

**Česká zemědělská univerzita v Praze**

**Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů**

**Katedra etologie a zájmových chovů**



**Fakulta agrobiologie,  
potravinových a přírodních zdrojů**

**Úloha laterality mozku v soubojích jelena evropského  
v přechodném období před shozením a vytlučením paroží**

**Diplomová práce**

**Autorka práce: Bc. Marie Nováková**

**Obor studia: Zájmové chovy zvířat**

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

**© 2022 ČZU v Praze**



## **Čestné prohlášení**

Prohlašuji, že svou diplomovou práci "Úloha lateralit mozku v soubojích jelena evropského v přechodném období před shozením a vytlučením paroží" 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 13. 4. 2022

---

## **Poděkování**

Ráda bych touto cestou poděkovala vedoucímu diplomové práce, panu prof. Ing. Ludku Bartošovi, DrSc., za odborný a trpělivý přístup a za pomoc při tvorbě statistického modelu. Dále bych také chtěla poděkovat panu Brunovi Essatore, PhD. za poskytnutí videonahrávek jelenů, které byly použity pro potřeby této práce. Děkuji také kolegovi Ing. Štěpánu Zítkovi, který mi poskytl odbornou konzultaci týkající se sbírání a zápisu dat. A v neposlední řadě také děkuji své drahé rodině za jejich ohleduplný přístup a psychickou podporu v dobách mého studia.

# Úloha laterality mozku v soubojích jelena evropského v přechodném období před shozením a vytlučením paroží

## Souhrn

Tato diplomová práce je rozdělena do dvou částí. Ve své teoretické části, která je napsaná formou literární rešerše, se zabývá úlohou laterality mozku zejména u obratlovců, a uvádí tak souvislosti nezbytné pro pochopení následující praktické části. Přináší základní poznání o zkoumaném druhu – jelenu evropském (*Cervus elaphus*) včetně jeho fylogeografie v Evropě či habitatu. Uvádí také do problematiky jeho chovu a osvětluje čtenáři etologické principy spojené se sociálním, sexuálním, reprodukčním, potravním a agonistickým chováním tohoto druhu. Vysvětluje princip fungování a úlohy mozkových hemisfér a přináší nejnovější poznatky v rámci mozkové laterality u zvířat včetně možných faktorů majících vliv na vývoj mozkové laterality.

Jeleni jsou vhodným živočišným druhem pro etologická pozorování, a to zejména z důvodu svého hierarchického uspořádání. Praktická část práce tak popisuje vlastní výzkum mozkové laterality u skupiny samců jelena evropského v přechodném období před shozením a vytlučením paroží, kdy se u samců zásadně mění repertoár agonistického chování a jeleni s vytlučeným parožím získávají převahu nad jeleny dosud v lýčích. Výzkum byl prováděn formou etologické analýzy videozáznamů z krmení jelenů, které zachycovaly jejich agonistické interakce. Cílem tohoto výzkumu bylo potvrdit obecné principy laterality a rozšířit tak dosavadní poznání mozkové laterality u jelena evropského ve vztahu k agonistickému chování, především pak potvrdit tendenci iniciátora vybírat si stranu přístupu k oponentovi ze své levé strany, která je řízena pravou mozkovou hemisférou zaměřenou na kontrolu rychlých reakcí v nových, nouzových situacích. Data byla získána formou analýzy videozáznamů a poté statisticky zpracována pomocí zobecněného lineárního smíšeného modelu (SAS verze 9.4). Výsledky této analýzy nepotvrdily obecně stanovený předpoklad, že iniciátor agonistického chování obecně preferuje zahájení interakce směrem vlevo, tedy že využívá svou pravou mozkovou hemisféru.

Naopak, naše výsledky naznačují, že se při střetnutí jeleni řídí spíše natrénovanými prvky agonistického chování, a proto řízenými levou mozkovou hemisférou, což je v dosavadní vědecké literatuře objevený nový poznatek.

**Klíčová slova:** jelen evropský, *Cervus elaphus*, lateralita, agonistické chování, mozek, asymetrie

# The role of the brain laterality in red deer agonistic behaviour during the transition period before the antlers casting or velvet shedding

## Summary

We divide this thesis into two parts. Its theoretical part, which is written as a literary review, deals with the role of brain laterality, mainly in vertebrates, and thus introduces the context necessary for understanding the following practical part. The theoretical introduction brings basic knowledge about the examined species, the red deer (*Cervus elaphus*), including its phylogeography in Europe or its habitat. It also introduces red deer breeding and the ethological principles associated with this species' social, reproductive, food, and agonistic behaviour. Finally, it explains the principle of the functioning and role of the two brain hemispheres. It brings the most recent discoveries associated with the brain laterality in animals, including other factors possibly influencing the development of brain laterality.

Deer are a suitable animal species for ethological observations, mainly because of switching from one repertoire of agonistic behaviour to another based on the stage of antler development. The practical part of the thesis describes the actual research of the brain laterality in a group of red deer males in the transition period before the velvet shedding. The repertoire of agonistic behaviour changes by the stags, and the still antlered individuals gain an advantage over the deer still in the velvet. We investigated the agonistic behaviour linked to laterality by analysing video records on a feeding group of individually known red deer stags. According to the general published principles, the tested hypothesis predicted the stags should approach the opponents from their left side, controlled by the right cerebral hemisphere, to control rapid reactions in new emergencies. We analysed the data using a generalised linear mixed model (SAS version 9.4). However, the results did not confirm the broadly accepted assumption that the initiator of the agonistic interaction would approach the rival on his left side.

On the contrary, our results suggested that a stag preferred the right-hand side to initiate the encounter. We interpret the stags follow instead trained elements of agonist behaviour controlled by the left cerebral hemisphere. The results thus bring new information to the existing scientific literature.

**Keywords:** red deer, *Cervus elaphus*, laterality, agonistic behaviour, brain, asymmetry

# Obsah

<b>1</b>	<b>Úvod</b> .....	<b>1</b>
<b>2</b>	<b>Vědecká hypotéza a cíle práce</b> .....	<b>3</b>
<b>3</b>	<b>Literární rešerše</b> .....	<b>4</b>
<b>3.1</b>	<b>Čeleď Cervidae</b> .....	<b>4</b>
3.1.1	Jelen evropský (Cervus elaphus).....	4
3.1.2	Fylogeografie jelena evropského v Evropě .....	5
3.1.3	Domestikace .....	6
3.1.4	Farmový chov jelenů.....	7
3.1.5	Welfare ve farmovém chovu .....	8
<b>3.2</b>	<b>Habitat druhu</b> .....	<b>11</b>
3.2.1	Rozšíření a habitat jelena evropského v České republice) .....	11
<b>3.3</b>	<b>Paroží</b> .....	<b>13</b>
<b>3.4</b>	<b>Etologie jelena evropského</b> .....	<b>16</b>
3.4.1	Hierarchie a sociální chování .....	16
3.4.2	Sexuální chování .....	17
3.4.3	Reprodukční a mateřské chování .....	18
3.4.4	Potravní chování .....	18
3.4.5	Agonistické chování v období před shozením paroží .....	19
<b>3.5</b>	<b>Lateralita mozku</b> .....	<b>21</b>
3.5.1	Definice laterality.....	22
3.5.2	Vývoj mozkové laterality.....	23
3.5.3	Lateralita u člověka .....	25
3.5.4	Vzor laterality u obratlovců .....	25
<b>4</b>	<b>Metodika</b> .....	<b>28</b>
<b>4.1</b>	<b>Založení experimentu a sbírání dat</b> .....	<b>28</b>
<b>4.2</b>	<b>Identifikace zvířat</b> .....	<b>30</b>
<b>4.3</b>	<b>Zaznamenávání interakcí</b> .....	<b>30</b>
<b>4.1</b>	<b>Vyhodnocování laterality</b> .....	<b>37</b>
<b>5</b>	<b>Výsledky</b> .....	<b>40</b>
<b>6</b>	<b>Diskuze</b> .....	<b>41</b>
<b>7</b>	<b>Závěr</b> .....	<b>43</b>
<b>8</b>	<b>Literatura</b> .....	<b>44</b>

<b>9 Seznam použitých obrázků, tabulek a grafů .....</b>	<b>I</b>
--	----------



# 1 Úvod

Jelen evropský (*Cervus elaphus* L.) je jedním z největších volně žijících savců na území České republiky. Jedná se o sudokopytníka z čeledi jelenovitých, který se po vizuální stránce vyznačuje zejména paroží, které každoročně vyrůstá samcům. Jde o zvířata s velmi důležitým a propracovaným hierarchickým uspořádáním, a proto je vhodným objektem mnoha etologických pozorování. Dalším důvodem k etologickému zkoumání těchto býložravců je bohatý repertoár agonistického chování, které se u samců mění v důsledku stavu parožního cyklu (Bartoš 1982).

Pojem chování zahrnuje všechny druhy činností, které zvířata vykonávají, jako je pohyb, péče o mláďata, rozmnožování, komunikace, agonistické chování atd. Může zahrnovat reakci jednoho jedince na podnět nebo fyziologickou změnu, ale může zahrnovat i dva jedince, přičemž každý reaguje na aktivity toho druhého (Jensen 2017).

Výzkum na stále větším počtu druhů obratlovců ukázal, že levá a pravá strana mozku zpracovávají informace různými způsoby a že laterální funkce mozku se projevuje jak ve specifických, tak v širších aspektech chování. Důkazy o funkční asymetrii mozku byly přezkoumány v řadě prací, které citují výzkumy, jež ukazují, že asymetrie je přítomna u stále většího počtu druhů obratlovců. Všudypřítomnost funkční asymetrie naznačuje, že poskytuje selektivní výhody, a některé důkazy na podporu této dedukce byly nalezeny porovnáním výkonnosti v rámci druhu u jedinců se silně a slabě lateralizovaným mozkem (Rogers 2017).

Vhodným etologickým pozorováním, například sledováním výběru strany při agonistickém střetnutí, lze stanovit stranové preference zvířat a odhadnout tak, která hemisféra má při projevení určitého typu chování dominantní funkci (Rogers 2000).

Spojením zájmu o etologický výzkum, který se týká významu jednotlivých součástí agonistického chování u jelenů v různých obdobích života, a stále hlubší zkoumání funkcí mozkových hemisfér u zvířat vzniklo téma této práce. Tato práce navazuje na dvě předchozí úspěšné diplomové práce (Jirsová 2016; Zítek 2020). Experimentální část práce Adély Jirsové (2016) se zabývala úlohou mozkové laterality jelena evropského v době plného paroží převážně v říji a probíhala v oboře Zátoň, kde byly pořizovány videozáznamy soubojů jelenů evropských v období říje a dále byly použity videozáznamy z farem Žalany a Podlesko a z obory Milešov. Byla zde prokázána preference použití pravého oka, tedy levé hemisféry, při útoku a přímém fyzickém kontaktu. Další výsledky ukazují na signifikantní pravostrannou preferenci při všech fázích střetnutí dvou samců jelena evropského. Lze tedy říct, že souboje jelenů v říji jsou natolik časté, kdy se uplatňuje rutina používání paroží jako zbraně, a proto zde pozorujeme preferenci pravé strany. Navazující práce Štěpána Zítka (2020) se též zabývala úlohou mozkové laterality, ale v období růstu paroží. Výsledky této práce naznačují, že v období růstu paroží převažuje vliv pravé mozkové hemisféry, která řídí projevy spontánní agresivity a reakce na nečekané podněty. Podařilo se tak u jelena evropského potvrdit obecný předpoklad platný i u jiných živočišných druhů, že iniciátor agonistického chování obecně preferuje zahájení interakce směrem vlevo.

Agonistické chování projevované v různých obdobích se od sebe může významně lišit svojí povahou. Tato práce se tak zabývá obdobím, kdy se mění repertoár agonistického chování jelenů, a proto lze předpokládat, že v této době budou jeleni nejistí a budou se chovat odlišně od období jiných.

## 2 Vědecká hypotéza a cíle práce

Cílem této práce je rozšířit dosavadní poznání mozkové laterality u jelena evropského, ve vztahu k agonistickému chování. Dosavadní studie vyhodnocovaly agonistické chování buď v období vytlučeného paroží, nebo období růstu paroží. Obě období mohou být považována za období relativní sociální stability. Specifikem jelenovitých je, že dochází každoročně ke shazování a vytloukání paroží. Protože při tom dochází k výkyvům výhody či nevýhody přítomnosti nejdůležitější zbraně – paroží, lze považovat obě tyto fáze za období relativní nestability.

H: Jestliže se dostane jelen do stavu blízké změny stavu vývoje paroží (tzn. k datu vytloukání), vlivem nejistoty z výsledku střetnutí bude tento jedinec častěji přistupovat k oponentům ze své levé strany než ze strany pravé.

## 3 Literární rešerše

### 3.1 Čeleď Cervidae

Jelenovití (*Cervidae*) představují na čtyřech kontinentech (v Evropě, Asii, Severní i Jižní Americe) druhově i početně nejbohatší skupinu sudokopytníků a velkých býložravců obecně. Jejich dominantním, výrazným a jedinečným znakem je přítomnost parohů u dospělých samců (až na řídké výjimky) (Pluháček 2012). Jelenovití se datují do raného miocénu, asi před 20 miliony let. První byly dvě malé formy, *Procervulus* a *Acteocems*, které žili v tropických lesích v Evropě (Mattioli 2011).

Existuje asi 50 živočišných druhů spadajících do čeledi *Cervidae*, ale vyskytují se určité neshody ohledně klasifikace jelenovitých. Můžeme je najít po celém světě, kromě Antarktidy. Jelenovití se vyskytují v mnoha různých ekosystémech. Žijí v mokřadech, listnatých lesích, pastvinách, deštných pralesích, suchých křovinách, horách, ale také v městském prostředí (Bradford 2017).

Celosvětově byli jelenovití (čeleď *Cervidae*) široce introdukováni mimo své původní areály, přičemž populace byly zakládány po celém světě. Přizpůsobili se široké škále stanovišť a v některých případech se stávají přemnoženými. Jeleni byli popsáni jako „základní druhy“ a „ekosystémoví inženýři“ kvůli jejich schopnosti modifikovat funkci ekosystému v krajinném měřítku. Mezinárodně byly také zdokumentovány škodlivé účinky jelenů na přírodní a zemědělské ekosystémy. Typ a závažnost dopadů a příslušné mechanismy jsou různé, od přímých fyzických dopadů shánění potravy na původní flóru a plodiny přes nepřímé dopady na původní faunu a hospodářská zvířata prostřednictvím konkurence a přenosu patogenů a komplexních změn až po multitrofické interakce (jako např. koloběh živin), které ovlivňují fungování ekosystémů (Davis et al. 2016).

Základní dělení jelenovitých na dvě podčeledi – jeleny (*Cervinae* nebo též *Plesiometacarpalia*) a jelence (*Capreolinae* neboli *Telemetacarpalia*) navrhl V. Brooke již v roce 1878. Pro jeleny je charakteristické zachování proximálních částí 2. a 5. záprstních kostí (karpů). Naproti tomu jelenci mají zachovány pouze části distální (Pluháček 2012).

#### 3.1.1 Jelen evropský (*Cervus elaphus*)

Jelen je společenský druh se složitou sociální strukturou (Bartoš et al. 2007). Je jedním z nejrozšířenějších velkých savců v Evropě, vyskytuje se na většině kontinentu kromě severní Skandinávie, Finska a Islandu. Jako snad nejdůležitější druh zvěře také po staletí, nebo dokonce tisíciletí, prochází antropogenními dopady. Jelen je proto zajímavým modelovým druhem, jehož distribuce a genetická struktura byla formována jak přírodními, tak lidskými faktory (Zachos & Hartl 2011).

Počty mnoha druhů jelenů se za poslední století v Evropě a Severní Americe dramaticky zvýšily, a to v důsledku zvýšení hustoty i rozšíření dostupné plochy. Ke stoupajícímu počtu také přispěla například ochrana před nadměrným lovem a pytláctvím, používání režimů selektivní

sklizně nebo doplňkové krmení v zimě. Sklizeň má zásadní vliv na populační dynamiku této zvěře, často představuje většinu úmrtnosti a rovněž zvyšuje úmrtnost dospělých samic (Milner et al. 2006).

### 3.1.2 Fylogeografie jelena evropského v Evropě

Jelen evropský má velké rozšíření jak v Evropě, také v některých částech Afriky, Asie a Severní Ameriky. Je široce, ale poněkud nerovnoměrně rozšířen po většině kontinentální Evropy. Vyskytuje se na řadě ostrovů, včetně Britských ostrovů a Sardinie. Ve střední Evropě však dochází k rostoucí fragmentaci populací a tento druh se z některých oblastí ztratil kvůli nadměrnému lovu, ztrátě stanovišť (důsledkem intenzifikace zemědělství a urbanizace) a vědomému omezení areálu v lesních pozemcích. Například jelen evropský je vyhynulý v Albánii a téměř vyhynul v Řecku, kde je jeho lov zakázán. Několik malých izolovaných subpopulací, které v Řecku nyní existují, jsou výsledkem reintrodukcí do oblastí, kde se dříve vyskytoval. Podobně v Portugalsku jsou všechny populace výsledkem reintrodukce nebo přirozené expanze z přeshraničních španělských populací, které byly zase reintrodukovány. Tento druh byl dříve rozšířen také v Makedonii, kde se dnes populace odhaduje pouze na několik stovek zvířat. Existuje mnoho důvodů pro jeho vymizení v Makedonii, ale nejdůležitější je nedostatek aktivní ochrany (Burbaité & Csányi 2010).

Jelenovití v Evropě jsou do značné míry postiženi translokacemi nejen mezi vzdálenými populacemi a různými poddruhy v rámci kontinentu, ale také importovanými shodnými druhy ze Střední Asie a Severní Ameriky a také zavlečeným jelenem sika. Výsledkem je, že většina současných populací jelenů v Evropě jsou buď známí kříženci na poddruhové, nebo dokonce druhové úrovni. Studie mitochondriální DNA jelena evropského ukázala velmi vysokou pravděpodobnost existence dvou různých druhů se třemi poddruhy v Asii a Americe (jelen východní) a čtyřmi poddruhy v Eurasii (jelen západní), s dalším jedním nebo dvěma prapodruhy ve střední Asii (skupina Tarim). Tyto tři linie vykazovaly fylogeografický vzorec rozdělující jednotlivce na západoevropské, východoevropské a středomořské skupiny (Sardinie, Španělsko a Afrika), což naznačuje stažení do tří samostatných refugií během posledního zalednění (Burbaité & Csányi 2010).

Fosilní záznamy naznačují, že jeleni vznikli v polovině třetihor v tropech Starého světa. Byli součástí široké radiace přežvýkavců, z nichž většina vyhynula (Geist 1998). První skuteční *Cervidae* se poprvé objevili v raném miocénu Eurasie asi před 20 miliony let (Clutton-Brock et al. 1982). Během posledního glaciálního maxima se jelen evropský vyskytoval v refugiích v Iberii / jižní Francii, Itálii, na Balkáně a v Karpatech. Většinu Evropy, včetně velkých částí východu a severovýchodu, nyní obývají jeleni ze západní linie. Východní linie je z velké části omezena na jihovýchodní Evropu; třetí linie zahrnuje jelena korsického a barbarského. K hybridizaci mezi sikou a jelenem evropským dochází poměrně často (Bartoš 2009). Další expanze obou druhů může vést ke zvýšené hybridizaci v kontinentální Evropě. Přestože lov má dopad na genofondy jelenů, hlavní hrozbou dneška je fragmentace biotopů v krajině ovládané lidmi (Zachos & Hartl 2011).

Příslušníci podčeledi jelenů žili původně pouze v Asii a Evropě (a možná i v severní Africe, kde byli jeleni známi, ale není jisté, zda jsou původní), a druhotně pronikli skrze jeden druh (wapiti – *Cervus canadensis*) do Severní Ameriky (Pluháček 2012). Pozdně pleistocénní jelen v Evropě byl mnohem větší než příslušníci stejného druhu z období po pleistocénu. Velikost těla zjevně dosáhla svého vrcholu během posledního zalednění a poté postupně klesala (Clutton-Brock 1982).

V současné době se vědci domnívají, že prapředek jelenů a muntžaků obýval zřejmě jižní nebo jihovýchodní Asii, kde běhal v tropické otevřené krajině, disponoval slabšími špičáky, než jaké lze vidět u dnešních muntžaků, rodil výrazně skvrnitě kolouchy a nebyl pohlavně dimorfní. Do oblastí mírného pásu se tato skupina dostala zřejmě několikrát. *Plesiometacarpalia* se dále dělí na dva jednoznačně charakterizované triby – vlastní jeleny (*Cervini*) a muntžaky (*Muntiacini*). Jeleni žijí ve stádech, mají větvené paroží a nemají viditelný špičák. Naproti tomu muntžáci se v přírodě pohybují osamoceně (soliterně), samci mají parůžky malé, větvené nejvýše jednou, a viditelný špičák. Oba triby se od sebe oddělily před 7–8 miliony let (Pluháček 2012).

### 3.1.3 Domestikace

Počátky chovu jelenovitých sahají do starověku. První pokusy o domestikaci jelenů byly podniknuty v Číně, kde z kulturních důvodů byla tato zvířata ztotožněna s Bohem dlouhověkosti. V jiných kulturách bylo toto zvíře považováno za cenný zdroj masa a kůže. V Evropě první snahy o jeho ochočení patřily Římanům. Ve středověku v Anglii, byly stovky farem jelena organizovány v královských loveckých rezervacích nebo tvořily soukromé rezervace bohatých. Rychlý rozvoj velkochovu a počátek skutečného chovu jelena evropského, „red deer“, začal na Novém Zélandu a ve Skotsku v 70. letech 20. století. Od té doby byly neustále prováděny pokusy o cílený výběr s cílem získat zvířata s co nejcennějšími rysy (Kuba et al. 2015).

Ačkoli jeleni byli v mezolitu hlavním zdrojem masa v celé Evropě, nebyli široce domestikováni, což vedlo mnoho etologů k tvrzení, že jsou z hlediska chování nevhodní. V poslední době je nejrozšířenějším kritériem domestikace schopnost zemědělců kontrolovat chov určitého druhu. Skutečnost, že jeleni tak rychle a jednoduše domestikovali, naznačuje, že bariéry v chování jsou méně silné a klíčovým faktorem při určování, zda se druh stane domestikovaným nebo ne, může být spíše ekonomická potřeba (Fletcher 2001).

Mezi různými aspekty chovu zvířat může pochopení mechanismů, které řídí reprodukci, přispět ke zvýšení ziskovosti zemědělství. Znalosti o sezónnosti páření například umožňují zemědělcům reagovat na měnící se nutriční požadavky zvířat vyplývající z potřeby uchovávat energetické rezervy. Správné použití křížení navíc umožňuje rozšířit cenné poddruhy ve větším měřítku, zachovat jedinečné genotypy nebo pářit pozoruhodně významná plemena či variety. Vytvoření křížence jelena evropského (*Cervus elaphus elaphus*) s wapiti (*Cervus canadensis*), který je v současnosti základní odrůdou jelena lesního chovaného na Novém Zélandu, bylo příkladem toho, jak získat větší, rychleji rostoucí a štíhlejší zvířata. Dnes,

díky snaze vylepšit genotypy za účelem získání lepší zmasilosti nebo velikosti paroží u zvířat, pochází většina plemen z anglické linie s přírůstkem z dalších evropských plemen: maďarského, rumunského, jugoslávského, německého a holandského (Kuba et al. 2015).

### 3.1.4 Farmový chov jelenů

Chov jelenů lze datovat do starověkých řeckých a římských civilizací. Moderní chov jelenovitých se objevil v 70. letech 20. století založením výzkumných programů v Glensaughu v roce 1970 a založením British Deer Farmer's Association v roce 1978 (Hudson et al. 1989). Chov klasických druhů hospodářských zvířat je náročný na stavby a lidskou práci, a proto farmový chov jelenů farmáře zaujal a začal jeho rozvoj (Pařízek & Kotrba 2015).

U nás začal farmový chov jelenovitých v 80. letech vybudováním čtyř experimentálních chovů jelenů v Lučanech n. N. a Vimperku a daňků v Čejči a Sedmihorkách. Zde byla ověřována tato „nová“ chovatelská činnost v podmínkách naší republiky pracovníky Výzkumného ústavu živočišné výroby v Praze-Uhřetěvesi. O výsledky z výzkumu byl velký zájem mezi zemědělci, myslivci i z řad potencionálních zájemců o chov. Z tohoto důvodu byla 25. května 1992 založena v Čejči Asociace farmových chovů jelenovitých ČSFR a po rozpadu federace se změnila na Asociaci farmových chovů jelenovitých ČR. V jejím čele stál od založení až do roku 2003 prof. Ing. Luděk Bartoš, DrSc. (Pařízek & Kotrba 2015).

Chov jelena začal hrát v moderním zemědělství větší roli a dnes je zajímavou alternativou pro chovatele prasat nebo skotu. S ohledem na malou námahu a vysokou efektivitu údržby lze očekávat, že chov těchto zvířat v oplocených výběžích bude časem populárnější. Tento trend je dán tím, že poptávka po dvou hlavních produktech jelení zvěře, zvěřině a paroží, neustále roste, a to v důsledku kvality jeleního masa a cen loveckých trofejí z paroží (Kuba et al. 2015).

Tabulka 1. Vývoj farmových chovů v ČR (Pařízek & Kotrba 2015).

Vývoj farmových chovů zvířat v letech 2008-2014							
Rok	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014
Farmy	92	77	64	68	86	88	80
Kusy zvěře (jeleni)	3218	2992	2353	2962	3477	3539	3126

Pozn.: Tabulka uvádí pouze aktivní hospodářství, které hlásí změny do centrální evidence.

Jelení farmy lze zakládat na různých typech pozemků, včetně oblastí, kde jiné druhy zemědělské výroby nejsou rentabilní, pokud jsou k dispozici travní porosty. Kvalitu pastvin lze zlepšovat a udržovat různými způsoby hospodaření, včetně hnojení, sečení zbylé vegetace a dosévání pastvin cennými druhy trav a luskovin. Velikost pozemku pro vybudování jelení farmy

je dána různými faktory, včetně chovaného druhu nebo plemene, topografií lokality, dostupností a kvalitou pastvin, cenou a dostupností doplňkového krmiva, vzdáleností od trhů / zpracovatelů a strukturou podniku (Janiszewski et al. 2016).

Jelení farmy jsou dnes ve velkém měřítku přítomny na Novém Zélandu a v menší míře v Evropě, Severní Americe, Austrálii, a dokonce i v tropických oblastech, jako je Mauricius a Nová Kaledonie, a jeleni jsou chováni za různých podmínek, od extenzivních systémů po systémy intenzivní. Jeleni jsou chováni především pro produkci zvěřiny nebo pro prodej do loveckých revírů, případně přímo pro turistické farmy a v mimoevropských zemích i pro produkci sametu (Mattiello 2016).

Ve srovnání s chovem skotu nebo prasat není nutné stavět kravín nebo chlév. K získání vysokých výnosů mléka (u krav) nebo masa (u krav a prasat) se obvykle doporučuje podávat doplňky stravy nebo speciální krmiva, která generují náklady. Jeleni mohou být drženi na pastvině po celý rok a pastevní krmivo je obecně dostatečné k zajištění relativně vysokých masných výnosů a růstu paroží. Existuje několik hlavních pravidel a aspektů, které pomáhají udržet chov jelenů efektivní. Za prvé, pro zajištění správného množství živin v období jaro / léto postačuje pastva (obohacená o solné bloky) a nejsou nutné žádné doplňky. V sezóně podzim / zima je základní složkou krmiva snadno skladovatelná siláž s přídavkem výživného krmiva jako obilí nebo levná krmná zelenina (řepa, mrkev, zelí), podle toho, čeho je aktuálně na trhu přebytek. Jak zdůrazňují výzkumníci i zemědělci, při výběru krmiva stačí zohlednit sezónní změny v metabolické aktivitě chovu jelena evropského (Kuba et al. 2015).

Od 70. let 20. století jsou jeleni stále častěji podrobováni řízenému chovu ve snaze využít je pro rostoucí nebo sametové parohy, ceněné v obchodu s tradiční čínskou medicínou, a pro jejich vážené a velmi libové maso. Tlak na zvýšení produktivity chovaných populací jelena v mezinárodním měřítku roste. Ke konfliktu s lidskou populací dochází přímou konzumací zemědělských, zahradnických a lesnických produktů, dopravními nehodami a skutečným nebo domnělým přenosem nemocí, jako je tomu u lymfské boreliózy (*Borrelia burgdorferi*) nebo *Escherichia coli* (Fletcher 2001).

### **3.1.5 Welfare ve farmovém chovu**

Výrazný zájem spotřebitelů o maso a produkty zvěřiny se v posledních desetiletích promítl do celosvětového rozvoje chovu volně žijících zvířat. Mezi různými chovanými druhy zaujímá významné místo jelen evropský, který je chován v několika různých zemích světa a ve většině zemí Evropské unie. V tomto ohledu Evropská unie zveřejnila zákony a předpisy zaměřené na definování a organizaci tohoto podnikání a také na zajištění dobrých životních podmínek zvířat (Urošević et al. 2018).

K dosažení vysoké úrovně dobrých životních podmínek zvířat v chovech zvířat, včetně jelenovitých, je třeba splnit řadu požadavků. Tyto požadavky zahrnují přiměřenou stravu, která splňuje nutriční potřeby zvířat, použití vhodných materiálů a řešení pro stavbu farmářského vybavení a zařízení, výběr adekvátního personálu a vhodné postupy pro manipulaci se zvířaty.



V chovech jelenovitých musí být splněno několik základních podmínek, aby byla zaručena minimální úroveň welfare (Janiszewski et al. 2016).

Hlavní problémy welfare v chovu jelenovitých se týkají ustájení, managementu, manipulace, dopravy, porážky a sklizně sametu (Mattiello 2016).

Při chovu jelenů je důležité porozumět chování stáda. Při ochočení mají tendenci udržovat volné seskupení, všichni společně povstanou, přesunou se na pastvu, všichni se pasou a pak se všichni vracejí na své oblíbené místo (Hodgett et al., 1998).

Stín a úkryt mohou pomoci s termoregulací. Využití stínu a přístřešku je důležité nejen za vlhkého počasí, ale může také pomoci při termoregulaci zvířat i v mírných podmínkách, čímž se zlepší jejich životní podmínky a možná i produktivita (Pollard a Littlejohn 1999). Poskytování krytu ve výběhu snižuje sociální interakce až o 60 %, agresivitu až o 17 % a reaktivitu o 50 % (Whittington & Chamove 1995).

Je známo, že hustota osazení je jedním z nejdůležitějších řídicích faktorů ovlivňujících užitek zvířat pasoucích se na pastvinách. Užitek zvířat na pastvě mohou ovlivňovat i sociální faktory (Blanc & Thériez 1998). Snížení prostoru v důsledku vyšší hustoty osazení má za následek změny úrovně stresu, zejména u subordinátních samic, které jsou citlivější než dominantní zvířata. Při vysokých hustotách osazení dochází k více agonistickému chování projevujícího se kousáním a tlačáním, ke kterému dochází dvakrát častěji než v případě nižší hustoty osazení (Blanc & Thériez 1998).

Jeleni jsou obvykle chováni ve skupinách na pastvě ve velkých oplocených oblastech. Průzkum provedený v evropských zemích ukázal, že v závislosti na klimatických podmínkách je v některých geografických oblastech (např. Česká republika, Dánsko, Francie, Velká Británie) běžnou praxí, že odstavená mláďata jelena evropského jsou zimována v uzavřených prostorách od září do následujícího jara, aby byla chráněna před nepříznivými povětrnostními podmínkami, a aby se snížily náklady na zimní krmění a podpořilo ochočení zvířat. U dospělých jelenů však byly provedeny pokusy se zimním ustájením uvnitř, ale výsledky naznačují, že tato praxe by neměla být doporučována dospělým zvířatům. Ve skutečnosti, i když došlo k pozitivnímu vlivu na přibírání na váze, uzavření uvnitř zvýšilo agresivitu a poškození kůže. Také stres u v důsledku odchytových operací může mít vážné negativní důsledky, a nakonec může vést ke smrti (Mattiello 2016).

Ploty jsou jedním z velmi důležitých zařízení na jeleních farmách. Kromě zabránění zvířatům v útěku by měly zaručit dostatečnou ochranu před predátory. Proto musí mít vhodnou výšku (minimálně 1,88 - 2 metry), dobře zapuštěné do země a měly by být pravidelně kontrolovány. Ochrana před predátory je důležitou otázkou dobrých životních podmínek zvířat na pastvě. Průzkum v italských chovech jelenů poukázal na to, že predace liškami a toulavými psy je hlavní příčinou úmrtnosti zejména mladých zvířat a byla zaznamenána v 50 % zkoumaných chovů (Mattiello 2016). Ostnatý drát může být používán při oplocení výběhu tam, kde zvířata nemohou na plot tlačit. Na úrovni země, ve spodní části plotu, může pomoci odradit predátory před protlačením pod plotem (Tuckwell 2003).

Ohradníková síť pro jeleny se obvykle popisuje třemi čísly oddělenými dvojtečkou (:) nebo lomítkem (/). První číslo ukazuje, kolik vodorovných drátků je v pletivu použito. Druhé

číslo udává výšku (v centimetrech) pletiva a třetí číslo udává rozteč svislých drátů v pletivu. Pro jeleny evropské a větší druhy se typicky používá pletivo se 13 řádky. Horizontální dráty jsou blízko u sebe ve spodní části plotu a prostor mezi po sobě následujícími dráty se směrem k horní části plotu zvětšuje (Tuckwell 2003).

Během říje je třeba dbát na kontrolu stavu pletiv a sloupků. V tomto období si samci třou své parohy o stromy nebo jiné předměty ve výběhu. Pokud se zvířata rozhodnou třít o sloupky plotu, mohou být sloupky rychle opotřebovány, dokud se nezlomí (Tuckwell 2003).

Stromy vysazené za účelem úkrytu mohou poskytovat vizuální bariéru mezi přílehlými výběhy zvířat, ale i přes to musí být oplocené, aby se zabránilo k přímému přestupu zvířat (Tuckwell 2003).

Jeleni evropští jsou vysoce sociální zvířata, která obývají velká území v sexuálně segregovaných skupinách v období anestrů a ve skupinách smíšeného pohlaví v době říje. Dokonce i za podmínek intenzivního chovu mají jeleni tendenci udržovat sexuální segregaci, zejména během období porodů. Skupiny smíšeného pohlaví jsou nejběžnějším typem sociální agregace při omezeném prostoru, zejména při krmení. Chovatelé by měli umožnit jelenům zapojit se do přirozeného chování a v případě potřeby udržovat sexuálně oddělené skupiny tím, že zvířatům poskytnou vhodně navržené ubikace. Stádo by mělo být rozděleno do skupin. Samci a samice by měli být po většinu roku odděleni a mohou být navíc rozděleni i podle věkových skupin (1leté a 2leté a starší). Segregace laní do věkových skupin může zlepšit celkový stav nejmladších samic a míru oplodnění. Kolouši, kteří jsou v zimě odstaveni, by měli být na jaře rozděleni do skupin podle pohlaví. Jedinci stejné věkové skupiny konzumují podobné množství krmiva, což by nenastalo v případě, že by byli chováni společně se staršími a dominantnějšími zvířaty. Oddělení také snižuje ztráty spojené s překrmováním dominantních členů skupiny (Janiszewski et al. 2016).

Při chovu jelenů hraje klíčovou roli v úspěchu pouto mezi člověkem a zvířetem. Postoj chovatele k jelenovi je velmi důležitý. Musí si být vědom jejich „pocitů“ nebo temperamentu, ale nesmí do nich zasahovat víc, než je nutné. Musí být také důkladný a mít je pod kontrolou. Jeleni se dobře ochočují, pokud se mezi nimi farmář pohybuje volně, a díky tomu je mnohem snazší je pak ovládat (Diverio et al. 1993).

## 3.2 Habitat druhu

Jeleni jsou v současné době rozšířeni po většině Eurasie. Jejich rozšíření zasahuje od Irska přes střední Asii, Himaláje a Čínu až po Přímořský kraj a Koreu. Vyskytuje se také na severozápadě Afriky a Severní Ameriky. Ve střední Evropě se vyskytuje v různých nadmořských výškách, od těch nejnižších až po cca 2 500 m n. m. v Alpách (Romportl et al. 2017).

Jelen evropský je ve většině oblastí Evropy považován za velkou lovnou zvěř a většina populací je intenzivně lovena. Primární predátoři jelenů jsou zejména vlk obecný (*Canis lupus*) a rys ostrovid (*Lynx lynx*). Většina stanovišť jelenů na evropském kontinentu byla přeměněna lidmi, především v důsledku přeměny na zemědělství a plantáže jehličnatých stromů (Kamler et al. 2008). Lesní porost, rozvoj půdy a lidská činnost mohou ovlivnit, kde se zvířata usadí, a tak mít dopad na velikost populace, vytrvalost a soudržnost zvířat ve volné přírodě. Například velikost domovského okrsku samic jelena je pozitivně ovlivněna množstvím lesního porostu v oblastech, kde jsou zvířata vystavena riziku predace (Webb et al. 2011).

### 3.2.1 Rozšíření a habitat jelena evropského v České republice

Jelen evropský je původní druh, rozšířený na velké části našeho území. Oblasti trvalého výskytu zahrnují cca 49 % plochy území, na dalších 33 % se druh objevuje příležitostně (Hlaváč & Anděl 2001). Sčítání minimálních životaschopných populací na jaře uvádí 20 841 zvířat v roce 1992 ve srovnání s 26 824 zvířaty v roce 2005 (údaje z března 2006) a 29 895 zvířaty v roce 2009 (údaje z března 2010). Populace zjevně rostou (o 11,4 % od roku 2005 a dokonce o 43,4 % od roku 1992) (Romportl et al. 2017).

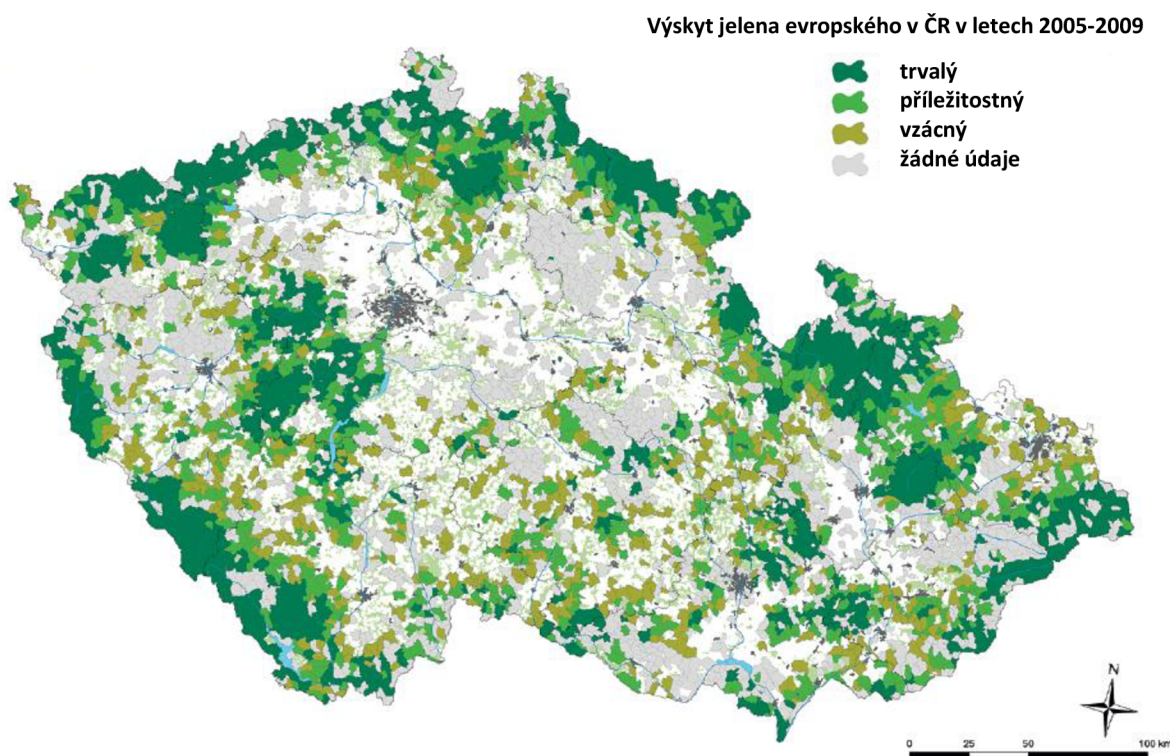
Lesní vegetace poskytující dostatečný kryt pro zvěř je často důležitějším faktorem pro určení skutečného rozšíření tohoto druhu než nabídka potravy (Borkowski 2004). Jeleni se vyskytují převážně na rozsáhlých lesních plochách, tedy především v pohořích hraničících s touto zemí a několika velkých lesních celcích ve vnitrozemí. Rozsah tohoto druhu se zvyšuje spolu s velikostí jeho populace. Oblasti jeho trvalého výskytu lze obecně charakterizovat jako regiony z velké části pokryté listnatými a jehličnatými lesy a pastvinami a regiony s rozmanitější krajinou. Jelikož tato zvířata preferují rozsáhlé lesy, vyskytují se především ve vysokých nadmořských výškách, kde je členitý terén. V minulosti zabírali většinu našich lesů. Populace se fragmentovaly v důsledku rozsáhlého odlesňování. Současné rozšíření jelena evropského je úzce spjato především s rozsáhlými lesními komplexy v horách a vrchovinách a jeho populace podléhají mysliveckému hospodaření. V ČR nepřetržitě zaujímá příhraniční horské oblasti a jejich přilehlé podhůří. Tato pohoří tvoří prstenec táhnoucí se od moravské části Karpat přes Sudety na severu do Krušných hor, dále na Šumavu a zasahující do Novohradských hor. V tuzemsku se tento druh vyskytuje v Brdech, Křivoklátsku a v Českomoravské a Dražanské vrchovině. Kvůli odlesňování se v nížinách vyskytuje vzácně s výjimkou lužních lesů, jako je Soutok u Lanžhota. V současnosti se jelen evropský vyskytuje převážně v oblastech se souvislým lesním porostem (jehličnatý, smíšený a listnatý les). Tam,

kde je pravděpodobný výskyt rysa ostrovida, bude jelen vyhledávat otevřené mladé porosty poskytující dostatek potravy i bezpečný úkryt (Romportl et al. 2017).

Na podzim zvěř opouští místa letního odpočinku ve vysokých nadmořských výškách a stěhuje se do níže položených oblastí, kde přezimuje. Spolu s tajícím sněhem na jaře se vrací zpět do horských oblastí (Mysterud 1999).

Jeleni obecně podnikají dva typy pravidelných přesunů: a) sezónní migrace z potravních důvodů, b) přesuny v době říje. V obou případech představují tyto migrace obvykle několikakilometrové vzdálenosti, prokázány byly však i přesuny o 50–60 km. Kromě pravidelných migrací je třeba vzít v úvahu také případy, kdy jeleni opouštějí území s vysokou populační hustotou, a přesunují se do nových oblastí. Díky těmto náhodným migracím jsou pravděpodobně migračně propojeny všechny oblasti stálého výskytu (Hlaváč & Anděl 2001).

Zatímco vysoká hustota jelenů může bránit přirozené regeneraci v lesích a může významně přispívat k režimu pastvy na vřesovištích, v jiných případech nejsou zaznamenány žádné významné škody a zůstává nejasné, za jakých okolností se pastva stává vážným problémem v různých typech stanovišť. Rozsah, v jakém jeleni využívají různá stanoviště v rámci svého areálu, ovlivní mnoho faktorů, včetně přítomnosti domestikovaných populací, klimatu, zemědělských postupů na okolní půdě a hospodaření s jeleny (Langbein 1997).



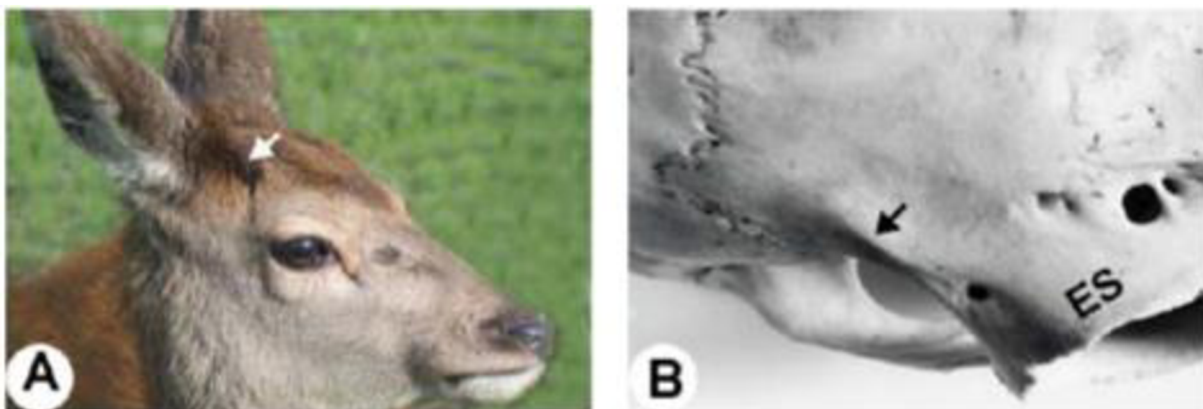
Obrázek 1. Rozšíření jelena evropského (*Cervus elaphus*) v České republice v letech 2005–2009 (Romportl et al. 2017).

### 3.3 Paroží

Jelení parohy jsou jedinými savčími orgány, které, jakmile jsou shozeny, mohou plně dorůst (Li 2013). Pro lovce jsou to žádoucí trofeje, pro především asijské lékaře jsou účinnou tradiční čínskou medicínou a pro biology jsou to zoologické kuriozity a nový biomedicínský model (Li 2012).

Jelení parohy jsou kostěné orgány, které jsou každý rok shazovány a plně se regenerují z trvalých pučnic. Oblast růstu pučnic je zřejmá, a to buď opticky jako skvrna odlišně zbarvené srsti (Obr. 2A), nebo se dají nahmatat jako kostěný hřeben čelní kosti (Obr. 2B). Tento kostěný hřbet, před zahájením růstu pučnic, nazval Li (2012) jako „frontální hřeben“. Paroží je nejrychleji rostoucí savčí tkáň s průměrným přírůstkem 0,67 cm / den (např. u jelena iberského) (Gambín et al. 2017). Dle Li (2012) může rychlost růstu paroží dosáhnout až 2,75 cm / den u větších druhů jelenovitých.

Osa pučnice a parohu se skládá z vnitřní složky (kostní chrupavka) a vnější složky (kůže). Faktory, které způsobují transformaci z kůže pučnice na sametový paroh, zatím nejsou známy. Mechanické napětí, které může řídit růst kůže pučnice a / nebo parohu, nemůže samo o sobě provést tuto transformaci, protože mechanické napětí může stimulovat pouze neogenezi kůže a nemůže změnit typ kůže. Výsledky z prozkoumání procesu osifikace paroží ukázaly, že kost nejbližší základně parohu je nejzralejší, zatímco kost na špičkách se stále tvoří. Kortikální část je přeměněna na hustou, kompaktní kost, zatímco spongiózní vnitřek je složen z houbovitě kosti uzavírající relativně široké dřevěné prostory (Li 2013).



Obrázek 2. (Li 2013).

Tvorba paroží je podivuhodným životním projevem, při kterém v průběhu jednoho roku dojde k růstu paroží, obvykle každý rok silnějšího, k jeho vytloukání a shazování. Paroh je, na rozdíl od rohů, které jsou tvořeny kožní tkání, útvar kostní. Vývoj paroží je silně ovlivňován činností hormonů. Paroh je v době růstu vyživován silně prokrvenou jemnou kůží, která se nazývá lýčí. Jakmile paroh zhruba za čtyři až pět měsíců doroste, lýčí odumírá a jelen se ho zbavuje odíráním o kmeny stromů (tzv. vytloukáním). Pak již není paroží živé a jelen ho nosí přes období říje a celou zimu až do poloviny března, kdy paroží shazuje. Podle vývoje paroží označujeme jeleny jako špičáky, vidláky, šesteráky, osmeráky, desateráky až čtyřiadvacateráky, případně další dle členění paroží. Typ paroží se označuje vždy sudým číslem podle počtu výsad na obou lodyhách. Je-li na jedné lodyze více výsad než na druhé, udává se dvojnásobek výsad lodyhy s větším počtem. Mluvíme pak o nerovném nebo také nepravidelném například desaterákovi. Korunový jelen pak má na špici parohu tři, případně více výsad (Currey et al. 2009).

Jeleni shazují paroží v různých časech spojených s jejich postavením v hierarchii – čím vyšší je hodnost, tím dříve parohy shodí, znovu narostou a vyčistí (Clutton-Brock et al. 1982). U jelena evropského procházejí parohy ročním cyklem. Parohy začínají růst z kostnatých pučnic, trvale přítomných na hlavě samců, koncem zimy nebo brzy na jaře (Currey et al. 2009). Představují značné procento kosterní hmoty zvířete a jejich tvorba je vysoce energeticky náročná (Carranza et al. 2020). Během růstu je zapotřebí vysoký přenos minerálů z kostry. Krev hraje zásadní roli při udržování toku minerálů a enzymů potřebných pro růst paroží, které může nakonec tvořit až 28 % hmotnosti kostry jelena. Kromě vápníku mají i další minerály, jako je mangan, zásadní roli při začlenění cirkulujícího kostního vápníku do rostoucích parohů (Gambín et al. 2017). Nízká množství testosteronu mohou stimulovat růst kostí a vyšší hladiny mohou být inhibiční. Hypoteticky může být spouštěcím faktorem růstu parohu pulzující krátkodobá maximální hladina sekrece testosteronu po sezónním poklesu hormonu. Dominantnější jelen může mít vyšší vrchol testosteronového pulsu; nový růst paroží tak může být zahájen výrazněji a odhození parohu může nastat dříve. Kromě toho je velmi pravděpodobná interakce s dalšími steroidy. Pozitivní vliv estrogenu na obsah kostních minerálů je znám z pokusů s jelenem běloocasým, ale i z humánní medicíny (Bartoš 1980).

Parohy fungují jako zbraň v konfliktu mezi jeleny a umožňují zvířatům spojit hlavy k boji. Stejně důležitý je vizuální efekt paroží označující stav jedince (Lincoln 1972). Dle Carranzы et al. (2020) existují důkazy, které naznačují, že jelenům s více opotřebovanými zuby vzhledem k věku rostou větší parohy, což naznačuje, že opotřebování zubů je ukazatelem větší investice do příjmu potravy.

Velikost paroží může být dobrým prediktorem kvality nositele při výběru partnera. Někteří autoři tvrdí, že samice si vybírají velké, symetrické paroží u svých druhů jako důkaz úspěchu při hledání potravy, úspěchu při útěku predátorům a celkového zdraví (Bartoš et al. 2007). Pravděpodobnost, že se samec stane držitelem harému a dosáhne tak reprodukčního úspěchu, je spojena s vytvořením většího a rozvětvenějšího paroží (Bartoš & Bahbouh 2006). Jeleni, kteří si v souboji zlomí hrot nebo v horším případě hlavní lodyhu paroží, mají často, i když ne vždy, šance na reprodukční úspěch v dané sezóně výrazně sníženy (Currey et al. 2009).

Růst paroží je ovlivněn sociálním postavením jelena v tomto období vlivem zpětné vazby mezi chováním a koncentracemi především testosteronu (Bartoš et al. 1987; 2012; Bartoš & Bubeník 2011), který je hlavním hormonem ovlivňujícím růst paroží (Bartoš et al. 2000; 2010). V určitých situacích mohou být parohy použity k odhalování potravy v hlubokém sněhu a případně k obraně před predátory. Také v období, kdy parohy rostou „v lýčí“, údajně působí jako vonné žlázy a pomáhají při regulaci tělesné teploty (Lincoln 1972).

Skutečnost, že paroží jelena se vyvíjí v pubertě jako samčí sekundární pohlavní znak a každoročně je shazováno v reakci na sezónní změny v koncentracích testosteronu, naznačuje, že hlavní role paroží souvisí se sexuálním chováním. Ztráta paroží může radikálně zhoršit výkonnost říje a zabránit zvířatům v tom, aby si osvojila harém a účastnila se páření (Lincoln 1972).

## 3.4 Etologie jelena evropského

### 3.4.1 Hierarchie a sociální chování

Sociální vztahy jsou důležité pro mnoho aspektů života zvířat a propojení jednotlivců se může v průběhu jejich života měnit. V současné době není jasné, zda sociální propojenost klesá s věkem a jaké mohou být základní mechanismy, takže role věku ve strukturování sociálních systémů zvířat zůstává nevyřešena. K poklesům sociální propojenosti pravděpodobně dochází v důsledku kombinace vnitřních změn v sociálním chování a změněného prostorového chování (menší domovské okrsky a přesuny do oblastí s nižší hustotou a nižší kvalitou) (Albery et al. 2021).

Jelen je typický sociálně žijící druh (Hlaváč & Anděl 2001). Jsou to vysoce sociální savci, kteří tvoří smíšené a jednopohlavní skupiny v závislosti na ročním období (Clutton-Brock et al. 1982). V průběhu roku dochází k více méně pravidelným sezónním změnám ve složení skupin a vztazích mezi jednotlivými sociálními kategoriemi. V červenci se začínají tvořit skupiny samic s kolouchy. Samčí část populace se mimo období říje sdružuje do samostatných skupin, které většinou obývají jiný prostor než samice s mláďaty. Samčí skupiny se začínají vytvářet po říji (Hlaváč & Anděl 2001). Skupiny jelenů se obvykle skládají z jedinců stejného věku, ačkoli byly zdokumentovány věkově smíšené skupiny, se starými jeleny obecně viděnými samostatně (Clutton-Brock et al. 1982).

Velikost skupiny má tendenci se s postupem dne zvětšovat, větší skupiny jsou vidět v pozdních odpoledních a večerních hodinách. Jeleni žijící v „uzavřených“ biotopech (např. lesích) obvykle tvoří menší skupiny než ti, kteří žijí v „otevřených“ biotopech (např. rašeliniště nebo pastviny); toto je pravděpodobně kombinace distribuce zdrojů (jídlo, voda, přístřeší atd.) a fyzického prostoru dostupného pro shromáždění. Jeleni někdy nakrátko opustí mládeneckou skupinu, aby shodili své parohy, a když se vrátí bez paroží, často se ocitnou na nižší pozici v hierarchii (Clutton-Brock et al. 1982). Nárůst velikosti sociální skupiny způsobuje zvýšenou úroveň agrese u dominantních jelenů a zvyšuje počet útoků na podřízené jeleny (Bartoš 1983; Bartoš & Perner 1985). Skupiny samic jsou typicky matriarchální a matrilineární povahy, což znamená, že mají hierarchii, kde je matka dominantní vůči svým dcerám a každá dcera je dominantní vůči jiné, mladší dceři. U samic starších tří let se zdá, že pozice dominance souvisí s věkem (tj. mladší jsou podřízeni starším). Zajímavé je, že vztahy dominance se zdají být stabilní, i když se zvířata v průběhu let mění (Clutton-Brock et al. 1982).

Původně se mělo za to, že je u jelena evropského typická lineární hierarchie (Lincoln et al. 1970; Bartoš 1980; Bartoš & Perner 1985; Bartoš et al. 1988), to znamená, že ve skupinách jelenů je méně případů, kdy zvířata s nižším postavením dominují nad těmi s vyšším postavením (Clutton-Brock et al. 1982), ale daleko častější jsou sociální struktury s trojúhelníkovými vztahy (Bartoš 1983; Bartoš 1990). Zdá se, že existuje stabilní vztah mezi věkem a sociálním postavením, ale to se může během období růstu paroží změnit. Nejvýše postavený jedinec nemusí mít nutně největší paroží (Lincoln et al. 1970), ale zpravidla k tomu tendenci má (Bartoš et al. 1987). Kolouši samčího pohlaví jsou dospělými jeleny obecně tolerováni přibližně do věku 18 měsíců, kdy je samci obvykle vyhánějí ze skupiny. Mladí samci



se obvykle po říji vracejí a zůstávají se svými matkami až do následující říje (Clutton-Brock et al. 1982).

Stárnutí jednotlivce vyvolává široké fenotypové změny, a proto pravděpodobně ovlivní jeho socialitu prostřednictvím řady mechanismů. Na individuální úrovni mohou fyziologické změny způsobit, že starší jedinci budou méně konkurenceschopní; mohou se proto vyhýbat asociaci s (mladšími) shodnými druhy, aby se vyhnuli konkurenci, nebo mohou být aktivně vyloučeni. Podobně mohou stárnoucí jedinci vykazovat zvýšenou „sociální selektivitu“ a nahrazovat nevýhodné nebo agresivní interakce v průběhu svého života méně, pozitivnějšími interakcemi (Albery et al. 2021).

Pozorování Alberyho et al. (2021) naznačují, že stárnoucí jedinci jsou méně sociální částečně proto, že upřednostňují obývání méně zalidněných a méně kvalitních oblastí. Zuby jelenů se stárnutím opotřebovávají, čímž se snižuje jejich schopnost přijímat potravu stejně efektivně, čemuž by se mohli přizpůsobit přesunem do oblastí, které jim umožňují krmit se jinou vegetací, a zároveň podporovat populace stejných druhů s nižší hustotou. Tímto způsobem by sociální úpadky mohly vzniknout částečně jako vedlejší produkt výběru stanovišť, spíše než v souvislosti se sociálním chováním samotným. Pozorovaný pokles sociální propojenosti související s věkem by mohl mít důležité důsledky pro ekologii populace.

### 3.4.2 Sexuální chování

Jelen evropský je sezónně se rozmnožující savec s dobou rozmnožování regulovanou fotoperiodou. Jeleni obvykle neovokalizují, kromě případů, kdy jsou vystrašeni, ale během říje se hlasitě ozývají „troubením“ (Pépin et al. 2001). Další samčí sexuální chování zahrnuje pronásledování samice v říji (Jaczewski 1989).

Mezi samci dochází k soubojům a páří se většinou dominantní jelen. Úspěšnost páření u samců pozitivně souvisí s velikostí těla (Clutton-Brock et al. 1988).

Při výběru oblastí páření se samice vyhýbají izolovaným malým loukám v křovinatých oblastech a upřednostňují větší louky, kde lze nalézt řadu sexuálně aktivních samců. Když jejich skupinu obklopí jiné skupiny, mají větší šanci na výběr vhodného reprodukčního partnera (Carranza & Valencia 1999). Troubení jelenů rovněž podporuje říji u samic (McComb 1987). Aktivní úloha laní při výběru reprodukčního partnera se velmi podceňuje, ačkoliv o výběru rozhoduje ona a její proceptivní chování je často vysoce aktivní (Bartoš 1982). Jeleni mohou setrvat v bezprostřední blízkosti samice po dobu až 10 hodin po kopulaci a odhánět všechny samce, kteří se přiblíží (Endo et al. 1997).

Sexuální chování jelena evropského je předmětem značného vědeckého zájmu (Guinness et al. 1971). Ačkoli existuje jen málo důkazů o vnitrodruhové variabilitě v reprodukčních systémech kopytníků, odlišnosti mezi populacemi mohou být větší, než se obvykle předpokládá. Jelen evropský je v období říje neteritoriální. Za zcela výjimečné situace však byl popsán případ teritoriality také u tohoto druhu. Carranza et al. (1990) v době sucha a nedostatku pastvy zavázal v době říje do oblasti zelené krmení. Dosáhl tak toho, že se několik dospělých samců usadilo v blízkosti krmiště a bránili je před ostatními jeleny.

### 3.4.3 Reprodukční a mateřské chování

Přežvýkavci jsou většinou polygamní savci (Clutton-Brock et al. 1982). Březost trvá přibližně 233 dní a samice se poprvé páří přibližně ve věku 15–16 měsíců. Laně s kolouchy preferují oblast daleko od rušivých vlivů (Mattiello et al. 1997). V prvním týdnu života leží kolouši schovaní v trávě, s výjimkou krmení. Ve druhém týdnu jsou zvířata aktivnější, zkoumají a ochutnávají možné zdroje potravy, včetně půdy, trávy, semen a vody, aniž by polykala. Zvířata se začnou pást ve 20 dnech a začnou přežvykovat o týden později (Birgersson et al. 1998). Kolouši zůstávají ve svém úkrytu, dokud nejsou vyrušeni (Vaňková et al. 2001).

Jelení říje probíhá od září do října. Březí samice po zhruba osmi měsících porodí většinou jedno mládě (Kadlíková 2005). Chování jelení se běžně odstavují ve věku 3–4 měsíců, zatímco divocí členové tohoto druhu jsou běžně kojeni 7–8 měsíců a po odstavu se nadále stýkají se svou matkou (Pollard et al. 1992).

Klíčovou roli v populační dynamice hraje rozmnožování samic kopytníků. Předpokládá se, že samičí reprodukce vyjadřuje účinek širokého souboru vnějších a vnitřních faktorů. Plodnost samic kopytníků úzce souvisí s předovulačním tělesným stavem určujícím pravděpodobnost ovulace a zabřeznutí. Tělesná hmotnost samice, která závisí zejména na dostupnosti potravy, je dobrým prediktorem pravděpodobnosti březosti. Potravní nabídka zase závisí na kvalitě stanoviště, povětrnostních podmínkách a hustotě zvířat (Borowik et al. 2016). Reprodukční strategie u samic kopytníků jsou určeny především k maximalizaci jejich přístupu k vnímavým samicím. Samci si mohou osvojit různé strategie, včetně sledování skupiny samic v oblasti jejich hledání potravy nebo pobytu v jedné části areálu samic a její obrany před ostatními samci. Průměrný reprodukční úspěch odvozený z přijetí té či oné strategie závisí především na ekologických faktorech, které ovlivňují sociální a prostorové chování samic. Mezi populacemi daného druhu žijícími v různých podmínkách prostředí se tak očekává značná variabilita reprodukčních systémů (Carranza et al. 1990).

### 3.4.4 Potravní chování

Jelen evropský se řadí mezi přežvýkavce, to znamená, že má složený žaludek. Živí se rozmanitou rostlinnou potravou podle prostředí a roční doby. Do pastvy jelení zvěře patří letorosty a větvičky keřů a stromů, trávy, byliny, houby, listy, žaludy, bukvice, kaštiny, jeřabiny, ovoce planých stromů a také polní plodiny a živá kůra. S tím souvisejí i škody, které jelení zvěř způsobuje okusem právě na mladé stromové vegetaci a dále pak loupáním kůry na stromech již vzrostlých. Jelen evropský má zásadní vliv na lesní vegetaci a hraje významnou roli ve fungování lesních biotopů. Složení potravy jelena lesního se mezi jednotlivými lesními typy liší ve vztahu k potravní nabídce, konkurenci s ostatními druhy býložravců a hustotě populace. V ČR jsou výzkumy potravní ekologie jelena lesního prováděny v jehličnatých a smíšených lesích v Krkonoších, Krušných horách, Beskydech, Jeseníkách a také v horských smíšených lesích. Údaje z lužních lesů stále chybí. Nedostatek údajů o stravě v tomto typu biotopu je patrný i v dalších zemích střední a západní Evropy. Naproti tomu byla potrava jelena

evropského rozsáhle studována v jiných typech lesů, např. v jehličnatých horských lesích Polska, v Bělověžském pralese, ve smíšených lesích v Maďarsku, v britských borovico-dubových lesích, ve smíšených jehličnatých lesích Skotska a v jehličnatých lesích Dánska (Prokešová 2004).

Jeleni konzumují stravu s vysokou i nízkou nutriční hodnotou. Jsou schopni trávit rostliny s vysokým obsahem hrubé vlákniny. Na jaře a na podzim se zvyšuje podíl trav a jejich obsah je vysoký i v zimě. V oblastech s omezeným přísunem potravy dominují ve stravě jelenů po celý rok trávy. Pokud jsou přítomny jehličnany, jehličí může tvořit více než jednu třetinu objemu potravy během zimy. V oblastech, kde se v blízkosti lesa nachází pole, mohou plodiny tvořit velmi důležitou součást stravy. Jednotlivé stanovištní podmínky tedy silně ovlivňují složení potravy jelena (Prokešová 2004).

Přežvýkavci obecně dávají přednost čerstvým a výživným rostlinám než odrostlým rostlinám bohatým na vlákninu. Rostliny v rané fenologické fázi mají nejvyšší obsah bílkovin a nejnižší obsah vlákniny, ale mají tu nevýhodu, že se vyskytují při nízké biomase. Selektivní strategie pastvy, která upřednostňuje nejmladší a nejvýživnější rostlinná stadia a části rostlin, může poskytnout větší energetický výnos, protože na přežvykování se spotřebuje také méně času. Optimalizace poměru mezi kvalitou rostliny a množstvím závisí na tělesné hmotnosti. Malí přežvýkavci jsou nuceni pást rostlinný materiál vysoké kvality, ale mohou tolerovat nízkou biomasu, zatímco velcí přežvýkavci vyžadují vyšší příjem rostlinného materiálu, ale mohou tolerovat nižší kvalitu. U pohlavně dimorfních kopytníků, jako je jelen (*Cervus elaphus*), samci obvykle přijímají méně kvalitní / vyšší množství stravy a využívají stanoviště s nižší kvalitou krmiva ve srovnání s menšími samicemi (Lande et al. 2014).

#### **3.4.5 Agonistické chování v období před shobením paroží**

U jelena evropského má agonistické chování značné náklady a přináší značné výhody. Každý rok je v období říje trvale zraněno až 6 % jelenů, přičemž bojový úspěch a reprodukční úspěch spolu úzce souvisí, a to jak v rámci věkových skupin, tak napříč nimi. Agonistické chování je citlivé na změny v potenciálních výhodách boje: jeleni bojují nejčastěji a nejintenzivněji tam, kde jsou potenciální výhody vysoké a mají tendenci vyhýbat se bojům s jedinci, které pravděpodobně neporazí (Clutton-Brock et al. 1979).

Před shobením paroží žijí jeleni v jedné velké skupině, po shoení se rozcházejí do četných nestabilních malých skupin. Jeleni jsou tedy v těchto dvou obdobích v různých sociálních prostředích. Ukázkový monitoring jednotlivých jelenů v té době jen stěží ukáže jejich skutečnou průměrnou agonistickou aktivitu. Změny v sociální struktuře skupiny jelenů před shobením paroží ovlivňují shazování paroží. U jelena evropského pravděpodobně ovlivňuje sociální struktura populace stabilitu hierarchie dominance jelena, což může následně ovlivnit cykly paroží (Bartoš 1980; Bartoš 1985).

Dle studie Bartoše (1985) platí, že čím vyšší je úroveň agresivity mezi jeleny, tím těsnější je vztah mezi postavením jelena ve skupině a načasováním cyklu paroží. Agresivní projev jelena souvisí s jeho hodnotným postavením. Čím větší je sociální skupina, tím vyšší je

počet agonistických interakcí a tím vyšší je míra agresivity vrcholových jelenů. U samců savců boj stimuluje hladinu glukokortikoidů. Zvýšené hladiny glukokortikoidů inhibují růst paroží. Boj tedy může brzdit růst paroží a tím i odhazování paroží. Účinek může být nejvýraznější u jelenů středního a nízkého postavení, takže střední datum shození paroží nastává později v sezóně. V jeho pozorování se během období shazování paroží základní bakalářská skupina jelenů rozpadla na četné malé nestabilní skupiny. Dominantní jeleni tak nebyli stresováni vysokou úrovní konkurence a léto se vyznačovalo nižší úrovní agonistického chování. Během této doby tedy mohly převládnout stimulační účinky sociálních interakcí mezi dominantními jeleny, hladina testosteronu mohla být zvýšena a vývoj paroží u těchto jelenů ustal dříve.

### 3.5 Lateralita mozku

V posledních zhruba třiceti letech srovnávací neurovědci a behaviorální biologové objevili, že levá a pravá hemisféra mozku a související chování, takzvaná mozková lateralita, dlouho připisovaná pouze lidskému druhu, jsou ve skutečnosti v živočišné říši více rozšířené. Dnes víme, že lateralita je patrná ve všech hlavních taxonomických skupinách u obratlovců i u bezobratlých (Vallortigara & Rogers 2020).

Mozek je považován za asymetrický, pokud je oblast mozku na jedné straně strukturálně nebo funkčně odlišná od druhé strany. Termín asymetrie se často nahrazuje termínem lateralita, i když lateralita tradičně označuje pouze funkční asymetrii. Mezi pravou a levou hemisférou existuje několik dobře zavedených strukturálních a funkčních rozdílů. Například u našeho druhu je jazyková a řečová produkce u velké většiny jedinců řízena levou hemisférou, zatímco pravá hemisféra se specializuje na prostorové vztahy a emoční kontrolu (Zach et al. 2016).

Ve skutečnosti, pokud by byla lateralita jedinečně lidskou vlastností, bylo by pro biology extrémně obtížné zjistit (a experimentálně dokázat), jaká je výhoda její přítomnosti (Vallortigara & Rogers 2020). Možná ještě neočekávanější je zjištění, že vzorec lateralitativy u druhů obratlovců je v zásadě stejný jako u lidí. Výzkum na zvířatech odhaluje důležité informace o vývoji, evoluci, příčinách a funkci tohoto klíčového aspektu organizace mozku (Rogers 2015). Neuroontogenetické principy naznačují, že epigenetické faktory se rozhodujícím způsobem podílejí na stanovení individuální lateralitativy a že genetické faktory sladí jejich směr. Je zřejmé, že směrová asymetrie má epigenetický rys (Vallortigara & Rogers, 2005).

V rámci druhu existují určité důkazy, že buď síla, nebo směr asymetrie jedince souvisí se specifickými aspekty chování, včetně stresové reakce (Siniscalchi et al. 2015), úniku před predátory (Dadda et al, 2010), průzkumného chování (Cameron a Rogers 1999), sociální kognice (Daisley a kol. 2009), rychlosti učení (Bilbost a Brown 2014), numerické dovednosti (Gatto a kol. 2019), kognitivní zaujatosti (Rogers & Vallortigara 2015) a schopnosti věnovat se více než jednomu úkolu současně (Rogers et al. 2004). Stručně řečeno, důkazy naznačují, že kognitivní schopnosti se zlepšují tím, že máme lateralizovaný mozek (Rogers 2017). Se zvláštním významem pro dobré životní podmínky zvířat může neexistence lateralitativy způsobit, že jedinec bude náchylnější ke stresu. Jak také ukázala nedávná studie u lidí, stres sám o sobě může ovlivnit integraci mezi hemisférami, což je důležité, protože každá hemisféra může zpracovávat různé informace související s daným úkolem (Berretz et al. 2020).

Modelovými druhy obratlovců, které jsou široce používány ve výzkumu behaviorální lateralitativy, jsou dánío pruhované (*Danio rerio*), kur domácí (*Gallus gallus f. domestica*) a holub domácí (*Columba livia f. domestica*). Srovnávací studie jsou vždy informativní a rozšiřují znalosti o vztazích mezi mozkem a chováním. Nejen, že jsou tyto modely důležité při objasňování genetických a zkušenostních procesů při manifestaci lateralitativy, ale také tím, že dávají oboru jistý základ v biologii a poskytují způsoby, jak objektivně měřit lateralizovanou mozkovou funkci (Rogers 2014).

### 3.5.1 Definice laterality

Lateralita označuje levo-pravé strukturální nebo funkční rozdíly. Strukturální rozdíly mohou být přítomny mezi levou a pravou stranou těla nebo mozku. Takové boční rozdíly v chování mohou existovat bez zjevných nebo známých rozdílů ve struktuře (Rogers 2015). Levá a pravá strana mozku se specializuje na zpracování informací různými způsoby a na kontrolu různých kategorií chování. Výzkum na řadě druhů ukázal, že levá hemisféra řídí zavedené vzorce chování prováděné v nestresových situacích, zatímco pravá hemisféra reaguje na neočekávané podněty a kontroluje únikové a jiné nouzové reakce (Rogers 2010).

Přestože se levá a pravá hemisféra mozku vyvíjejí s vysokou mírou symetrie na anatomické i funkční úrovni, ukázalo se, že mezi oběma stranami existují jemné strukturální rozdíly a že každá z nich je dominantní při zpracovávání specifických kognitivních úkolů. V důsledku evoluční ochrany nebo konvergence se lateralita mozku nachází jak u obratlovců, tak u bezobratlých, což naznačuje, že poskytuje významnou způsobilost pro život zvířat. Je zajímavé, že jak u savců, tak u hmyzu, je lateralita mozku spojena s učením a získáváním krátkodobé versus dlouhodobé paměti. Lateralita mozku může přinést výhody tím, že umožní hemisférám vykonávat paralelní úkoly. Silné důkazy pro tuto myšlenku pocházejí ze studií na modelových organismech, ve kterých lze vývoj laterality manipulovat. Je například známo, že světlo indukovaná vizuální lateralita zlepšuje výkon kuřat ve dvou úkolech, tj. rozlišování mezi semeny a oblázky při sledování modelového predátora (Duboc et al. 2015). V rámci populace nebo druhu může být lateralizace přítomna dvěma způsoby: na úrovni jedince nebo populace (Rogers 2015).

#### Lateralita na úrovni jednotlivce

Lateralita na úrovni jednotlivce se týká příkladů, ve kterých většina, ne-li všichni, jednotlivci vykazují laterální vychýlení, ale počet zaujatý doleva je stejný jako počet zaujatý doprava (Rogers 2015). Tento typ laterality je přítomen u většiny jedinců v populaci (nebo druhu), ale v populaci jako celku neexistuje žádné laterální zkreslení (Rogers 2002).

Zda lateralizovaný mozek napomáhá kognitivní účinnosti, lze testovat pomocí zvířecích modelů a přesně kontrolovaných experimentů. Stejně jako u lidí však zůstává problémem, jaké chování se používá jako měřítko směru a/nebo síly laterality, zvláště pokud je k posouzení laterality použit pouze jeden test. Na zvířecích modelech je možné se tomuto problému vyhnout manipulací vývoje laterality v celé smyslové modalitě (např. ve vizuálním vnímání expozicí světlu versus tmě během raného vývoje) nebo srovnáním zvířat divokého typu se zvířaty se spontánními změnami laterality. U ptáků je možné využít vlivu světla na rozvoj zrakové laterality k manipulaci síly a směru asymetrie. Ačkoli každá hemisféra je zapojena do své vlastní specializované funkce, neustálý výkon ptáka vyžaduje integraci procesů probíhajících a přijatých rozhodnutí v každé hemisféře. Bylo také prokázáno, že kuřata vylíhnutá z vajec vystavených světlu jsou schopna používat obě hemisféry k řízení svého chování, zatímco kuřata inkubovaná ve tmě používají pouze jednu hemisféru a ta závisí na tom, které oko se používá, když jsou testována monokulárně. Nyní se zdá být zcela jasné, alespoň u nehumánních zvířat, že jakékoli nevýhody laterality, jako je menší ostražitost před

predátory na pravé straně, jsou vyváženy vynikající kognitivní výkonností. To však samo o sobě nevysvětluje, proč je většina jedinců lateralizována stejným směrem (tj. jako směrové zkrvení v rámci populace nebo druhu) (Rogers 2014).

### **Motorická lateralita na úrovni populace**

Lateralita na úrovni populace označuje směrovou odchylku, ve které je většina zvířat zaujatá stejným směrem (Rogers 2015). Populační zkrvení vyplývá ze skutečnosti, že většina jedinců je lateralizována stejným směrem, jako v případě pravorukosti u lidí (Rogers 2002). Lateralita je spojena s předvídatelným sociálním chováním; například směr, kterým se k sobě jednotlivci přibližují, může sloužit ke snížení agrese. Lateralita na populační úrovni tak může nepřímo přispět ke stabilizaci hierarchie (Jennings 2014).

### **3.5.2 Vývoj mozkové laterality**

Specializace hemisfér lidského mozku k provádění různých funkcí je známá již více než 100 let, počínaje objevem afázie Marcem Daxem v roce 1836 u lidí, kteří utrpěli mrtvici nebo jiné poranění mozku způsobující ochrnutí pravé ruky, ale ne levou stranu jejich těla (Rogers 2014). Tradičně byla lateralita mozku považována za jedinečný rys lidského druhu a byla spojována s jazykovými schopnostmi a zručností. Za posledních dvacet let se však nashromáždilo velké množství důkazů na podporu názoru, že zvířata mají také několik asymetrických oblastí mozku. Strukturální lateralita mozku je nyní považována za rozšířenou u obratlovců i u bezobratlých. Kromě asymetrie mozku bylo některými studiemi dokonce i u potkanů prokázáno, že jsou leváci nebo praváci. Existují důkazy naznačující asymetrii chování pocházející z období kambria. Fosilie trilobitů mají vyšší výskyt zhojených jizev, pravděpodobně po napadení, konkrétně na pravé zadní části jejich těl. To naznačuje, že trilobiti měli tendenci unikat pohybem doleva nebo že jejich predátoři měli asymetrii ve směru útoku. Spekuluje se, že některé rysy asymetrie, jako je lidská levorukost, se vyvinuly, aby poskytovaly výhodu v boji. Celkově literatura naznačuje, že asymetrie mozku se mohla objevit jako adaptivní reakce na stresory, které mohou poskytnout důležité výhody (Zach et al. 2016).

Asymetrie a výsledná lateralita mohou pocházet z evolučních, genetických, vývojových, epigenetických a dokonce i patologických faktorů (Samara & Tsangaris 2011). Mozky lidí a jiných zvířat jsou asymetricky organizovány, ale stále víme málo o ontogenetických a nervových základech laterality. Na genetické úrovni má centrální význam uzlová signalizační kaskáda, ale bylo objeveno několik dalších genetických drah, které také formují lateralizovaný embryonální mozek. Studie na lidech identifikovaly několik relevantních genů s většinou malých velikostí účinku, ale také zdůrazňují extrémní význam negenetických faktorů pro rozvoj laterality. To je také viditelné na vizuální asymetrii u ptáků, u kterých geny ovlivňují pouze embryonální polohu těla, zatímco výsledný levo-pravý rozdíl vizuální stimulace formuje zrakové dráhy lateralizovaným způsobem (Güntürkün & Ocklenburg 2017).

Z velké části se předpokládá, že například vývoj jazykové laterality a preference ruky u lidí má genetický původ. Oba jsou však velmi plastické, protože je lze v časném životě snadno

zvrátit. I když se tedy genetické faktory podílejí na ustavení laterality mozku, pravděpodobně spouštějí pouze slabou hemisférickou dominanci, která je poté posílena environmentálními a/nebo fyziologickými faktory v prenatálním a postnatálním životě (Duboc et al. 2015). Bohatě množství výzkumů prokázalo, že prenatální i postnatální časná zkušenost hraje zásadní roli při utváření mozku a že stres v raném věku je spojen s celoživotním rizikem neuropsychiatrických onemocnění. V následujícím odstavci je zmíněno několik studií, které naznačují, že stresující raná životní zkušenost může mít dopad na hemisférickou specializaci (Zach et al. 2016).

### **Světlo**

Nejlépe charakterizovanou ilustrací vlivu prostředí na laterality mozku je světelná stimulace na asymetrický vývoj zrakové dráhy u kuřat kura domácího a holubů (Duboc et al. 2015). Rogers (1982) zjistila poprvé u kuřat, že vystavení ptačích embryí světlu má zásadní roli ve vývoji zrakové laterality. V posledních dnech vývoje se ptačí embrya ve vejci otočí, takže světlo procházející skořápkou může stimulovat pouze pravé oko. Mláďata líhnoucí se z vajec se zakrytým levým okem přednostně používají pravé oko/levou hemisféru k rozlišení zrnků od oblázků, zatímco mláďata manipulovaná tak, aby bylo jejich pravé oko zakryto, vykazovala ve stejném testu opačnou asymetrii; kuřata inkubovaná ve tmě poslední tři dny před vylíhnutím nevykazují žádnou asymetrii v použití levé nebo pravé hemisféry (Duboc et al. 2015).

### **Poloha těla**

Pokud je k nastavení asymetrie ve zrakové dráze kuřete nutné světlo, je směrovost této asymetrie dána téměř neměnným asymetrickým držetím embrya ve vejci. Faktory, které určují polohu kuřecího embrya, nejsou známy, ale je zajímavé, že asymetrické držení těla vyvíjejícího se plodu bylo také navrženo jako determinant, který by mohl ovlivnit nebo posílit časnou laterality mozku u lidí. Během posledního trimestru je většina plodů v orientaci hlavou dolů na levé straně matky, což je preferovaná poloha možná kvůli fyzickým omezením způsobeným viscerální asymetrií matky. Tato pozice může upřednostňovat pohyb pravé paže tím, že poskytuje více prostoru na pravé straně nebo otočení hlavy doprava, aby čelila směru jakéhokoli světla, které by mohlo proniknout do matčina břicha, čímž přispívá k motorické laterality (Duboc et al. 2015).

### **Hormony**

Jedním z navrhovaných účinků prostředí, i když je kontroverzní, je období početí. Ačkoli to nebylo potvrzeno jinými studiemi, nezávislé zprávy u lidí našly významně více leváků mezi muži narozenými v zimě. Jednou z hypotéz je, že sezónní variace hormonů matky, jako jsou vysoké hladiny androgenů během jara, by mohly ovlivnit vývoj plodu a přispět spolu s genetickými faktory k vyvolání posunu doleva. Vliv pohlavních hormonů na rozvoj laterality mozku také vysvětluje genderové rozdíly pozorované u lidských mozkových strukturálních asymetrií a v rukou a genderové variace v lateralizovaném chování zaznamenané u zvířat, jako jsou ryby (Duboc et al. 2015).



Uvolňování glukokortikoidů během stresu může rovněž ovlivnit asymetrii mozku. Levá a pravá hemisféra mají různý regulační dopad na hladiny stresových hormonů a celkovou aktivitu osy hypotalamo-hypofyzárního systému (HHS). Je známo, že chronicky vysoké hladiny glukokortikoidů vykazují nepříznivé nebo dokonce atrofické účinky na hipokampální neurony a gliové buňky. Zdá se, že chronicky vysoké hladiny kortikoidů spojené se stresujícími životními událostmi ovlivňují oba hipokampy, i když postižení pravé strany je výraznější. Samotné kortikosteroidy však nemohou plně vysvětlit účinek stresu na mozek, protože několik poruch souvisejících se stresem, jako je posttraumatická stresová porucha u lidí, chronická bolest nebo únava, vykazuje nízké plazmatické hladiny kortizolu (Zach et al. 2016).

### **3.5.3 Lateralita u člověka**

Objevení funkční laterality mozku u člověka je spojováno s klasickými pozorováními učiněnými v roce 1861, kdy francouzský lékař Paul Broca objevil specializované mozkové řečové centrum později po něm pojmenované jako Brokovo centrum (Rogers & Andrew 2002). Srovnávací studie mozkové laterality se datují již od 19. století, ale poté z velké části vymizely kvůli předpokladu, že lateralita je jedinečně lidská. Od obnovení tohoto oboru v 70. letech 20. století jsme se dozvěděli, že levopravé rozdíly v mozku a chování existují v celé živočišné říši a vyplácejí se z hlediska smyslové, kognitivní a motorické výkonnosti. Ontogeneticky začíná lateralita u mnoha druhů asymetrickými expresními vzorci genů v rámci nodální kaskády, které připravují „půdu“ pro pozdější složité interakce genetických, environmentálních a epigenetických faktorů. Ty se projevují v různých časových obdobích ontogeneze a vytvářejí asymetrie nervových sítí u různých druhů. V důsledku toho se pak v závislosti na požadavcích úkolu aktivují levostranné nebo pravostranné hemisférické smyčky vpřed směřujících nebo zpětnovazebních projekcí, které mohou dočasně dominovat nervovému procesu (Güntürkün et al. 2020).

Mozková kůra moderních lidí je výjimečná tím, že se vyznačuje určitou funkční lateralitou, pro kterou není znám žádný jasný ekvivalent u nehumánních primátů. Tyto asymetrie spočívají přinejmenším zčásti v přítomnosti určitých mechanismů, které zprostředkovávají řeč i zručnou manuální činnost, v levé mozkové hemisféře. Nejzřetelnějším zjevným projevem této mozkové asymetrie je pravorukost (Frost 1980). U lidí je produkce, vnímání a porozumění jazyku řízeno frontotemporální korovou sítí, která je u většiny lidí lateralizována na levou stranu. Ústředními složkami této sítě jsou Brokova oblast (produkce jazyka) a Wernickeho oblast (porozumění jazyku) (Güntürkün et al. 2020).

### **3.5.4 Vzor laterality u obratlovců**

Po objevu asymetrie lidského mozku muselo uplynout více než sto let, než se konečně rozdíly mezi levou a pravou stranou mozku a chováním u jiných živočichů staly předmětem podrobného výzkumu. Během krátkého období od té doby bylo vytvořeno několik zvířecích modelů, které stále více umožňovaly rekonstruovat složité interakce mezi geny, prostředím a

epigenetickými faktory, které formují vyvíjející se mozek do jeho dospělé podoby. Nyní by se s pomocí těchto zvířecích modelů měly řešit klíčové hranice, které nelze vyřešit pouze studiem lidských subjektů (Güntürkün et al. 2020).

Mozkové hemisféry obratlovců jsou lateralizované v tom, že jsou specializované na zpracování různých typů informací (Jennings 2014). Vzor specializace levé a pravé hemisféry obratlovců je široce podobný napříč druhy a pozoruhodně podobný tomu, který je přítomen u lidí (Rogers 2015). Lateralita je rysem mozku obratlovců, u kterého bylo prokázáno, že ovlivňuje behaviorální výkon v řadě úkolů. Konkrétně tendence k útoku na protivníka u řady druhů je spojena s lateralitou, například zorného pole (vlevo nebo vpravo), kterým se protivník přibližuje k předmětu. Kromě zorného pole se jedinci liší také v síle laterality, kterou projevují, a to může ovlivnit i sílu agresivní reakce (Jennings 2014). Obecně je charakteristika laterality podobná u všech obratlovců, i když stupeň laterality i její směr se v rámci druhů a mezi nimi liší, stejně jako od jednotlivce k jednotlivci (Brown 2005).

Zrakový nerv nese informaci od oka dále do mozku, kde dochází k optickému křížení. Výsledkem překřížení optického nervu je to, že levá část mozku zpracovává informace z pravé části zorného pole a pravá část mozku zase z levé části zorného pole. Poté se informace dále nese zrakovým traktem až do zrakového kortexu. V kortexu se zraková informace zpracovává pomocí retinotopie (Rogers 2015).

Levá hemisféra se specializuje na kategorizaci předmětů a jiných podnětů a na kontrolu naučeného nebo dobře nacvičeného chování, když je zvíře v uvolněném stavu. Zaměřuje také pozornost na konkrétní vlastnosti objektů nebo aspekty životního prostředí. K použití levé hemisféry dochází, když zvíře musí udržovat reakce, jako je pronásledování kořisti nebo hledání potravy. Používá se, když je třeba provést výběr podle kategorií, jako je typ potravy nebo preferovaný typ partnera (Rogers 2015).

Pravá hemisféra se specializuje na kontrolu rychlých reakcí v nouzových situacích, včetně pozornosti a úniku před predátory. Má širokou, globální pozornost důležitou při odhalování nových podnětů. Posuzuje více vlastností objektů a okolního prostředí. Pravá hemisféra také zpracovává prostorové informace na základě geometrických vodítek, rozpoznává tváře a řídí vyjádření emocí, zejména strachu a agrese (Rogers 2015).

Silné negativní emoce vyjádřené pravou hemisférou mohou být potlačeny levou hemisférou, a to je potřeba k tomu, aby bylo možné pronásledovat kořist bez rozptylování pozornosti. U savců je toto potlačení pravé hemisféry levou hemisférou ovlivněno přes kalózní těleso, *corpus callosum*, soubor spojení mezi hemisférami. Obě hemisféry spolu komunikují a rovnováha kontroly se může často měnit v závislosti na vnějších okolnostech a vnitřních stavech. Ačkoli jednotlivci mohou vykazovat tendenci používat jednu hemisféru častěji než druhou, nejedná se o výhradní převahu (Rogers 2015).

Verbální zpracování selektivně aktivuje levou hemisféru, zlepšuje analýzu informací v pravé polovině prostoru, redukuje informace v levé polovině a vytváří orientační reflexy vpravo. Podobně vizuálně prostorové vnímání selektivně aktivuje pravou hemisféru, posunuje percepční procesy doleva a vyvolává reflexy orientace doleva (Levy 1977).

Zdá se, že základní vzorec laterality je společný pro druhy obratlovců, jak je patrné z kontroly agresivních reakcí pravou hemisférou, detekce a reakce na predátory a stresové reakce. Naproti tomu levá hemisféra kategorizuje podněty a zaměřuje se na naučené vzorce chování prováděné v uvolněnějších podmínkách (Rogers & Vallortigara 2015). Některé studie však ukázaly, že zatímco lateralita poskytuje v některých kontextech výhodu, v jiných to tak být nemusí, jak bylo zjištěno ve studii jelenů, ve které více lateralizovaní jeleni byli méně úspěšní v eskalovaných bojích (Jennings 2014).

Tabulka 2. Shrnutí lateralizovaných funkcí (Vallortigara & Rogers 2019).

<b>Levá hemisféra</b>	<b>Pravá hemisféra</b>
Rozlišování a chytání kořisti (ryby, ropuchy)	Detekce predátorů (ryby, kuřata)
Hledání potravy s rozlišováním a/nebo manipulace s potravou (ptáci)	Útěk predátorů (pulci žáby, ryby, ropuchy, kuřata)
Přibližování a manipulace s předměty (ptáci, opice, lidoopi)	Neurochemické změny se stresem predátorů (krysy, kočky)
Inhibice agrese (kuřata, lidé)	Vyhýbání se / stahování se (opice, lidoopi, lidé)
Inhibice intenzivních emocí, zejména negativních emocí (u lidí)	Strach (kuřata, krysy)
Rozpoznávání kategorií / pozornost na velké změny (ptáci, krysy)	Agresivita (ropuchy, ještěrky, kuřata, opice) Námluvy a kopulační chování (mloci, ptáci)
Rozpoznávání druhově typických vokalizací (ptáci, myši, některé opice, lidé pro řeč)	Vyjádření intenzivních emocí (opice, lidoopi, lidé)
Pozornost na orientační body (ptáci)	Kontakt / zaznamenávání zvířat stejného druhu (ryby, pulci) Rozpoznávání/analýza tváří (ovce, opice, lidé)
Attention to local cues (birds, monkeys, humans)	Rozpoznávání jednotlivých druhů (kuřata)
	Prostorové poznávání (ptáci, krysy, lidé)
	Pozornost na globální podněty (kuřata, opice, lidé)
<i>Zvažované odpovědi: Schopnost inhibovat reakci při rozhodování mezi alternativními reakcemi Vizuálně-prostorová analýza se soustředěním na místní prvky</i>	<i>Rychlé, druhově typické reakce. Vizuálně-prostorová analýza se soustředila na relační vlastnosti prostorového uspořádání</i>

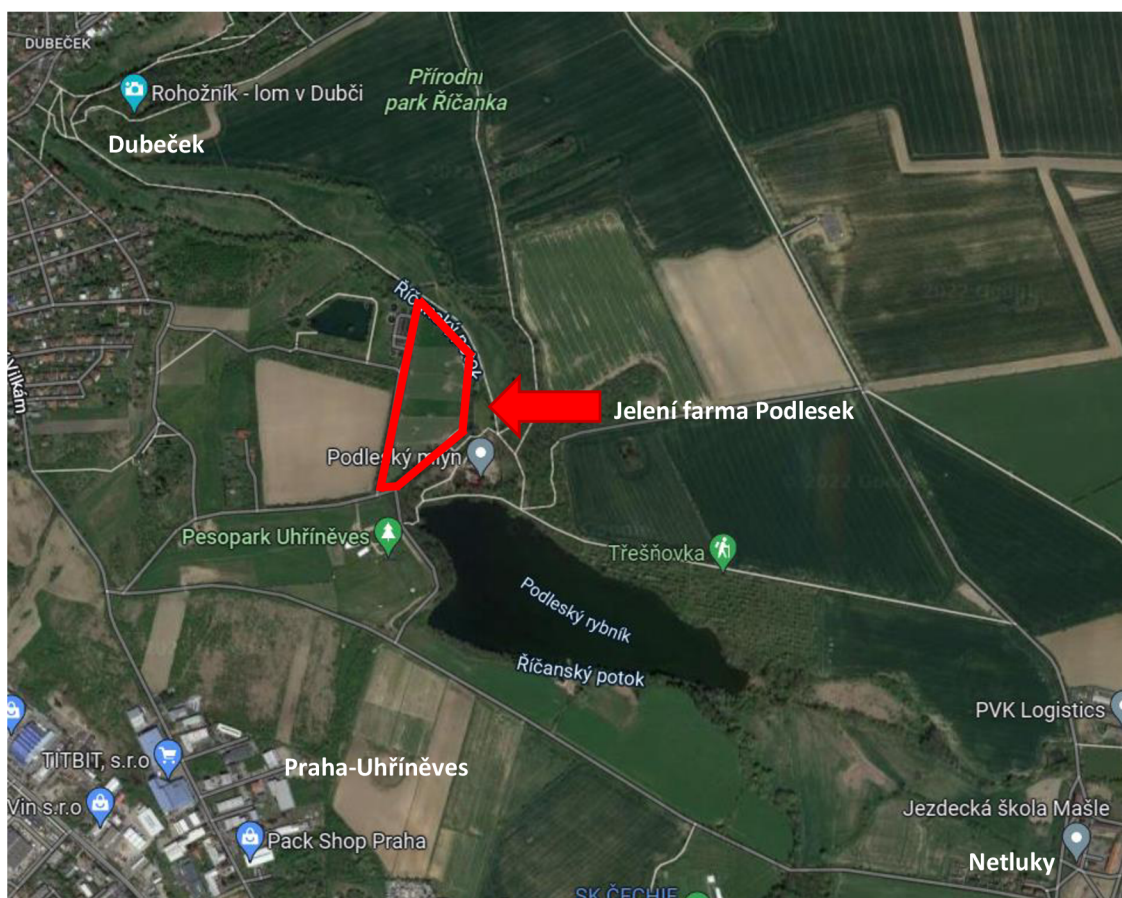
*Poznámka: Tato tabulka není úplným shrnutím všech výzkumů ukazujících laterální chování u zvířat, ani všech druhů, u kterých byly tyto laterality prokázány. Případy, kdy byla určitá forma laterálního chování prokázána u několika příbuzných druhů, jsou uvedeny obecně (např. ptáci) a případy, kdy byla dosud hlášena pouze u jednoho druhu, jsou zaznamenány konkrétně (např. kuřata kura domácího). Rozdíly na levé a pravé hemisféře nejsou absolutní, ale relativní (Vallortigara & Rogers 2019).*

## 4 Metodika

### 4.1 Založení experimentu a sbírání dat

Experimentální část práce byla prováděna ve spolupráci s Výzkumným ústavem živočišné výroby v Uhříněvsi (VÚŽV), v. v. i. Experiment byl prováděn formou etologické analýzy 7 videozáznamů z krmení jelenů na experimentální jelení farmě Podlesek. Farma se nachází na jihovýchodním okraji Prahy v blízkosti městských částí Praha-Uhříněves a Praha-Dubeč (Obr. 3), je provozována Oddělením etologie Výzkumného ústavu živočišné výroby a slouží ke studiu biologie chování zvířat.

Chování jelenů při kompetici o potravu bylo natáčeno v období před vytloukáním a před shazováním paroží. Záznamy byly natáčeny v období 16. 7. – 3. 8. roku 2020 a jejich pořizovatelem byl původně doktorand a nyní vědecký pracovník VÚŽV Bruno Essatore, PhD., s jehož laskavým svolením byly materiály předány k další analýze pro účely této práce. Z videozáznamů byly vybírány situace, ve kterých bylo známo, kdo inicioval agonistickou interakci, ze které strany přistupuje iniciátor a recipient a o jaký typ agonistické interakce se jedná.



Obrázek 3. Farma Podlesek (ohraničeno červeně) se nalézá v blízkosti obcí Netluky a Dubeček, v městské části Praha 22 (Praha-Uhřetěves). Výměra pozemků činí 3,23 ha. Zdroj: Google Maps 2022.

Veškeré videozáznamy byly pořízeny kamerou Virb Garmin 360 se záběrem 360°, díky které bylo možné snímat dění současně ve všech stranách, a to i bez přítomnosti člověka, který by chování jelenů mohl ovlivnit. Další výhodou tohoto způsobu pozorování byla možnost opakovaného přehrávání záznamu pro přesnější popis a vyhodnocení. Kamera byla fixována na stativu ve výšce zhruba 2 m a umístěna do středu prostoru, kolem kterého byly na zem nasypány vždy celkem 3 hromádky krmiva. Typický příklad pozorování je znázorněn na fotografii (Obr. 4).



*Obrázek 4: Snímek z kamery Virb Garmin 360 zachycující stádo jelenů při společném krmení. Omezený počet krmných míst vede k zvýšenému kontaktu zvířat a častým projevům agonistického chování.*

Populace jelenů se skládala z celkem 12 jedinců výhradně samčího pohlaví v období před shoením a vytlučením paroží, kteří se od sebe lišili věkem, tělesnou hmotností a sociálním postavením. Tyto informace však nebyly v experimentu zohledněny. Jednalo se o sociálně vysoce stabilní skupinu, neboť se jedinci mezi sebou znali delší dobu, žili spolu 365 dní v roce a skupina měla již pevně utvořenou hierarchii.

Krmení probíhalo vždy následujícím způsobem: první byla na pozici krmiště umístěna kamera. Poté experimentátor s použitím kolečka či kbelíku rozmístil vždy 3 hromádky krmné směsi. Po vzdálení pracovníka se jeleni seběhli ke krmení. Atraktivnost krmiva, v kombinaci s omezeným množstvím krmných míst, motivovala jeleny k častějšímu projevování agonistického chování.

## 4.2 Identifikace zvířat

V první etapě práce bylo třeba stanovit identitu všech jelenů, aby nedocházelo v průběhu pozorování k záměně jedinců, neboť jejich vnější znaky – barva srsti, výška či tělesný rámec, působily poměrně vyrovnaným dojmem a pro nezkušeného pozorovatele zde na první pohled nebyly patrné rozdíly.

K označení jelenů posloužily barvené obojky s čísly v barvách modrá, zelená, bílá a žlutá. U některých jedinců došlo ještě před experimentem nebo v průběhu něj ke ztrátě obojky, a tak pro klíčovým rozlišovacím kritériem tvar paroží, které vždy vykazovalo určité morfologické rozdíly typické pro konkrétní jedince. Jeleni byly v záznamových arších označeni pracovními jmény a byly zaznamenány jejich identifikační znaky.

## 4.3 Zaznamenávání interakcí

Interakcí zde rozumíme vzájemný projev agonistického chování probíhající vždy pouze mezi dvěma jedinci v konkrétním okamžiku (Zítek 2020). Ostatní přítomná zvířata nebyla do zaznamenané interakce zahrnuta. Pokud dominantní jedinec (iniciátor) hrozil v jednu chvíli dvěma různým oponentům (recipientům), jejich reakce byly vyhodnoceny odděleně jako dvě izolované dyády. Interakce začínala samotným příchodem iniciátora nebo počátkem jeho agonistického projevu a končila navazující reakcí recipienta, která měla ve většině případů podobu odchodu, ale vyskytly se i případy vyjádření submisivního postoje bez odchodu, či protiakce v případě kontaktu s jiným dominantním jedincem.

Záznam každé interakce vždy obsahoval informace o vzájemné poloze zúčastněných jelenů. Ti k sobě mohli být postaveni bokem, čelem, případně jeden čelem a druhý bokem. Pro možnost zpětného dohledání byl vždy definován časový úsek, ve kterém dané chování proběhlo.

Široké spektrum možných interakcí bylo klasifikováno dle intenzity jejich projevu. Následuje výčet kategorií dle zvyšující se intenzity: příchod, hrozba zvednutím hlavy (Obr. 5), kopnutí jednou přední končetinou (Obr. 6), kopnutí oběma předními končetinami (Obr. 7), vyběhnutí s pronásledováním (Obr. 8), souboj na zadních, tzv. boxování (Obr. 9), náznak přetlačování paroží (Obr. 10).

Nejdůležitějšími záznamy u jednotlivých interakcí byly stranové preference iniciátora i recipienta agonistického chování. Ze vzájemné polohy, postoje těla a natočení hlavy bylo usuzováno, která část vizuálního pole má hlavní podíl na observaci a vyhodnocení situace. Díky principu kontralaterality lze předpokládat, že preference pravého vizuálního pole při kontaktu s druhým jelenem odpovídá dominantní úloze protilehlé, tedy levé mozkové hemisféry a opačně (Zítek 2020).

V případě interakce přímého příchodu, tedy nejčastěji vzájemné polohy čelem, někdy nebylo možné vizuálně určit převládající směr pohledu, jelikož nedošlo ani k viditelnému natočení hlavy vpravo nebo vlevo, a tak tyto interakce byly vyřazeny ze souboru statisticky zpracovávaných případů.

Dále byl každý záznam doplněn o tyto dodatečné informace: zda vedlo chování iniciátora k odchodu recipienta, směr odchodu recipienta a který z dvojice jelenů byl odpovědný za jejich počáteční vzájemné postavení, tj. kdo si vybral stranu příchodu.

Strana příchodu byla definována takto: recipient nebo iniciátor si vybral stranu, ze které přišel k oponentovi, a z té pak iniciátor recipienta i napadnul. Strana nebyla určena z pohledu toho, kdo stranu vybíral, nýbrž jako strana oponenta (Obr. 12).



*Obrázek 5. Počátek interakce dvou čelem k sobě orientovaných jedinců. Lze předpokládat, že během okamžiku se jeden z jelenů podřídí a ustoupí dominantnějšímu jedinci. Interakce „hrozba zvednutím hlavy“.*



*Obrázek 6. Zvýšený projev agresivity dominantního jedince (vpravo) vyjádřený kopnutím levou přední končetinou. Recipient agonistické interakce (vlevo) zde reaguje rychlým odklonem hlavy na levou stranu a následným odchodem ve směru své levé strany.*





*Obrázek 7. Silný agonistický projev v podobě kopnutí oběma předními končetinami. Zde je vzájemná poloha jelenů taková, že iniciátor (vlevo) stojí k soupeři čelem s lehkou převahou postavení směrem své pravé strany, zatímco levým bokem natočený recipient (vpravo) rychle utíká z místa střetu.*



*Obrázek 8. Silný projev agonistického chování v podobě vyběhnutí s pronásledováním. Dominantní jedinec (vlevo) zahájil interakci ve chvíli, kdy k němu recipient (vpravo) stál svým levým bokem.*

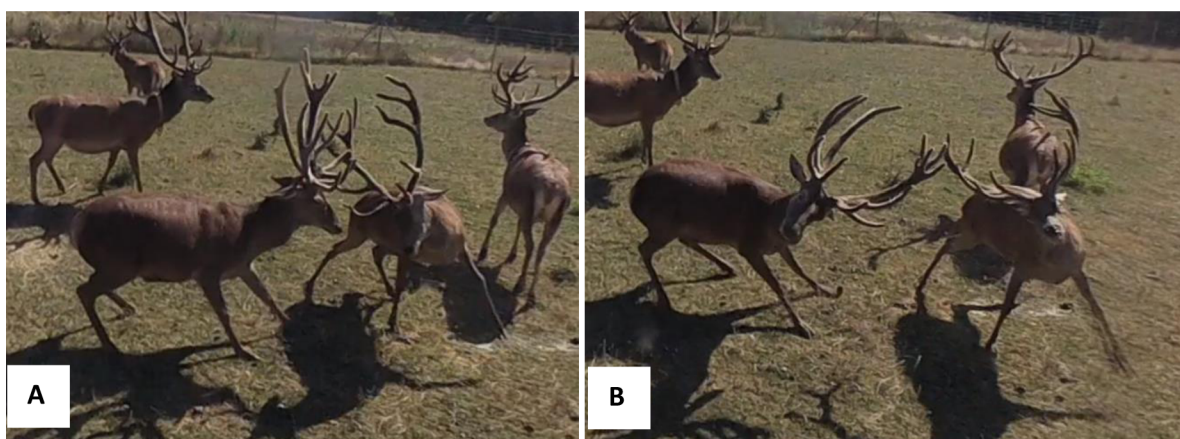


*Obrázek 9. Souboj ve stoje na zadních končetinách je v období před shazením a vytlučením paroží agonistickým projevem s vysokým stupněm intenzity.*

Interakcí se zajímavým zakončením byl typ interakce „náznak přetlačování parožím“, kdy nejprve nastala hrozba parožím ze strany iniciátora, kdy recipient přijmul toto chování stejnou reakcí, tj. hrozbou parožím. Následně recipient vzdal souboj a odešel směrem vlevo. Poté se oba jeleni na malý moment dotkli částí paroží, které je v období v lýčí citlivé na kontakt, a tak došlo k okamžitému úskoku obou jedinců od sebe. Tuto situaci zachycují následující fotografie (Obr. 10, Obr. 11A, Obr. 11B).



Obrázek 10. Náznak přetlačování parožím. Na rozdíl od soubojů v době říje zde jeleni nevyužívají paroží, neboť to je v této fázi vývoje potaženo hustě prokrveným a inervovaným lýčím a je velmi citlivé na kontakt. V tomto případě tak dochází pouze k hrozbě parožím, kdy recipient (vpravo) nakonec odbíhá.



Obrázek 11. Fotografie vlevo (A) zachycuje moment dotyku parožím iniciátora (vlevo) a recipienta (vpravo) a na pravém obrázku (B) je zachycen následný úskok obou jedinců směrem od sebe.



Obrázek 12. Výběr strany zleva. Iniciátor (v tomto případě jedinec stojící zády) si vybírá příchod zleva, tzn. přichází k oponentovi v poloze čelo × bok z recipientovy levé strany.

#### 4.4 Vyhodnocování laterality

Veškerá data byla podrobně několikrát zkontrolována pro minimalizaci chyb a zaručení uniformity interpretace jednotlivých interakcí napříč pozorováními. Data byla poté utříděna a zpracována do podoby výsledků a grafu skrze použití statistických modelů s pomocí počítačového software SAS System (verze 9.4).

Pro stanovení pravděpodobností, že bude iniciátor přistupovat ke svému oponentovi směrem vlevo, byl použit zobecněný lineární smíšený model pro binární data (GLMM, PROC GLIMMIX), kdy závisle proměnnou byla laterality (preference levé strany / preference pravé strany) – byla počítána pravděpodobnost přístupu iniciátora k recipientovi z levé strany iniciátora.

Náhodným efektem byla identita iniciátora. Pevnými efekty byly pouze kategoriální proměnné Výběr strany (Iniciátor /Recipient), Vzájemná poloha (Bok-bok, Bok-čelo, Čelo-bok, Čelo-čelo, Čelo-zadek), Typ interakce (Aktivní odehnání, Hrozba hlavou, Hrozba parožím, Kopnutí levou, Kopnutí oběma, Kopnutí pravou, Příchod, Stoupnutí na zadní, Vyběhnutí, Vykopnutí levou, Vykopnutí pravou, Vystrčení bokem), nebo v redukované podobě Typ interakce<sup>2</sup> (Honička, Hrozba hlavou, Hrozba parožím, Kopnutí, Na zadních), Parohy (stejný stav / různý stav) a Odehnání (Ano / Ne) (Tab. 3).

GLMM byl vždy konstruován tak, že byly nejdříve do GLMM zařazeny hypotézou předpokládané faktory, u kterých jsme předpokládali, že budou závisle proměnnou ovlivňovat

(Výběr strany a Parohy). Pak bylo v plánu přidávat další faktory, u nichž jsme si nebyli jistí předem, zda mohou či nemohou závisle proměnnou ovlivňovat a dobrat se tak k výslednému modelu. Pokud se neprokázal jejich statisticky významný účinek, byly z modelu opět vyjmuty. Aby byl eliminován vliv opakovaných měření na stejném jedinci, byla identita iniciátora zařazena do modelu jako náhodný efekt.

Pro vyjádření výsledku kategoriálních pevných efektů byly použity průměry nejmenších čtverců (LSMEANS)  $\pm$  SE (střední chyba od průměru).

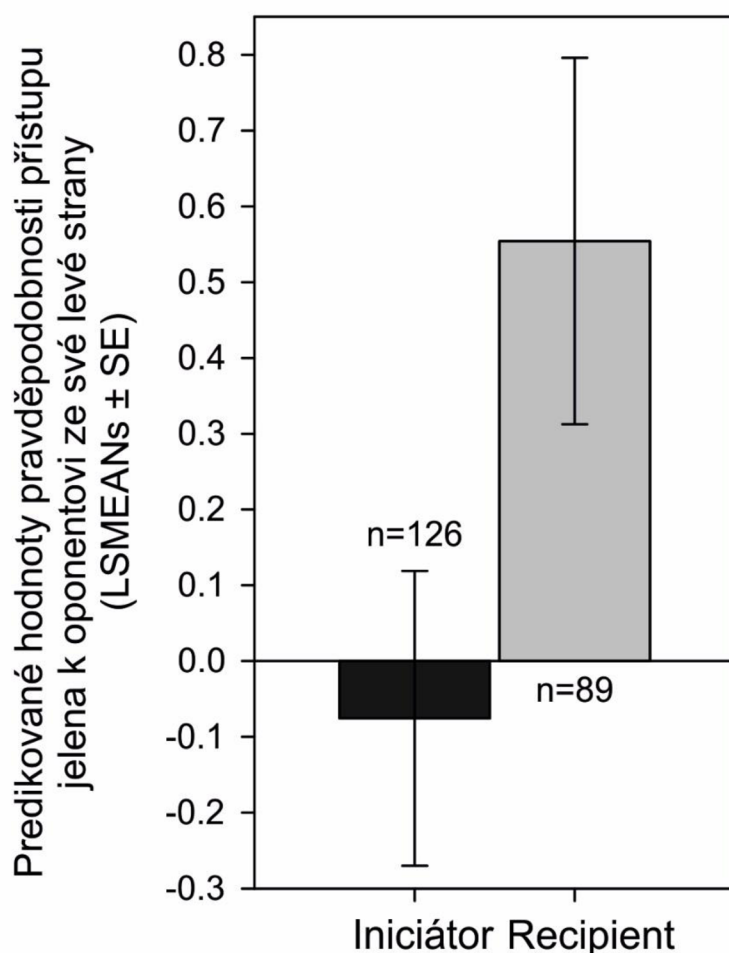
Tabulka 3. Definice kategoriálních proměnných.

Výběr strany	Iniciátor	Jedinec, který zahajuje interakci. Vybírá si stranu, ze které přichází k recipientovi (zleva / zprava / přímo) a může ho odehnat určitým typem interakce (příchod, zvednutí hlavy apod. – viz Typ interakce)
	Recipient	Jedinec, který přijímá interakci iniciátora a reaguje na ni nejčastěji svým odchodem. Vybírá si stranu příchodu zleva / zprava / přímo (čelem) vůči iniciátorovi.
Vzájemná poloha (iniciátor-recipient)	Bok-bok	Jedinci (iniciátor a recipient) stojí vedle sebe oba svým pravým / levým bokem.
	Bok-čelo	Iniciátor stojí vůči recipientovi svým levým / pravým bokem, recipient je svou polohou těla natočen hlavou (čelem) směrem k iniciátorovi.
	Čelo-bok	Iniciátor je vůči recipientovi natočen svou hlavou (čelem), recipient stojí vůči iniciátorovi svým levým / pravým bokem.
	Čelo-čelo	Iniciátor a recipient stojí oba naproti sobě přímo, jsou tak v pozici čelo / čelo.
	Čelo-zadek	Iniciátor stojí vůči recipientovi svou hlavou (čelem), volí příchod zezadu a recipient je tak otočen zadkem vůči iniciátorovi.
Typ interakce	Aktivní odehnání	Odehnání recipienta mírným pohybem iniciátora, například ná krokem vpřed.
	Hrozba hlavou	Zvednutí hlavy iniciátora do záklonu či pohyb hlavou do strany.
	Hrozba paroží	Náznak přetlačování paroží, bez dotyku.
	Kopnutí levou	Kopnutí recipienta levou hrudní končetinou, s dotykem.
	Kopnutí oběma	Kopnutí recipienta oběma hrudními končetinami, s dotykem.
	Kopnutí pravou	Kopnutí recipienta pravou hrudní končetinou, s dotykem.
	Příchod	Klidný příchod iniciátora k recipientovi bez náznaku další hrozby.
	Stoupnutí na zadní	Iniciátor stojí na obou pánevních končetinách.
	Vyběhnutí	Vyběhnutí iniciátora s krátkým pronásledováním recipienta.
	Vykopnutí levou	Iniciátor vykopne levou hrudní končetinou do země, bez dotyku.
	Vykopnutí pravou	Iniciátor vykopne pravou hrudní končetinou do země, bez dotyku.
	Vystrčení bokem	Iniciátor odsune recipienta směrem od sebe svým levým / pravým bokem, s dotykem.
Typ interakce2	Honička	Vyběhnutí iniciátora s krátkým pronásledováním recipienta.
	Hrozba hlavou	Zvednutí hlavy iniciátora do záklonu.
	Hrozba paroží	Náznak přetlačování paroží, bez dotyku.
	Kopnutí	Kopnutí recipienta levou × pravou × oběma hrudními končetinami, s dotykem.
	Na zadních	Iniciátor stojí na obou pánevních končetinách.
Parohy	stejný stav	Iniciátor i recipient mají oba paroží ve stavu v lýči / v lýči, a nebo vytlučeno / vytlučeno.
	různý stav	Iniciátor a recipient mají paroží ve stavu v lýči / vytlučeno, a nebo vytlučeno / v lýči.
Odehnání	Ano	Iniciátor svou interakcí odežene recipienta od krmné směsi, recipient se může a nemusí vrátit.
	Ne	Recipient se ubrání, zaujímá protiútok vůči iniciátorovi, který nakonec střetnutí prohraje - odběhne.

## 5 Výsledky

Celková délka pořízených záznamů činila zhruba 130 minut. Pro potřeby této studie bylo zpozorováno a popsáno celkem 215 dyadických interakcí mezi jednotlivými jeleny.

Ve většině případů ( $n=203$ ) iniciátor zahnal svým útokem či hrozbou recipienta na ústup. Jen výjimečně tomu bylo naopak ( $n=12$ ). Jediným faktorem, který vykázal signifikantní vliv, byl „Výběr strany“. Když budoucí recipient přistupoval k iniciátorovi svou pravou stranou a tím vnutil budoucímu Iniciátorovi, aby Recipienta napadl ze své levé strany (na levé oko), Iniciátor přistupoval k recipientovi statisticky signifikantně častěji na pravé oko ( $F_{(1,129)} = 4,13$ ,  $p = 0,0442$ , Graf 1).



Graf 1: Predikované hodnoty pravděpodobnosti přístupu jelena k oponentovi ze své levé strany (LSMEANS ± SE).



## 6 Diskuse

Jelikož skoro v 95 % případů iniciátor zahnal recipienta, můžeme považovat iniciátora většinou jako dominantního jedince. Celkově přinesla analýza odlišné výsledky, než byly očekávány v původní hypotéze. Ta předpokládala, že pokud se jelen dostane do stavu blízké změny stavu vývoje paroží, tzn. k datu vytloukání, vlivem nejistoty z výsledku střetnutí bude tento jedinec častěji přistupovat k oponentům ze své levé strany, tedy ze strany řízené pravou mozkovou hemisférou, a proto specializované na nové a nečekané situace (Rogers 2010; Rogers 2015; Vallortigara & Rogers 2020).

Agresivní projev jelena obecně souvisí s jeho postavením v hierarchii. Čím větší je sociální skupina, tím vyšší je počet agonistických interakcí a tím vyšší je míra agresivity sociálně nejvyš postavených jelenů (Bartoš 1985). Protože ve většině případů byl iniciátor také dominantním partnerem, původně zvažovaný zdroj variability v podobě dominance se nemohl uplatnit. Z výsledků je zřejmé, že jak iniciátor střetnutí, tak recipient, měli tendenci přistupovat ke svému soupeři s významnou pravděpodobností ze své pravé strany. Budoucí recipient si tak častěji vybral stranu zprava a tím donutil iniciátora, že ho napadnul ze své levé strany. Když však iniciátor začal interakci sám, což bylo mírně častější než naopak (59 %), rovnou přistupoval k recipientovi na pravou stranu. Recipient už přistupoval k iniciátorovi s tím rizikem, že bude napaden. To znamená, že oba vnímají oponenta častěji svým pravým okem. Prokázalo se proto, že počáteční postavení recipienta může ovlivnit stranové preference iniciátora. Tyto informace jsou tak zpracovávány v levé mozkové hemisféře, která se specializuje na kontrolu naučeného / nacvičeného chování, tedy rutiny, kdy jedinec přikládá střetu nižší důležitost, nebo uplatňuje natrénované. To může být také výsledkem toho, že se jedná o velice sociálně stabilní skupinu, která celoročně, denně trénuje toto chování. Opakující se období shazování a vytloukání paroží a s ním spojené agonistické chování jsou tak pro jeleny stejně rutinní záležitostí, jako mimo tato období. Dle Jenningse & Gammella (2017) ritualizovaný akt umožňuje oběma soupeřům vizuálně odhadnout konkurenční kvalitu soupeře z bezprostřední blízkosti. Chování při paralelním pochodu, a tím pádem bočním postavením, tak může umožnit slabšímu jedinci stáhnout se před zahájením nebezpečného souboje (Clutton-Brock et al. 1979; Bartoš et al. 2007). To je důležité, protože boj představuje pro soutěžící řadu nákladů, jako je čas a energie, a zároveň zvyšuje možnost vzniku vážných zranění.

Z výsledků experimentální části bakalářské práce Adély Jirsové (2014), která se zabývala úlohou mozkové laterality jelena evropského v období říje, bylo zjištěno, že dokud nedojde v ritualizovaném souboji jelenů k přímému fyzickému kontaktu, což znamená k útoku parožími či k přetlačování, tak iniciátor přichází k oponentovi z pravé strany, tzn. ze strany rutinního chování. A teprve, když se jedná o přímý fyzický souboj, tak přejde na stranu agresivity, tzn. ze své levé strany. To opět prokázala také ve své pozdější diplomové práci (Jirsová 2016).

Tato diplomová práce potvrdila výše zmíněná zkoumání. V tomto období relativní nestability k přímému fyzickému kontaktu mezi jedinci téměř nedocházelo, neboť paroží v lýčí,

tz. před vytlučením, jeleni nevyužívají, protože je v této fázi vývoje potaženo hustě prokrveným a inervovaným lýčím a je velmi citlivé na kontakt.

Výsledky diplomové práce Štěpána Zítka (2020), která se také zabývala úlohou mozkové laterality, ale opět v jiném období – v období růstu paroží, však ukázaly opak. V této práci bylo zjištěno, že iniciátor agonistického chování obecně preferuje zahájení interakce směrem vlevo. Na tomto chování má hlavní podíl pravá mozková hemisféra. Nejedná se tedy zde o projevy rutinního, dlouhodobě naučeného chování, ale spíše o projev agresivity.

Tendence k útoku na protivníka u řady druhů je spojena s lateralitou, například zorného pole (vlevo nebo vpravo), kterým se protivník přibližuje k oponentovi. Kromě zorného pole se jedinci liší také v síle laterality, kterou projevují, a to může ovlivnit i sílu agresivní reakce (Jennings 2014).

Dalo by se říct, že střetnutí a tím následující agonistické chování jsou v tomto období nejistoty, tj. před vytlučením a v době vytloukání paroží natolik časté, že zde pozorujeme převládající preferenci pravé strany. Můžeme rovněž předpokládat, že preference pravého oka, tedy levé hemisféry, může snižovat vynaložené náklady na dané střetnutí, protože může zastínit vliv pravé hemisféry, která preferuje agresivitu a útoky (Rogers et al. 1985; Jirsová 2016). Odlišnost od zjištění Zítka (2020) může být způsobena skutečností, že v tomto přechodném období byli iniciátory v drtivé většině případů jeleni dominantní.

Srovnání prací Jirsové (2014; 2016) a Zítka (2020) poukazuje na to, že agonistické chování se v různých obdobích může od sebe významně lišit svou povahou a tím se může měnit i preference využívání pravé nebo levé mozkové hemisféry. Nicméně aby mohl být učiněn jednoznačný závěr, je zapotřebí potvrdit tuto skutečnost dalším pozorováním. Pro další studie je doporučeno, aby byly v jednotlivých obdobích zohledněny také další pevné efekty, jako je věk jelenů, jejich tělesná hmotnost a vliv postavení v hierarchii.

## 7 Závěr

V praktické části této práci nebyl u jelena evropského potvrzen obecný předpoklad, platný u jiných živočišných druhů, že iniciátor agonistického chování obecně preferuje zahájení interakce směrem vlevo, kdy na tomto chování má dominantní podíl pravá mozková hemisféra (Rogers & Andrew 2002).

Původní očekávání, že se jedná o relativně nestabilní období a jeleni tak budou preferovat svou levou stranu a tím tak pravou hemisféru, která se specializuje na kontrolu rychlých, nových reakcí v nouzových situacích, včetně pozornosti a úniku před predátory, nebylo potvrzeno.

Jediný pozorovaný efekt, kterým byl výběr strany, prokázal, že počáteční postavení recipienta významně ovlivní stranové preference iniciátora. Pokud si recipient vybral pro kontakt s iniciátorem svou pravou stranu, zamezil tak budoucímu iniciátorovi ve výběru strany a ten byl donucen ho napadnout ze své levé strany. Pokud to však bylo naopak, tzn. iniciátor vybíral stranu zahájení interakce jako první, přistupoval častěji k recipientovi rovněž ze své pravé strany.

Pro další studie zkoumající úlohu mozkové laterality u jelenů evropských je doporučeno potvrdit rozdílný charakter agonistického chování v různých sezónních obdobích dalším pozorováním a zahrnout do zkoumání i další faktory, které by to mohly ovlivnit.

I když nebyla potvrzena původně stanovená hypotéza, diplomová práce přináší nové, dosud nepopsané poznatky, které mají po případné publikaci šanci doplnit současné znalosti o úloze mozkové laterality při agonistickém chování.

## 8 Literatura

Albery GF, Clutton-Brock TH, Morris A, Morris S, Pemberton JM, Nussey DH, Firth JA. 2021. Ageing red deer alter their spatial behaviour and become less social. Preprint: doi: <https://doi.org/10.1101/2021.06.11.448092>

Bartoš L, Bahbouh R, Vach M. 2007. Antler size and ability of size and fluctuating asymmetry of antler characteristics in red deer (*Cervus elaphus*) during ontogeny. *Biological Journal of the Linnean Society*, 91(2), 215–226. doi:10.1111/j.1095-8312.2007.00789.x

Bartoš L, Bahbouh R. 2006. Antler size and fluctuating asymmetry in red deer (*Cervus elaphus*) stags and probability of becoming a harem holder in rut. *Biological Journal of the Linnean Society*, 87(1), 59–68. doi:10.1111/j.1095-8312.2006.00555.x

Bartoš L, Bubenik GA. 2011. Relationships between rank-related behaviour, antler cycle timing and antler growth in deer: behavioural aspects. *Animal Production Science* 51, 303–310.

Bartoš L, Bubenik GA, Kužmová E. 2012. Endocrine relationships between rank - related behavior and antler growth in deer. *Frontiers in Bioscience E4*, 1111–1126, DOI No:1110.2741/E1445.

Bartoš L, Fričová B, Bartošová-Víchová J, Panamá J, Šustr P, Šmídová E. 2007. Estimation of the probability of fighting in fallow deer (*Dama dama*) during the rut. *Aggressive Behavior* 33, 7–13.

Bartoš L, Perner V. 1985. Integrity of a Red Deer Stag Group During the Velvet Period, Association of Individuals and Timing of Antler Cleaning. *Behaviour*, 95(3-4), 314–322. <https://doi.org/10.1163/156853985X00172>

Bartoš L, Perner V, Procházka B. 1987. On relationship between social rank during the velvet period and antler parameters in a growing red deer stag. *Acta Theriologica* 32, 403–412.

Bartoš L, Perner V, Losos S. 1988. Red deer stags rank position, body weight and antler growth. *Acta Theriologica* 33, 209–217.

Bartoš L, Schams D, Bubenik GA, Kotrba R, Tománek M. 2010. Relationship between rank and plasma testosterone and cortisol in red deer males (*Cervus elaphus*). *Physiol. Behav.* 101, 628–634.

Bartoš L, Schams D, Kierdorf U, Fischer K, Bubenik GA, Šiler J, Losos S, Tománek M, Laštovková J. 2000. Cyproterone acetate reduced antler growth in surgically castrated fallow deer. *Journal of Endocrinology* 164, 87–95.

Bartoš L. 1980. The date of antler casting, age and social hierarchy relationships in the red deer stag. *Behavioural Processes*, 5(4), 293–301. doi:10.1016/0376-6357(80)90013-3

- Bartoš L. 1982. A note on the sexual behaviour in red deer hind. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 47, 185-187.
- Bartoš L. 1982. Reproductive and social aspects of the behaviour of 'white' red deer. *Säugetierkundliche Mitteilungen* 30, 89-117.
- Bartoš L. 1983. Some observations on the relationships between preorbital gland opening and social interactions in red deer. *Aggressive Behavior* 9, 59-67.
- Bartoš L. 1983. Some observations on the relationships between preorbital gland opening and social interactions in red deer. *Aggressive Behavior* 9, 59-67.
- Bartoš L. 1985. Relationships between Behaviour and Antler Cycle Timing in Red Deer. Department of Genetics., Research Institute of Animal Production, Praha. 01 79-1 61 3/86/7104-0305\$02.50/0
- Bartoš, L., 1990. Social status and antler development in red deer, in: Bubenik, G. A., Bubenik, A. B. (Eds.), *Horns, Pronghorns and Antlers: Evolution, Morphology and Social Significance*, Springer-Verlag, New York, pp. 442-459.
- Bartoš L. 2009. Sika deer in continental Europe, in: McCullough, D. R., Takatsuki, S., Kaji, K. (Eds.), *Sika Deer: Biology and management of native and introduced populations*, Springer, Tokyo Berlin Heidelberg New York, pp. 573-594.
- Berretz G, Packheiser J, Wolf OT, Ocklenburg S. 2020. Dichotic listening performance and interhemispheric integration after stress exposure. *Sci. Rep.* 10, 20804. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-77708-5>
- Bilbost AL, Brown C. 2014. Laterality influences cognitive performance in rainbowfish *Melanotaenia duboulayi*. *Anim. Cogn.* 17, 1045–1051. <https://doi.org/10.1007/s10071-014-0734-3>
- Birgersson B, Tillbom M, Ekvall K. 1998. Malebiased investment in fallow deer: an experimental study. *Animal Behaviour*, 56, 301–307. <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0783>
- Blanc F, Theriez M. 1998. Effects of stocking density on the behaviour and growth of farmed red deer hinds. *Applied Animal Behaviour Science*. 56, 297–307. [https://doi.org/10.1016/S0168-1591\(97\)00080-4](https://doi.org/10.1016/S0168-1591(97)00080-4).
- Borkowski J. 2004. Distribution and habitat use by red and roe deer following a large forest fire in South-western Poland. *Forest Ecological Management*, 201: 287–293. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.07.011>
- Borowik T, Wawrzyniak P, Jędrzejewska B. 2016. Red deer (*Cervus elaphus*) fertility and survival of young in a low-density population subject to predation and hunting. *Journal of Mammalogy*, 97(6), 1671–1681. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyw133>

Bradford A. 2017. Facts about deer. Available from <https://www.livescience.com/51154-deer-facts.html> (accessed September 2017).

Brown C. 2005. Cerebral lateralisation, “social constraints,” and coordinated anti-predator responses. *Behavioral and Brain Sciences*, 28(04). doi:10.1017/s0140525x05240104

Burbaitė L, Csányi S. 2010. Red deer population and harvest changes in Europe. *Acta Zoologica Lituonica*, 20(4), 179-188. doi: 10.2478/v10043-010-0038-z

Cameron R, Rogers LJ. 1999. Hand preference of the common marmoset, problem solving and responses to a novel setting. *J. Comp. Psychol.* 113, 149–157. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.113.2.149>

Carranza J, Alvarez F, Redondo T. 1990. Territoriality as a mating strategy in red deer. *Catedra de Biología y Etología, Facultad de Veterinaria, Universidad de Extremadura*, 40, 79-88.

Carranza J, Pérez-Barbería J, Mateos C, Alarcos S, Torres-Porras J, Pérez-González J, Sánchez-Prieto CB, Valencia J, Castillo L, de la Peña E, Barja I, Seoane JM, Reglero MM, Flores A, Membrillo A. 2020. Social environment modulates investment in sex trait versus lifespan: red deer produce bigger antlers when facing more rivalry. *Scientific Reports*, 10(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-020-65578-w>

Carranza J, Valencia J. 1999. Red deer females collect on male clumps at mating areas. *Behavioural Ecology*, 10:5, 525–532. <https://doi.org/10.1093/beheco/10.5.525>.

Clutton-Brock TH, Albon SD, Gibson RM, Guinness FE. 1979. The logical stag: Adaptive aspects of fighting in red deer (*Cervus elaphus* L.). *Animal Behaviour*, 27(1), 211-225. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(79\)90141-6](https://doi.org/10.1016/0003-3472(79)90141-6)

Clutton-Brock TH, Green D, Hiraima-Hasegawa M, Albon SD. 1988. Passing the buck: resource defence, lek breeding and mate choice in fallow deer. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 23, 281–296. <https://doi.org/10.1007/BF00300575>.

Clutton-Brock TH, Guinness FE, Albon SD. 1982. *Red Deer: Behavior and Ecology of Two Sexes*. University of Chicago Press, Chicago.

Currey JD, Landete-Castillejos T, Estevez J, Ceacero F, Olguin A, Garcia A, Gallego L. 2009. The mechanical properties of red deer antler bone when used in fighting. *Journal of Experimental Biology*, 212(24), 3985–3993. doi:10.1242/jeb.032292

Dadda M, Koolhaas WH, Domenici P. 2010. Behavioural asymmetry affects escape performance in a teleost fish. *Biol. Lett.* 6, 414–417. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0904>

Daisley N, Mascalzoni E, Rosa-Salva O, Rugani R, Regolin L. 2009. Lateralization of social cognition in the domestic chicken (*Gallus gallus*). *Phil. Trans. R. Soc. B* 364, 965–981. <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0229>

- Davis NA, Bennett A, Forsyth DM, Bowman DMJS, Lefroy EC, Wood DW, Woolnough AP, West P, Hampton JO, Johnson CN. 2016. A systematic review of the impacts and management of introduced deer (family Cervidae) in Australia. *Wildlife Research*, 43(6), 515-532. doi:10.1071/wr16148.
- Diverio S, Goddard PJ, Gordon IJ, Elston DA. 1993. The effect of management on stress in farmed red deer (*Cervus elaphus*) and its modulation by long acting neuroleptics: behavioural responses, *Applied Animal Behavioural Science*, 36, 363–376. [https://doi.org/10.1016/0168-1591\(93\)90133-A](https://doi.org/10.1016/0168-1591(93)90133-A)
- Duboc V, Dufourcq P, Blader P, Roussigné M. 2015. Asymmetry of the Brain: Development and Implications. *Annual Review of Genetics*, 49(1), 647–672. doi:10.1146/annurev-genet-112414-055322
- Endo A, Doi T, Shiraki A. 1997. Post-Copulatory guarding: Mating behaviour of non-territorial male sika deer in an enclosure. *Applied Animal Behaviour Science*. 54(2), 257–263.
- Fletcher TJ. 2001. Reproduction, Farmed deer: new domestic animals defined by controlled breeding. *Fertility and Development*, 13(8), 511. doi:10.1071/rd01094
- Frost GT. 1980. Tool behavior and the origins of laterality. *Journal of Human Evolution*, 9(6), 447–459. doi:10.1016/0047-2484(80)90002-0
- Gambín P, Serrano MP, Gallego L, García A, Cappelli J, Ceacero F, Landete-Castillejos T. 2017. Does Cu supplementation affect the mechanical and structural properties and mineral content of red deer antler bone tissue? *Animal*, 11(08), 1312–1320. doi:10.1017/s1751731116002767
- Gatto E, Agrillo C, Brown C, Dadda M. 2019. Individual differences in numerical skills are influenced by brain lateralization in guppies (*Poecilia reticulata*). *Intelligence*, 74, 12–17. <https://doi.org/10.1016/j.intell.2019.04.004>
- Geist V. 1998. *Deer of the World: Their Evolution, Behaviour, and Ecology*. USA.
- Guinness F, Lincoln GA, Short RV. 1971. The reproductive cycle of the female red deer, *Cervus elaphus* L. Department of Veterinary Clinical Studies, Madingley Road, Cambridge, 27, 427-438.
- Güntürkün O, Ströckens F, Ocklenburg S. 2020. Brain Lateralization: A Comparative Perspective. *Physiological Reviews*, 100(3), 1019–1063. doi:10.1152/physrev.00006.2019
- Hlaváč V, Anděl P. 2001. Metodická příručka k zajišťování průchodnosti komunikací pro volně žijící živočichy. AOPK ČR, Praha.
- Hodgetts BV, Wass JR, Matthews LR. 1998. The effects of visual and auditory disturbances on the behaviour of deer at pasture with and without shelter. *Applied Animal Behaviour Science*. 55, 337–351. [https://doi.org/10.1016/S0168-1591\(97\)00040-3](https://doi.org/10.1016/S0168-1591(97)00040-3).

Hudson RJ, Drew, KR, Baskin LM. 1989. Wildlife Production Systems: Economic Utilisation of Wild Ungulates. University Press, Cambridge, Great Britain.

Jaczewski Z. 1989. Reproduction in the red deer female and the effect of oestrogens on the antler cycle and behaviour. *Acta Physiol Pol.*, Jan-Feb; 40(1), 85–95.

Janiszewski P, Bogdaszewski M, Murawska D, Tajchman K. 2016. Welfare of farmed deer: practical aspects. *Polish Journal of Natural Sciences*, 31(3), 345–361.

Jennings DJ. 2014. Information gathering during contests: the relationship between lateralisation and contestant behaviour during fallow deer fights. *Behav. Proc.* 103, 278–282. <http://dx.doi.org/10.1016/j.beproc.2014.01.014>

Jennings DJ. 2014. Limited evidence that visual lateralization is associated with fitness in rutting male fallow deer. *Animal Behaviour*, 92, 85–91. doi:10.1016/j.anbehav.2014.03.024

Jennings DJ, Gammell MP. 2017. Lateralization during lateral display and its relationship with antler size and symmetry in fallow deer (*Dama dama*). *Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition*, 23(1), 1–19. doi:10.1080/1357650x.2017.1293074

Jensen P. 2017. *The Ethology of Domestic Animals: An Introductory Text*, 3rd Edition. B.m.: Cabi. ISBN 978-1-78639-165-0.

Jirová A. 2014. Úloha laterality mozku v agonistickém chování jelena evropského [BSc. Thesis]. Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha.

Jirsová A. 2016. Úloha laterality mozku v agonistickém chování jelena evropského II [MSc. Thesis]. Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha.

Kadlíková L. 2005. Jelen evropský - *Cervus elaphus*. *Příroda*. Available from: <https://www.priroda.cz/clanky.php?detail=273>

Kamler JF, Jedrzejewski W, Jedrzejewska B. 2008. Home Ranges of Red Deer in a European Old-growth Forest. *The American Midland Naturalist*, 159(1), 75-82. [https://doi.org/10.1674/0003-0031\(2008\)159\[75:HRORDI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1674/0003-0031(2008)159[75:HRORDI]2.0.CO;2)

Kuba J, Landete-Castillejos T, Udala J. 2015. Red deer farming: breeding practice, trends and potential in Poland – A Review. *Annals of Animal Science*, 15(3), 591–599. doi:10.1515/aoas-2015-0033

Lande US, Loe LE, Skjærli OJ, Meisingset EL, Mysterud A. 2014. The effect of agricultural land use practice on habitat selection of red deer. *European Journal of Wildlife Research*, 60, 69–76. <https://doi.org/10.1007/s10344-013-0751-6>

Langbein J. 1997. *The Ranging Behaviour, Habitat-use and Impact of Deer in Oak woods and Heather Moors of Exmoor and the Quantock Hills*. Biodiversity and Ecology, School of Biological Sciences, University of Southampton.



- Levy J. 1977. The mammalian brain and the adaptive advantage of cerebral asymmetry. *Annals of the New York Academy of Science* 299:266–72. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1977.tb41913.x>
- Li C. 2012. Morphogenetic aspects of deer antler development. *Frontiers in Bioscience* E4, 1836-1842.
- Li C. 2013. Histogenetic aspects of deer antler development. *Frontiers in Bioscience, Elite*, 5, 479-489.
- Lincoln GA, Youngson RW, Short RV. 1970. The social and sexual behaviour of Red deer. *J. reprod. Fert. Suppl.* 11:71–103.
- Lincoln GA. 1972. The role of antlers in the behaviour of red deer. *Journal of Experimental Zoology*, 182(2), 233–249. doi:10.1002/jez.1401820208
- Mattiangeli V, Mattiello S, Verga M. 1999. The fighting technique of male fallow deer: An analysis of agonistic interactions during the rut. *J. Zoology*. 249(3), 339–346. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1999.tb00769.x>.
- Mattiello S, Mattiangeli L, Bianchi L, Carezzi C. 1997. Feeding and social behaviour of fallow deer (*Dama dama* L.) under intensive pasture confinement. *Journal of Animal Science*, 75:2, 339–347. <https://doi.org/10.2527/1997.752339x>
- Mattiello S. 2016. Welfare issues of modern deer farming. *Italian Journal of Animal Science*, 8(1), 205–217. doi:10.4081/ijas.2009.s1.205
- Mattioli S. 2011. *Handbook of the Mammals of the World, 2nd volume, Hoofed Mammals*. Lynx Edition, 350-443.
- McComb KE. 1987. Roaring by red deer stags advances the date of oestrus in hinds. *Nature*. 330, 648–649. <https://doi.org/10.1038/330648a0>
- Mysterud A. 1999. Seasonal migration pattern and home range of roe deer in an altitudinal gradient in southern Norway. *J Zool*, 247: 497–486. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1999.tb01011.x>
- Pařízek V, Kotrba R. 2015. Asociace farmových chovů jelenovitých ČR-Těžké začátky, nadějná budoucnost. Asociace soukromého zemědělství ČR. Available from: <https://www.asz.cz/clanek/2914/asociace-farmovych-chovu-jelenovitych-cr-tezke-zacatky-nadejna-budoucnost/>
- Pépin D, Cargnelutti B, Gonzalez G, Joachim J, Reby D. 2001. Diurnal and seasonal variations of roaring activity of farmed red deer stags. *Applied Animal Behaviour Science*. 74(3), 233–239. [https://doi.org/10.1016/S0168-1591\(01\)00172-1](https://doi.org/10.1016/S0168-1591(01)00172-1).
- Pluháček J. 2012. Vývojové vztahy mezi paroháči, 1. Úvod a muntžáci. *Živa* ([ziva.avcr.cz](http://ziva.avcr.cz)), 90-92.

Pollard JC, Littlejohn RP, Suttie JM. 1992. Behaviour and weight change of red deer calves during different weaning procedures. *Applied Animal Behaviour Science*, 35, 23–33. [https://doi.org/10.1016/0168-1591\(92\)90013-2](https://doi.org/10.1016/0168-1591(92)90013-2)

Pollard JC, Littlejohn RP. 1999. Activities and social relationships of red deer at pasture. *NZ Vet. J.* 47(3), 83–87. <https://doi.org/10.1080/00480169.1999.36118>.

Prokešová J. 2004. Red deer in the floodplain forest: The browse specialist? *Folia Zoologica, Praha*, 53(3):293-302.

Rogers LJ, Andrew R. 2002. *Comparative Vertebrate Lateralization*. B.m.: Cambridge University Press. ISBN 978-1-139-43747-9.

Rogers LJ, Vallortigara G. 2015. When and Why Did Brains Break Symmetry? *Symmetry*, 7, 2181-2194. <https://doi.org/10.3390/sym7042181>

Rogers LJ, Zappia JV, Bullock SP. 1985. Testosterone and eye-brain asymmetry for copulation in chickens. *Experientia*. 41. 1447–1449. <https://doi.org/10.1007/BF01950028>

Rogers LJ, Zucca P, Vallortigara G. 2004. Advantage of having a lateralized brain. *Proc. R. Soc. Lond.* 271, 420–422. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2004.0200>

Rogers LJ. 1982. Light experience and asymmetry of brain function in chickens. *Nature* 297, 223–225. <https://doi.org/10.1038/297223a0>

Rogers LJ. 2000. Evolution of Side Biases: Motor versus Sensory Lateralization. *Side Bias: A Neuropsychological Perspective*, 3–40. doi:10.1007/0-306-46884-0\_1

Rogers LJ. 2002. Lateralization in vertebrates: Its early evolution, general pattern, and development. *Advances in the Study of Behavior*, 107–161. doi:10.1016/s0065-3454(02)80007-9

Rogers LJ. 2010. Relevance of brain and behavioural lateralization to animal welfare. *Applied Animal Behaviour Science*, 127(1-2), 1–11. doi:10.1016/j.applanim.2010.06.00

Rogers LJ. 2014. Asymmetry of brain and behavior in animals: Its development, function, and human relevance. *Genesis*, 52(6), 555–571. doi:10.1002/dvg.22741

Rogers LJ. 2015. Brain and Behavioral Lateralization in Animals. *International Encyclopedia of the Social & Behavioral Sciences*, 799–805. doi:10.1016/b978-0-08-097086-8.53082-7

Rogers LJ. 2017. A Matter of Degree: Strength of Brain Asymmetry and Behaviour. *Symmetry*, 9(4), 57. doi:10.3390/sym9040057

Rogers LJ. 2017. A matter of degree: strength of brain asymmetry and behaviour. *Symmetry*, 9(4), 57. <https://doi.org/10.3390/sym9040057>

- Romportl D, Bláhová A, Andreas M, Chumanová E, Anděra M, Červený J. 2017. Current distribution and habitat preferences of red deer and Eurasian elk in the Czech Republic. *European Journal of Environmental Sciences*, 7(1), 50–62. <https://doi.org/10.14712/23361964.2017.5>
- Samara A, Tsangaris GT. 2011. Brain asymmetry: both sides of the story. *Expert Review of Proteomics*, 8(6), 693–703. doi:10.1586/epr.11.62
- Siniscalchi M, Padalino B, Aubé L, Quaranta A. 2015. Right-nostril use during sniffing at arousing stimuli produces higher cardiac activity in jumper horses. *Laterality*, 20, 483–500. <https://doi.org/10.1080/1357650X.2015.1005629>
- Tuckwell C. 2003. *The Deer Farming Handbook*. Rural Industries Research and Development Corporation. Gawler, South Australia.
- Urošević MI, Esattore B, Saggiomo L, Ristić ZA, Stojanac N. 2018. Animal welfare standards in red deer (*Cervus elaphus*) farming. *Arhiv veterinarske medicine*, 11(2), 11-20.
- Vallortigara G, Rogers LJ. 2005. Survival with an asymmetrical brain: Advantages and disadvantages of cerebral lateralization. *Behavioral and Brain Sciences*, 28, 575-633. doi:10.1017/s0140525x05240104
- Vallortigara G, Rogers LJ. 2019. A function for the bicameral mind. *Cortex*. doi:10.1016/j.cortex.2019.11.018
- Vankova D, Bartoš L, Čížová-Schroffelová D, Nešpor F, Jandurová O. 2001. Mother-offspring bonding in farmed red deer: Accuracy of visual observation verified by DNA analysis. *Applied Animal Behaviour Science*. 73(2), 157–165. [https://doi.org/10.1016/S0168-1591\(01\)00125-3](https://doi.org/10.1016/S0168-1591(01)00125-3)
- Webb SL, Dzialak MR, Harju SM, Hayden-Wing LD, Winstead JB. 2011. Influence of land development on home range use dynamics of female elk. *Wildlife Research*, 38, 163-167. <https://doi.org/10.1071/WR10101>
- Whittington CJ, Chamove AS. 1995. Effects of visual cover on farmed red deer behaviour. *Applied Animal Science*, 45, 309–314. [https://doi.org/10.1016/0168-1591\(95\)00595-J](https://doi.org/10.1016/0168-1591(95)00595-J).
- Zach P, Vales K, Stuchlík A, Čermáková P, Mrzálková J, Koutela A, Kutová M. 2016. Effect of stress on structural brain asymmetry. *Neuro Endocrinol Lett. Sep*, 37(4):253-264.
- Zachos FE, Hartl GB. 2011. Phylogeography, population genetics and conservation of the European red deer *Cervus elaphus*. *Mammal Review*, 41(2), 138–150. doi:10.1111/j.1365-2907.2010.00177.x
- Zítek Š. 2020. Lateralita při agonistickém chování samců jelena evropského v období růstu paroží [MSc. Thesis]. Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha.



## 9 Seznam použitých obrázků, tabulek a grafů

### Seznam použitých obrázků

Obrázek 1: Rozšíření jelena evropského ( <i>Cervus elaphus</i> ) v České republice .....	12
Obrázek 2A: Oblast růstu pučnic viditelná jako skrvna odlišně zbarvené srsti.....	13
Obrázek 2B: Oblast růstu pučnic hmatatelná jako kostěný hřeben čelní kosti .....	13
Obrázek 3: Oblast farmy Podlesek vyznačená na mapě .....	28
Obrázek 4: Stádo jelenů evropských při společném krmení .....	29
Obrázek 5: Počátek interakce dvou čelem k sobě orientovaných jedinců .....	31
Obrázek 6: Zvýšený projev agresivity dominantního jedince vyjádřený kopnutím levou přední končetinou. ....	32
Obrázek 7: Silný agonistický projev v podobě kopnutí oběma předními končetinami .....	33
Obrázek 8: Silný projev agonistického chování v podobě vyběhnutí s pronásledováním .....	34
Obrázek 9: Souboj dvou jedinců ve stoje na zadních končetinách .....	35
Obrázek 10: Náznak přetlačování jelenů parožím .....	36
Obrázek 11A: Okamžik dotyku parožím iniciátora a recipienta .....	36
Obrázek 11B: Úskok dvou jedinců směrem od sebe po dotyku parožím .....	36
Obrázek 12: Výběr strany iniciátora zleva .....	37

### Seznam použitých tabulek

Tabulka 1: Vývoj farmových chovů zvířat v letech 2008-2014 .....	7
Tabulka 2: Shrnutí lateralizovaných funkcí.....	27
Tabulka 3: Definice kategoriálních proměnných.....	39

### Seznam použitých grafů

Graf 1: Pravděpodobnost přístupu jelena k oponentovi ze své levé strany.....	40
--	----