, protože v případě, že samice ztratí svůj vrh, může být prospěšnější hledat nové hnízdo na místě s ne-infanticidními sousedy (Sherman, 1981; Wolf et Cicirello, 1989).

3.2.2.5 Promiskuita

Promiskuita neboli páření s několika samci je poměrně běžný jev, který byl zaznamenán alespoň u 133 druhů a bylo navrženo několik jejích evolučních výhod (Wolf et Macdonald, 2004).

Promiskuitou mohou samice zmást samce nebo zamaskovat otcovství svých vrhů. Přesvědčí tedy samce, aby toleroval jejich mláďata po narození, protože by to mohly být jeho vlastní potomci (Hrdy, 1974; Hrdy, 1977; Hrdy 1979). Samice mohou zaměnit pravou paternitu pářením s více než jedním samcem během pravidelné říje nebo po zabřeznutí, tedy při takz. pseudoestru. V obou případech by se promiskuita samice měla zvýšit úměrně s rizikem infanticidy a infanticidní samci by neměli zabíjet potomky předchozích sexuálních partnerů (Hrdy, 1979).

Ve studii o reprodukci domácích koní bylo prokázáno, že klisna odvezená k hřebci, po svém návratu vykazovala promiskuitní chování. Krátce po svém návratu byla pozorována opakovaná sexuální aktivita buď hřebce, nebo dominantního valacha. Klisna svým promiskuitním chováním manipuluje se samčím posouzením paternity. Je-li po návratu z připouštění oddělena v jiné ohradě od domácího hřebce či valacha a nemůže je tak zmást o paternitě, dochází k sedminásobně vyššímu výskytu potratu. To může vysvětlovat vyšší výskyt ztráty plodu u domácích koní vyskytující se přibližně v 40 % březosti. Formulovali tedy závěr, že běžná přeprava klisny za účelem páření a pak návrat zpět do domovské stáje s hřebci nebo valachy, kteří nejsou otcí plodu, je hlavní příčinou vysokého procenta selhání reprodukce u domácích koní (Bartoš et al., 2011).

Protože pářicí aktivita, včetně promiskuitního páření, může zahrnovat náklady pro samici a páření s nedominantním samcem neposkytuje žádné výhody pokud se jedná o snížení pravděpodobnosti infanticidy, měly by samice spíše preferovat dominantní potencionálně infanticidní samce jako své sexuální partnery (Birkhead et Moller, 1992; Hood, 1994). Další důvod promiskuity je, že vrhy více promiskuitních samic by měly mít menší

praděpodobnost, že budou napadeny samci než vrhy méně promiskuitních samic (Ebensperger, 1998; Hrdy, 1977; Wolf et Macdonald, 2004).

3.2.2.6 Teritorialita

Teritorialita je další strategií, která je brána jako možnost jedince zabránit infanticidě. Je to obrana teritoria tak, aby se potencionální narušitelé drželi dále od ohrožených mlád'at. Tento model je také často označován jako hypotéza obrany mlád'at a byla použita k vysvětlení samičí teritoriality mezi hlodavci (Sherman, 1981; McLean, 1983; Wolf, 1993). Agrese a teritoriální obrana u malých savců je nejsilnější v období kojení a je zaměřena na další samice, u kterých je největší riziko pravděpodobnosti spáchání infanticidy. Agrese a teritorialita tudíž nejsou zaměřeny na ostatní potravinové konkurenty, u kterých se předpokládalo, že jsou jejich hlavní příčinou. Teritorialitu za účelem obrany potravy nepřispívá ani fakt, že samice jsou stejně teritoriální a agresivní i v období největšího množství potravy (Wolf, 1993).

Hypotéza obrany mlád'at předpokládá, že teritorialita by měla být zaměřena proti všem jedincům stejného druhu, kteří by mohli spáchat infanticidu (tedy proti samicím i samcům stejně). Kromě toho by měla obrana území být silnější v době, kdy jsou mlád'ata nejzranitelnější a na místech nejbliže k hnízdní noře (Wolf, 1993).

Studie provedená u sýslů kolumbijských (*Spermophilus columbianus* Ord, 1815) prokázala, že každá dospělá samice si založila malý home range a aktivně bránila jeho část jako své teritorium. Všechny samice, které pronikaly na území, byly vyhnány (Festa-Bianchet et Boag, 1982). Infanticidy se u sýslů dopouští samice, přestože mají samci stejně rovný přístup k mlád'atům (Hare, 1991). Samičí teritorialita je směřována stejně proti samcům i samicím. Teritoriální chování se zvýšilo po páření, pokleslo během pozdní březosti, vyvrcholilo během kojení a opět pokleslo po vnoření mlád'at. Zdá se, že adaptivní význam samičí teritoriality opravdu souvisí s ochranou mladistvých (Festa-Bianchet et Boag, 1982).

Intenzita samičí teritoriality se s několika výjimkami zvyšuje během těhotenství, vrcholí během rané poloviny laktace a klesá po odstavení kojenců (Maestripieri, 1992). Teritorialita je mnohem intenzivnější v blízkosti samičích hnízd spíše, než na periférii jejich teritorií (Wolf et al., 1983; Murie et Harris, 1988).

Dále by hnízda nebo nory, které obsahují kojená mlád'ata měla být lokalizována v centru (tedy daleko od sousedů stejného druhu) spíše než na perifériích území. Pravděpodobnost,

že dojde u samice ke ztrátě mládřat vlivem jedinců stejného druhu, by měla klesnout s velikostí území nebo intenzitou obrany (Ebensperger, 1998).

Hypotéza obrany mládřat může platit i pro jiné savce. Zejména u lachtana hřivnatého (*Otaria byronia* de Blainville, 1820) mládřata samic zůstávají v koloniích, kde jsou více chráněna před obtěžováním a infanticidou subordinátními samci než mládřata samic tvořících osamělé samec – samice chovné páry. Samice tedy mají prospěch ze skupinové chovu prostřednictvím zvýšeného přežívání svých mládřat. Vyloučením subordinátních samců z harémového území a dominantní držení harému samci poskytuje nepřímou ochranu samic a jejich mládřat (Campagna et al., 1992).

3.2.3 Samičí infanticida

Zabíjení nepříbuzných mládřat (obvykle označováno jako infanticida) je typicky považováno za samčí typ chování. Některé výzkumy ukázaly, že samice mohou páchat infanticidu taktéž a v některých případech častěji než ji provádí samci. Samčí infanticida představuje sexuální strategii (Hausfater et Hrdy, 1984; Hrdy, 1979; Packer et Pusey, 1983; Sherman, 1981). U samic je nejčastější proximátní příčinou infanticidy kompetice o reprodukční zdroje a vykořisťování mládřat. V první řadě je zabíjení závislých mládřat jiných samic žijících buď ve stejné skupině nebo v sousedním teritoriu. Infanticidní samice získají přístup k omezeným zdrojům (Digby, 2000). Kojenecké vykořisťování se označuje za kanibalismus, při kterém infanticidní samice benefituje z použití oběti jako potravy (Hrdy, 1979; Sherman, 1981). Samičí infanticida je spojována s benefity. Mezi přímé přínosy patří vykořisťování mládřete a následný kanibalismus. Nepřímým přínosem je omezení konkurence o zdroje. Samice nejčastěji napadají vrhy nedalekých sousedů a tím zároveň odstraňují nejbližší konkurenty (Tuomi et al., 1997).

3.2.4 Sezónní druhy

Infanticida mezi dospělými samci jako jejich samčí reprodukční strategie, je velmi rozšířená. Podle hypotézy sexuálního výběru, samci zabijí potomky cizích samců brzy po převzetí samičí skupiny (Hrdy, 1979). Tito samci mají pak přímý užitek z infanticidy, protože samice se velmi rychle dostanou zpět do rozmnožovací kondice. Mnohem rychleji, než kdyby odchovávala mládřata předchozího samce. A kromě toho samci mohou snížit reprodukční úspěch předchozích samců s nízkými náklady sami na sebe (Trivers, 1985).

Důkazy podporující tuto hypotézu, dosvědčené útoky a následným úmrtím mláďat, byly získány od řady druhů u primátů (Hrdy, 1979), šelem (Packer et Pusey, 1984) a hlodavců (Labov et al., 1985). Nicméně tyto důkazy se netýkaly žádného sezonně se rozmnožujícího druhu. To je důležité, protože při vytváření modelů se ukazuje, že dokonce i relativně krátký interval mezi úmrtím potomka a znovu zabřeznutím může učinit infanticidu jako samčí reprodukční strategii neobhájitelnou (Hausfater, 1984). Nicméně je možné tvrdit, že infanticida by mohla ještě poskytnout omezenou reprodukční výhodu u příchozích samců během sezonního páření, jestliže ztrátou vrhu v jednom roce se zvýší samičí fertilita z úrovně plodnosti v následující sezóně (Hausfater et Hrdy, 1984). Takto může být tedy infanticida upřednostňována u sezónních druhů.

Bartoš et Madlafousek (1994) se ve své studii zabývali možností infanticidy u striktně sezonního druhu, jakým je jelen evropský (*Cervus elaphus*). Byla to vůbec první studie u samců druhu, který se rozmnožuje pouze v pářící sezóně a poté následuje u samic dlouhá fyziologická perioda reprodukčního klidu. Prokázali, že útoky na mláďata způsobující viditelné poranění často vedoucí k úmrtí mláďete, byla velmi četná a úmrtnost byla mnohem vyšší ve stádech, kde se změnil dominantní jelen mezi zplozením a porodem, než v těch stádech, kde dominantní hierarchie zůstala stabilní.

Nový dominantní jelen, může mít prospěch z infanticidy, protože dojde ke zvýšení plodnosti laně v následující sezóně po výměně předchozího alfa jelena. Větší plodnost laní po ztrátě závislého mláďete může být důsledkem zlepšení kondičního stavu samice. Obecně nekojící samice mají větší šanci k reprodukci než kojící (Clutton-Brock et al., 1987).

V této studii jsme se zaměřili na studium samčí infanticidy u jelenovitých chovaných v zoo. Protože infanticida jako důsledek přímého napadení samcem je zřídka zaznamenáno člověkem, předpokládali jsme, že jako v celé řadě jiných studií (Hrdy 1977, Bartoš et al. 2011 atd.) budeme moci usuzovat na výskyt infanticidy z nepřímých důkazů. Ukazatelem nepřímých důkazů může být „selhání reprodukce“, tedy, že nedojde k reprodukci, ačkoliv je ve stádě zdravý, dospělý samec a zdravé, dospělé samice a přesto nedojde k narození mláďete. Kde byl předpoklad, že by reprodukce i přežívání mláďat mělo být ovlivněno nebezpečím infanticidy u jelenů, měla by existovat vyšší pravděpodobnost selhání reprodukce v situaci, kdy je cizí samec (samec, který není otcem fětu či čerstvě narozených mláďat) přítomen, ve srovnání se situací, kdy přítomen nebyl. Pokud samice vnímá přítomnost cizího samce v okolí jako potencionální hrozbu budoucí infanticidy, měla by být vyšší pravděpodobnost selhání reprodukce při přítomnosti cizího samce ve vedlejším výběhu ve srovnání se situací,

kdy cizí samec v chovu není. Testovali jsme proto dvě hypotézy: 1) Selhání reprodukce bude vyšší, když bude přítomen ve stádě cizí samec, než když přítomný nebude. 2) Pokud bude cizí samec přítomen, bude pravděpodobnost mortality mláďat vyšší, než když přítomen nebude.

4 Materiál a metody

4.1 Sběr dat

Sběr dat byl uskutečněn od května roku 2014 do března roku 2015 za pomoci dotazníkového šetření. Data byla nasbírána z českých zoologických zahrad. Jedná se konkrétně o následující zahrady:

Zoologická a botanická zahrada města Plzně

Zoologická zahrada Ústí nad Labem

Zoologická zahrada Olomouc

V Zoo Plzeň se jednalo o druhy sambar ostrovní (*Rusa timorensis* de Blainville, 1822) a wapiti kalifornský (*Cervus canadensis nannodes* Merriam, 1905). V Zoo Ústí nad Labem byl chován jelen bělohubý (*Cervus albirostris* Przewalski, 1883) a sika vietnamský (*Cervus nippon pseudoaxis* Gervais, 1841). V Olomouci to byly druhy jelena evropského (*Cervus elaphus*), daňka evropského (*Dama dama* Linnaeus, 1758), wapiti sibiřského (*Cervus sanadensis sibiricus* Severcov, 1873) a soba (*Rangifer tarandus*). Celkem se tedy podařilo nasbírat kompletní údaje o osmi druzích ve třech zoologických zahradách.

Dotazník byl vyplněn na základě evidenčních tabulek z databází zaslaných ze zoologických zahrad s následným osobním řešením nejasností s ošetřovateli.

Z původního obsáhlého dotazníku, byl vytvořen kratší pro lepší přehlednost a jednodušší manipulaci s dotazníkem. Cílem bylo získat co nejvíce dat ohledně celého života každé chované samice. Přičemž se zaznamenávají i sezóny, kdy daná samice neporodila, případně nebyla vůbec březí. Podmínkou bylo stáří nejméně 2 roky.

Údaje ze zoo byly zadány do tabulky Microsoft Excel. Kde jeden řádek představoval jeden rok dané samice chované v zoo a pokud porodila, informace o mláděti. Dále se u samice zjišťoval celkový počet mláďat, z toho počet mláďat samčího pohlaví. U otců respektive samců se zaznamenávalo, zda byli přítomni během říje, popřípadě během porodu. Kolik zplodili potomků a jaké bylo jejich pohlaví. Jako další údaj byly uváděny počty samců a samic ve výběhu a mimo něj ve stejné zoo v říji a během času od porodu po odstav.

4.2 Statistická analýza

4.2.1 Selhání reprodukce

V souvislosti s tím, že reprodukce a přežívání mláďat by měly být ovlivněny nebezpečím infanticidy cizími samci, byly použity pouze údaje ze zoologických zahrad, kde byl přítomný jak otec, tak alespoň dočasně i cizí samec. Důležitým faktem bylo, zda byl přítomen ve stejném stádě, nebo pokud byl za plotem, tedy vedle, nebo nebyl vůbec. Díky tomuto předpokladu byl vyloučen druh sambar ostrovní, wapiti kalifornský a sika vietnamský. U těchto druhů údaje nebyly pro vlastní analýzu použity, ačkoliv pro ně data nasbírána byla.

K analýze jsme použili zobecněný lineární smíšený model (GLMM, PROC GLIMMIX GLIMMIX, SAS 9.4) pro binární rozdělení dat. „LINK FUNCTION“ byl logit. Abychom se vypořádali s měřením na stejném zvířeti respektive samici a stejné zoologické zahradě, byl kód samice a zoologická zahrada použit jako náhodný efekt. Jako pevný efekt byly použity tyto faktory: umístění cizího samce (cizí samec nebyl přítomen, cizí samec byl umístěn ve stejném výběhu s otcem a samicemi, cizí samec byl umístěn v jiném výběhu, který sousedí s výběhem se samcem a samicemi), druh (wapiti sibiřský, daněk evropský, jelen bělohubý, jelen evropský, sob), věk samice (od dvou do 17 let), počet předchozích mláďat samice (0 - 11), pohlaví mláďete (samec, samice), počet přítomných samců v chovu (1 – 7), počet přítomných samic (1 – 10), počet přítomných mláďat (0 – 13), rok (1982 – 2015), zoologická zahrada (Olomouc, Ústí nad Labem). Závisle proměnou byla reprodukce (reprodukce ano, reprodukce ne) a model byl nastaven na výpočet pravděpodobnosti selhání reprodukce.

Konstruovali jsme GLMM tak, že jsme zařadili do modelu nejdříve faktory, u kterých jsme očekávali, že budou mít vliv na reprodukci. To znamená přítomnost cizího samce a k tomu byly postupně přidávány další pevné faktory a testovali jsme, jestli tento základní vztah ovlivňují. Pokud tyto faktory nevykázaly statisticky významný efekt, tak byly posléze z modelu opět vyjmuty a nebude o nich v textu dále řeč.

Pro každou kategoriální proměnou, zařazenou do GLMM jako pevný efekt, byly vypočteny průměry nejmenších čtverců („Least Square Means“ – LSMEANS) a detailní rozdíl byly testovány pomocí t-testu s Tukey-Kramerovou adjustací pro mnohonásobná srovnání.

4.2.2 Mortalita

I zde byl použit zobecněný lineární smíšený model pro binární rozdělení dat. Závisle proměnou byla zde mortalita mláděte (mládě po porodu uhynulo nebo přežilo prvního půl roku svého života) a testovala se pravděpodobnost, že mládě uhynie. Pro tuto část analýzy byla použita pouze data, kdy se mládě v chovu narodilo. Postup byl obdobný. Hlavní testovaný pevný efekt, byla přítomnost cizího samce. Přičemž za potencionální pevné efekty byly použity stejné pevné efekty jako v prvním modelu. Za náhodný efekt byl použit kód samice (nestovaný do druhu) a zoologická zahrada.

5 Výsledky

Dotazník pro chov jelenovitých vyplnily celkem tři zoologické zahrady z ČR. V první části jsou analyzovány příčiny selhání reprodukce, ve druhé části pravděpodobnost mortality mláďete.

5.1 Selhání reprodukce

5.1.1 Testování pevných efektů

Faktory, u kterých se použitým modelem prokázalo, že mají statisticky významný vliv: umístění cizího samce, skupina mláďat, druh a věk samice.

Statisticky významné bylo: umístění cizího samce ($F_{(2, 346)} = 7,73$, $p = 0,0005$, Tabulka 1), skupina mláďat ($F_{(1, 346)} = 24,79$, $p < 0.001$, Graf 1), druh ($F_{(4, 118,3)} = 5,46$, $p = 0,0005$, Tabulka 2), věk samice $F_{(1, 346)} = 47,40$, $p < 0.0001$, Graf 2).

Tabulka č. 1: Pravděpodobnost selhání reprodukce podle toho, kde se vyskytoval cizí samec (LSMEANS \pm S. E.).

Kde byl umístěn cizí samec	LSMEANS	S. E.	DF	t	Pr > t
Doma	-0.1181	0.3704	178.8	-0.32	0.7503
Nebyl	-0.3219	0.2651	103.5	-1.21	0.2274
Vedle	-1.9467	0.4162	311.5	-4.68	<.0001

V rozporu s tím, co jsme předpokládali, když byl samec umístěný ve vedlejší výběhu („vedle“), tak pravděpodobnost selhání reprodukce byla nižší než když byl umístěn ve společném výběhu („doma“ $t=3,18$, $P=0,005$), nebo když v chovu vůbec nebyl („nebyl“ $t=3,90$, $P=0,0003$). Pravděpodobnost selhání reprodukce byla statisticky stejná, pokud cizí samec v chovu nebyl vůbec nebo byl ve společném výběhu s otcem mláďete ($t=0,51$, NS).

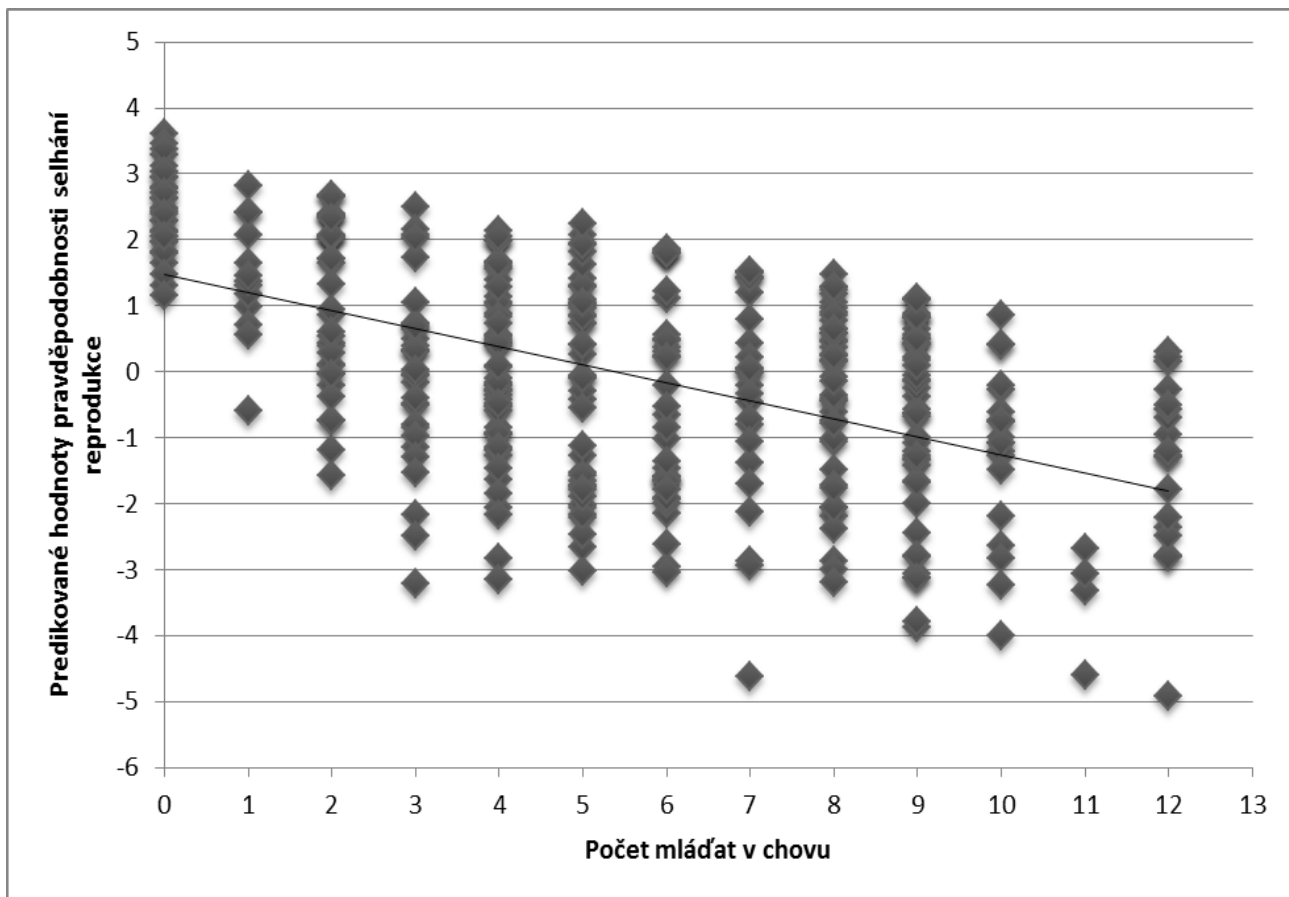
Tabulka č. 2: Pravděpodobnost selhání reprodukce pro jednotlivé zúčastněné druhy (LSMEANS ± S. E.).

DRUH	LSMEANS	S. E.	DF	T	PR > T
Wapiti sibiřský	0.01766	0.2495	52.46	0.07	0.9439
Daněk evropský	-3.2657	0.7264	346	-4.50	<.0001
Jelen bělohubý	-0.7076	0.3971	51.49	-1.78	0.0807
Jelen evropský	-0.1611	0.7035	130.9	-0.23	0.8193
Sob	0.1389	0.3222	75.41	0.43	0.6676

Při zohlednění všech ostatních faktorů v GLMM byla pravděpodobnost selhání reprodukce nejnižší u daňka evropského a relativně nejvyšší u soba.

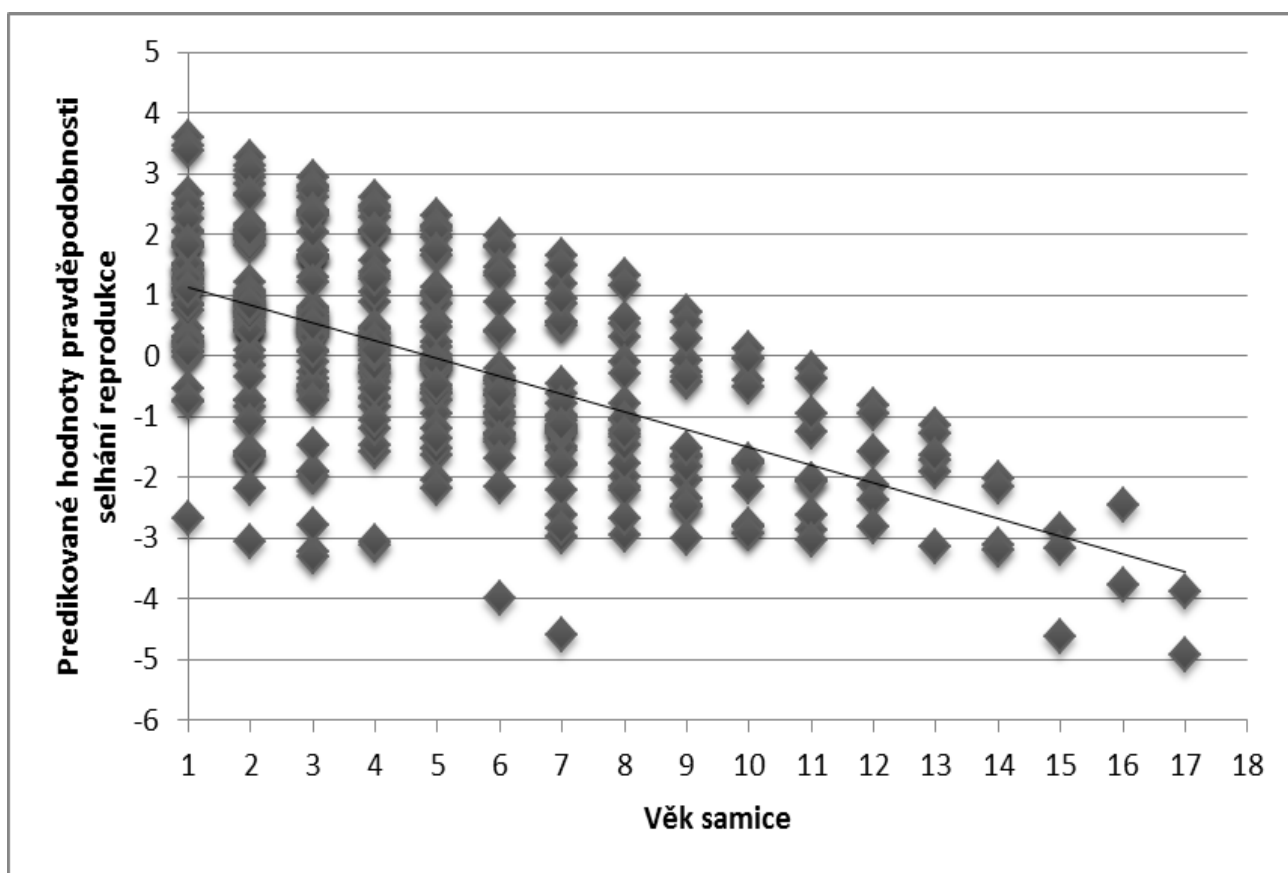
5.1.2 Testování počítatelných efektů

Graf č. 1: Predikované hodnoty pravděpodobnosti selhání reprodukce v závislosti na počtu mlád'at v chovu.



Čím bylo méně mlád'at ve stádě, tím byla pravděpodobnost selhání reprodukce vyšší.

Graf č. 2: Predikované hodnoty pravděpodobnosti selhání reprodukce v závislosti na věku samic.



Čím byla samice starší, tím byla pravděpodobnost selhání reprodukce menší.

5.2 Mortalita mlád'at

5.2.1 Testování pevných efektů

Uplatnily se pouze dva pevné efekty, u kterých se použitým modelem prokázala statistická významnost - umístění cizího samce a počet mlád'at ve stádě.

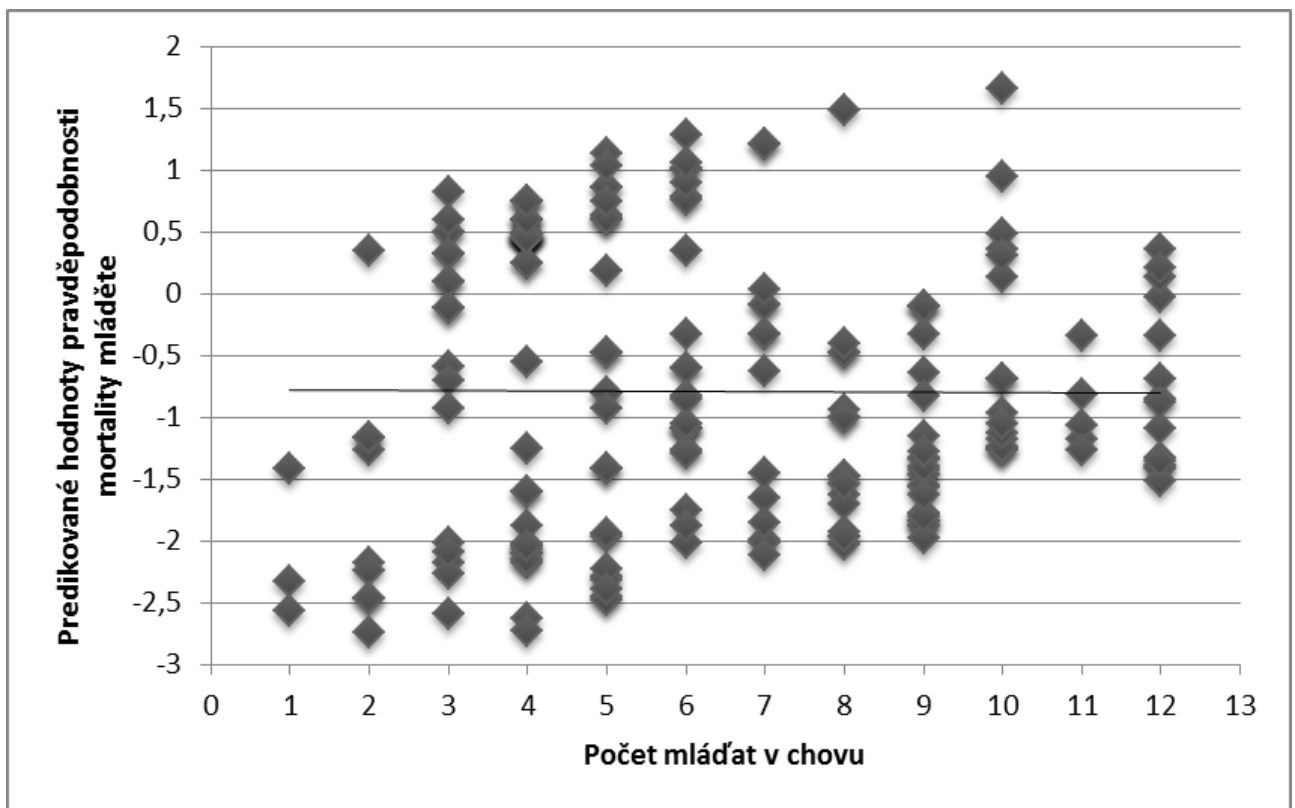
Statisticky významné pevné efekty kategoriální byly: umístění cizího samce ($F_{(2, 160.8)} = 7,04$, $p = 0,0012$, Tabulka 4) a skupina mlád'at ($F_{(1, 198)} = 4,16$, $p = 0,0427$, Graf 3).

Tabulka č. 3 Pravděpodobnost, že nastane mortalita mláděte podle toho, kde byl umístěn cizí samec (LSMEANS ± S. E.).

UMÍSTĚNÍ CIZÍHO SAMCE	ESTIMATE	STANDARD ERROR	DF	T VALUE	PR > T
doma	-1.2151	0.7404	1.684	-1.64	0.2648
nebyl	-1.0508	0.6258	1.083	-1.68	0.3275
vedle	0.5566	0.6201	1.136	0.90	0.5194

Pravděpodobnost, že nastane mortalita mláděte, byla vyšší, když byl samec ve vedlejším výběhu („vedle“) ve srovnání jak s tím, když nebyl vůbec ($t=-3,50$, $P=0,002$), tak s tím, když byl umístěn do stejného výběhu s otcem mláděte a samicemi („doma“, $t=-2,98$, $P=0,01$). Pravděpodobnost mortality mláděte se statisticky nelišila, ať byl cizí samec ve výběhu s otcem mláděte a samicemi, nebo nebyl v chovu vůbec ($t=-0,31$, NS).

Graf č. 3: : Predikované hodnoty pravděpodobnosti mortality mláděte v závislosti na počtu mlád'at v chovu.



S počtem mlád'at ve skupině stoupala velmi mírně pravděpodobnost mortality.

6 Diskuze

Tato práce měla za úkol zjistit, zda probíhá infanticida u jelenovitých, tedy jestli dochází k nepřímým důkazům infanticidy jako je selhání reprodukce v přítomnosti cizího samce a pravděpodobnost mortality mláďete. Cizím samcem se zde rozumí samec, který byl přítomný v období reprodukce a byl buď přímo s předpokládaným otcem a jeho samicemi, nebo se nacházel ve vedlejším výběhu.

Naše hypotézy se nepotvrdily. Prokázali jsme, že pravděpodobnost selhání reprodukce byla stejná, pokud cizí samec v chovu nebyl vůbec nebo byl ve společném výběhu s otcem a jeho samicemi. To je pravděpodobně zapříčiněno tím, že otec mláďat, tedy dominantní samec se dokáže vypořádat se sociálně slabším cizím samcem a otec tak nemá strach z následné konkurence při reprodukci. Mláďata tedy nejsou ohrožena infanticidou, protože otec si je jistý svou paternitou. (Toto tvrzení potvrdili i některé zoo, které často neoddělují prokazatelně slabší submisivní samce – nehrozí zde riziko ztráty mláďat).

Infanticida byla prokázána u jelena evropského. Kdy samci napadali mláďata nejčastěji s využitím předních nohou nebo paroží. Tyto útoky byly opakovaně pozorovány především na krmných místech. Mláďata si odnesla poranění vedoucí k jejich velmi často k jejich úmrtí. Samotná úmrtnost mláďat byla mnohem vyšší ve stádech, kde se změnil dominantní jelen než ve stádech, kde sociální hierarchie zůstala stejná, tudíž kde nedošlo k výměně samců (Bartoš et Madlafousek, 1994).

Naproti tomu jsme zjistili, že selhání reprodukce bylo nejnižší v případě, kdy byl cizí samec umístěn ve vedlejším výběhu. Kdy jsme předpokládali, že naopak bude selhání reprodukce vysoké, protože si otec mláďat nebude jistý svým otcovstvím. Tento výsledek můžeme interpretovat tak, že reprodukce sice není ovlivněna nebezpečím infanticidy, ale naopak se možná projevuje potencionální kompeticí spermií. Tedy otec, který je v jiném výběhu než cizí samec, si nemůže prosadit své sociální postavení, jako tomu bylo v případě, že byli umístěni společně a reaguje zvýšenou reprodukční aktivitou (Bro-Jorgensen, 2011, Dixson et Anderson, 2004, Gomendio et al., 2006, Pound et Gage 2004) a zvýšenou produkcí spermií (Dixson et Anderson 2004, Gomendio et al. 2006, Pound et Gage 2004), což by mohlo vést ke zlepšení reprodukce jako takové.

Kompetice spermií byla prokázána např. u hraboše pensylvánského (*Microtus pennsylvanicus* Ord, 1815). Samci hraboše zvýšili investované množství spermatu v případě, že k páření se samicí docházelo za přítomnosti pachů dalších samců. Tato investice spočívá ve zvýšeném množství spermií při detekci nebezpečí v podobě dalších samců. Při páření

s vysokým rizikem kompetice spermií může být až o 16 % více spermií než při páření v souvislosti s nízkým nebo běžným rizikem kompetice (delBarco-Trillo et Ferkin, 2004).

Dále jsme prokázali, že čím bylo více mláďat ve stádě, tím byla menší pravděpodobnost selhání reprodukce a zároveň čím byla samice starší, tím byla pravděpodobnost selhání reprodukce menší. Starší samice je mnohem znalejší a má zkušenosti s předešlých let a případných reprodukčních neúspěchů. Samice může vyvinout několik mechanismů, které zabrání selhání reprodukce.

Ve výsledcích pro pravděpodobnost mortality se uplatnily pouze dva pevné efekty a to umístění cizího samce a počet mláďat ve skupině. Pravděpodobnost mortality mláďete byla vyšší, když byl samec ve vedlejším výběhu. Patrně zde hraje roli, že samice není schopna přesvědčit samce ve vedlejším výběhu, že by i on mohl být otcem mláďete stejně jako samec, se kterým sdílí výběh. A pravděpodobnost mortality mláďete se nelišila za přítomnosti cizího samce s otcem mláďete a jeho samicemi nebo v případě, že nebyl vůbec. Cizí samec umístění společně s otcem je často submisivní, tudíž otec nepochybuje o svém otcovství.

Bartoš et al. (2011) ve své studii zabývající se reprodukcí domácích koní zjistili, že pokud jsou klisny převáženy daleko od domova za účelem páření a posléze se vrátí do své stáje, tedy do blízkosti známého samce, který není otcem jejího plodu, dochází u nich ke zvýšené pravděpodobnosti přerušení březosti. Klisna tím, že přeruší březost ušetří energii a vyhne se případné infanticidní ztrátě mláďete od dominantního samce nebo samců v domácí skupině. Přerušování březosti může být až v 31 % případů, zatímco při páření doma je březost mnohem stabilnější.

Je nutné dodat, že tato studie vznikla u druhů chovaných v zajetí a je otázkou zda by vedla ke stejným výsledkům i ve volné přírodě, kde je ale takovéto šetření prozatím velmi komplikované.

V důsledku těchto výsledků by zoologické zahrady neměly přivážet nové samce do stád, kde jsou březí samice nebo mláďata nepříliš stará, protože by mohli být ohroženi samčí infanticidou. Ve výběhu se samicemi by neměli být dva a více dominantních samců. Stejně tak by cizí samci neměli být umístěni v blízkosti výběhu samce a jeho samic, protože se zvyšuje riziko mortality mláďat.

7 Závěr

V této studii jsme se zaměřili na potvrzení samčí infanticidy u jelenovitých chovaných v zoologických zahradách. Konkrétně jsme se zaměřili na výskyt nepřímých důkazů, svědčících o existenci infanticidy jako samčí reprodukční strategie. Tuto infanticidu se nám nepodařilo prokázat. Za přítomnosti cizího samce, umístěného s otcem a matkou mláděte bylo selhání reprodukce stejné jako v případě, kdy cizí samec nebyl přítomný vůbec. Pokud byl ale cizí samec ve vedlejším výběhu, byla pravděpodobnost selhání reprodukce nejnižší. Ze strany otce se v tomto případě jedná nejspíše o potencionální kompetici spermií, která by naopak mohla vést ke zlepšení reprodukce.

Potvrdili jsme, že mortalita mláďat bude větší za přítomnosti cizího samce. V našem případě byla největší pokud se samec nenacházel ve společném výběhu se samicí a jejím mládětem, ale ve vedlejším. Samice při tomto oddělení pravděpodobně není schopna přesvědčit cizího samce, že mládě by mohlo být i tohoto samce. Samice by tak mohla předcházet případné ztrátě staršího mláděte infanticidou, do kterého by investovala značnou část své rodičovské péče.

Z výše prezentovaných výsledků jsme nebyli schopni prokázat, že infanticida mezi jelenovitými probíhá, jak tomu bylo prokázáno u jelena evropského, ale je možné že s větším počtem pozorovaných dat se tento jev prokáže.

Zoologické zahrady by měly na tato zjištění reagovat opatřeními, aby nedocházelo k selhání reprodukce a mortalitě mláďat.

8 Citovaná literatura

- 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 (4). 297 - 308.
- Bartoš, L., Bartošová, J., Pluháček, J., Šindelářová, J. 2011.** Promiscuous behaviour disrupts pregnancy block in domestic horse mares. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 65 (8). 1567 - 1572.
- Bartoš, L., Bubenik, G. A. 2011.** Relationships between rank-related behaviour, antler cycle timing and antler growth in deer: behavioural aspects. *Animal Production Science*. 51 (4). 303 - 310.
- Bartoš, L., Bubenik, G. A., Kužmová, E. 2012.** Endocrine relationships between rank - related behavior and antler growth in deer. *Frontiers in Bioscience*. E4. 1111 - 1126.
- Bartoš, L., Madlafousek, J. 1994.** Infanticide in a seasonal breeder: the case of red deer. *Animal Behavior*. 47. 217 - 219.
- Berger, J. 1983.** Induced abortion and social factors in wild horses. *Nature*. 303. 59 - 61.
- Birkhead, T. R., Moller, A. P. 1992.** Sperm Competition in Birds: Evolutionary Causes and Consequences. Academic Press. London. p 288. ISBN: 0121005410.
- Bowyer, R. T., van Ballenberghe, V., Kie, J. G., Maier, J. 1999.** Birth-site selection by Alaskan moose: maternal strategies for coping with a risky environment. *Journal of Mammalogy*. 4. 1070 - 1083.
- Bro-Jorgensen, J. 2011.** Intra – and Intersexual Conflicts and Cooperation in the Evolution of Mating Strategies: Lessons Learnt From Ungulates. *Evolutionary Biology*. 38. 28 - 41.
- 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 (1). 96 - 103.
- Bruce, H. M., Parkes, A. S. 1961.** An olfactory block to implantation in mice. *Journal of Reproduction & Fertility*. 2. 195 - 196.
- 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 - 4). 1 - 22.
- Campagna, C., Bisioli, C., Quintana, F., Perez, F., Vila, A. 1992.** Group breeding in sea lions: pups survive better in colonies. *Animal Behaviour*. 43 (4). 541 - 548.
- Clutton-Brock, T. H., Guinness, F. E., Albon, S. D. 1982.** Red deer: Behavior and ecology of two sexes. University of Chicago Press. Chicago. p. 378. ISBN: 0226110567.
- Clutton-Brock, T. H., Major, M., Albon, S. D., Guinness, F. E. 1987.** Early development and population dynamics in red deer I. Density dependent effects on juvenile survival. *Journal Animal Ecology*. 56. 857 - 871.
- Colmenares, F., Gomendio, M. 1988.** Changes in female reproductive condition following male take-overs in a colony of hamadryas and hybrid baboons. *Folia Primatologica*. 50 (3 - 4). 157 - 174.
- Coulon, J., Graziani, D., Allainé, M., Poudroux, S. 1995.** Infanticide in the Alpine marmot (*Marmota marmota*). *Ethology Ecology & Evolution*. 7 (2). 191 - 194.
- de Catanzaro, D., Macnive, E. 1992.** Psychogenic pregnancy disruptions in mammals. *Neuroscience and Behavior Reviews*. 16 (1). 43 - 53.
- delBarco-Trillo, J., Ferkin, M. H. 2004.** Male mammals respond to a risk of sperm competition conveyed by odours of conspecific males. *Nature*. 431. 446 - 449.

- Digby, L. 2000.** Infanticide by female mammals: implications for the evolution of social systems. In: van Schaik, C. P., Janson C. H., editors. Infanticide by males and its implications. Cambridge: Cambridge University Press. 178 - 197.
- Dixon, A. F., Anderson, M. J. 2004.** Sexual behavior, reproductive physiology and sperm competition in male mammals. *Physiology Behavior*. 83, 361 - 371.
- Ebensperger, L. A. 1998.** Do female rodents use promiscuity to prevent male infanticide? *Ethology Ecology & Evolution*. 10 (2). 129 - 141.
- Elwood, R. W., Kennedy, H. F. 1990.** The relationship between infanticide and pregnancy block in mice. *Behavioral and Neural Biology*. 53 (2). 277 - 283.
- Feldhamer, G. L., Drickamer, S. V., Merritt, C., Krajewski, C. 2007.** Mammalogy: Adaptation, Diversity, Ecology. The Johns Hopkins University Press. Baltimore. p. 647. ISBN: 0801886953.
- Festa-Bianchet, M., Boag, D. A. 1982.** Territoriality in adult female Columbian ground squirrels. *Canadian Journal of Zoology*. 60 (5). 1060 - 1066.
- Fulbright, T., Ortega, J. A. 2006.** White-tailed Deer Habitat: Ecology And Management on Rangelands. A&M University Press. Texas. p.241. ISBN: 1603449515.
- Geist, V. 1998.** Deer of the World: Their Evolution, Behaviour, and Ecology. Mechanicsburg, Pennsylvania: Stackpole Books. p. 421. ISBN: 0811704963.
- Gomendio, M., Martin-Coello, J., Crespo, C., Magana, C., Roldan, E. R. S. 2006.** Sperm competition enhances functional capacity of mammalian spermatozoa. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 103. 15113 - 15117.

- Goss, R. J. 1983.** Deer Antlers: Regeneration, Function and Evolution. New York: Academic Press. p. 332. ISBN: 9780124120747.
- Grinnel, J., McComb, K. 1996.** Maternal grouping as a defense against infanticide by males: evidence from field playback experiments on African lions. *Behavioral Ecology*. 7. 55 - 59.
- Hare, J. F. 1991.** Intraspecific killing of preweaned young in the Columbian ground squirrel, *Spermophilus columbianus*. *Canadian Journal of Zoology*. 69 (3). 797 - 800.
- Hausfater, G. 1984.** Infanticide in langurs: strategies, counterstrategies, and parameter values. In: Hausfater, G., Hrdy, S. B. *Infanticide: comparative and evolutionary perspectives*. New York: Aldine Publishing Company. 257 - 281.
- Hausfater, G., Hrdy, S. B. 1984.** Infanticide - comparative and evolutionary perspectives. *Current Anthropology*. 25 (4). 500 - 502.
- Hernández-Fernández, M., Vrba, E. S. 2005.** A complete estimate of the phylogenetic relationships in Ruminantia: a dated species-level supertree of the extant ruminants. *Biological Review*. 80 (2). 269 - 302.
- Hiller, I. 1996.** The White-tailed Deer. Texas: TEXAS A&M University Press. p. 115. ISBN: 0890966974.
- Hood, L. C. 1994.** Infanticide among ringtailed lemurs (*Lemur catta*) at Berenty Reserve, Madagascar. *American Journal of Primatology*. 33 (1). 65 - 69.
- Hrdy, S. B. 1974.** Male-male competition and infanticide among the langurs (*Presbytis entellus*) of Abu, Rajasthan. *Folia Primatologica*. 22 (1). 19 - 58.
- Hrdy, S. B. 1977.** The Langurs of Abu: Female and Male Strategies of Reproduction. Cambridge: Harvard University Press. p. 363. ISBN: 0674510585.

- 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 (1). 13-40.
- Chapman, M., Hausfater, G. 1979.** The reproductive consequences of infanticide in langurs: A mathematical model. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 5 (3). 227 - 240.
- IUCN. 2015.** [online]. The IUCN Red List of Threatened Species. [cit. 2015-03-28]. Dostupné z <www.iucnredlist.org>.
- Labov, J. B., Huck, W. U., Elwood, R. W., Brooks, R. 1985.** Current problems in the study of infanticidal behavior of rodents. *The Quarterly Review of Biology*. 60 (1). 1 - 20.
- Laštůvka, Z., Gaisler, J., Krejčová, P., Pelikán, J. (1996).** *Zoologie pro zemědělce a lesníky*. Brno: Konvoj. p. 266. ISBN: 8085615509.
- Lenarz, M. S., Nelson, M., Schrage, M. W., Edwards, A. J. 2009.** Temperature Mediated Moose Survival in Northeastern Minnesota. *The Journal of Wildlife Management*. 73 (4). 503 - 510.
- Lewis, S. E., Pusey, A. E. 1997.** Factors influencing the occurrence of communal care in plural breeding mammals. In: Solomon, N. G., French J., *Cooperative Breeding in Mammals*. New York: Cambridge University Press. 335 - 363.
- Maestripieri, D. 1992.** Functional aspects of maternal aggression in mammals. *Canadian Journal of Zoology*. 70 (6). 1069 - 1077.
- McLean, I. 1983.** Paternal behaviour and killing of young in Arctic ground squirrels. *Animal Behaviour*. 31 (1). 32 - 44.
- Miquelle, D. G. 1990.** Why don't bull moose eat during the rut? *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 27 (2). 145 - 151.

- Mori, U., Dunbar, R. I. 1985.** Changes in the reproductive condition of female gelada baboons following the takeover of one-male units. *Zeitschrift für Tierpsychologie*. 67 (1 - 4). 215 - 224.
- Murie, J. O., Harris, M. A. 1988.** Social interactions and dominance relationships between female and male Columbian ground squirrels. *Canadian Journal of Zoology*. 66 (6). 1414 - 1420.
- Nowak, R. M. 1991.** Walker's Mammals of the World. Baltimore: The John Hopkins University Press. p. 2015. ISBN: 9780801857898.
- Packer, C., Pusey, A. E. 1983.** Adaptations of female lions to infanticide by incoming males. *The American Naturalist*. 121 (5). 716 - 728.
- Packer, C., Pusey, A. E. 1984.** Infanticide in carnivores. In: Hausfater, G., Hrdy, S. B. *Infanticide: Comparative and Evolutionary Perspectives*. New York: Aldine Publishing. 31 - 42.
- Packer, C., Herbst, L., Pusey, A. E., Bygott, J. D., Hanby, J., Cairns, S. J., Borgerhoff-Mulder, M. 1988.** Reproductive success of lions. In: Clutton-Brock, T. H. *Reproductive Success: Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems*. Chicago: The University of Chicago Press. 363 - 383.
- Packer, C., Sheel, D., Pusey, A. E. 1990.** Why lions form groups - food is not enough. *The American Naturalist*. 136 (1). 1 - 9.
- Paul, L. 1986.** Infanticide and maternal aggression: Synchrony of male and female reproductive strategies in mice. *Aggressive Behavior*. 12 (1). 1 - 11.
- Pereira, M. E. 1983.** Abortion following the immigration of an adult male baboon (*Papio cynocephalus*). *American Journal of Primatology*. 4 (1). 93 - 98.
- Pitra, C., Fickel, J., Meijaard, E., Groves, C. 2004.** Evolution and phylogeny of old world deer. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 33 (3). 880 - 895.

- Pluháček, J., Bartoš, L. 2000.** Male infanticide in captive plains zebra, *Equus burchelli*. *Animal Behaviour*. 59 (4). 689 - 694.
- Pluháček, J., Hrabina, P., Robovský, J. 2011.** České názvy živočichů. Savci (Mammalia). Dodatek 2 – jelenovití (Cervidae), kabarovití (Moschidae) a kančilovití (Tragulidae). 42. 281 - 296.
- Pound, N., Gage, M. J. G. 2004.** Prudent sperm allocation in Norway rats, *Rattus norvegicus*: a mammalian model of adaptive ejaculate adjustment. *Animal Behaviour*. 68. 819 – 823.
- Putnam, R. 1988.** The Natural History of Deer. New York: Cornell University Press Ithaca. p. 191. ISBN: 0801422833.
- Sherman, P. W. 1981.** Reproductive competition and infanticide in Belding's ground squirrels and other animals. IN: Alexander, R., Tinkle, R. *Natural Selection and Social Behavior: Recent Research and New Theory*. New York: Chiron Press. 311 - 331.
- Stehn, R. A., Richmond, M. E. 1975.** Male - induced pregnancy termination in prairie vole, *Microtus ochrogaster*. *Science*. 187. 1211 - 1213.
- Storey, A. E. 1994.** Pre-implantation pregnancy disruption in female meadow voles *Microtus pennsylvanicus* (Rodentia, Muridae) - male competition or female mate choice? *Ethology*. 98 (2). 89 - 100.
- Storey, A. E., Snow, D. T. 1990.** Postimplantation pregnancy disruptions in meadow voles - relationship to variation in male sexual and aggressive behavior. *Physiology & Behavior*. 47 (1). 19 - 25.
- Svare, B. B. 1977.** Maternal aggression in mice: Influence of the young. *Biobehavioral Reviews*. 1 (3). 151 - 164.

- Toïgo, C., Jean-Michel, G. 2003.** Causes of sex - biased adult survival in ungulates: sexual size dimorphism, mating tactic or environment harshness? *Oikos*. 101 (2). 376 - 384.
- Trivers, R. L. 1985.** *Social Evolution*. Menlo Park, CA: Benjamin/Cummings. p. 479. ISBN: 9780805385076.
- Tuomi, J., Agrell, J., Mappes, T. 1997.** On the evolutionary stability of female infanticide. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 40 (4). 227 - 233.
- 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. *Infanticide by males and its implications* New York: Cambridge University Press. 322 - 360.
- Wolf, J. O. 1993.** Why are female small mammals territorial? *Oikos*. 68 (2). 364 - 370.
- Wolf, J. O., Cicirello, D. M. 1989.** Field evidence for sexual selection and resource competition infanticide in white - footed mice. *Animal Behavior*. 38 (4). 637 - 642.
- Wolf, J. O., Macdonald, D. W. 2004.** Promiscuous females protect their offspring. *Trends in Ecology & Evolution*. 19 (3). 127 - 134.
- Wolf, J. O., Freeberg, M. H., Dueser, R. D. 1983.** Interspecific Territoriality in Two Sympatric Species of *Peromyscus* (Rodentia: Cricetidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 12. 237 - 242.