

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Přírodovědecká fakulta



Značkování u koňovitých (Equidae)



Diplomová práce

Bc. Vladimíra Tučková

Školitel: RNDr. Jan Pluháček, Ph.D. (VÚŽV Uhřetěves, Zoo Ostrava)

Garant: Doc. Mgr. Radim Šumbera, Ph.D.

České Budějovice 2012

Tučková V (2012) Značkování u koňovitých (Equidae). [Scent marking in Equids (Equidae)]. Mgr. Thesis in Czech - 64 pp., The Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic

Annotation:

This master thesis examined the scent marking behaviour by urine and faeces in four equid species, African wild ass (*Equus africanus*), Grevy's zebra (*Equus grevyi*), Plain zebra (*Equus quagga*) and Mountain zebra (*Equus zebra*), in captivity. Data about scent marking were collected during two five-month seasons of behavioural observation of 15 equid herds in 5 Czech Zoos, Zoo Dvůr Králové, Zoo Liberec, Zoo Brno, Zoo Ostrava and Zoo Ústí nad Labem. The study focused mainly on testing several hypotheses explaining scent marking in stallions, mares and foals and also on interspecies differences in this behaviour.

Prohlašuji, že svoji diplomovou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

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

27. 4. 2012 v Českých Budějovicích

.....

Vladimíra Tučková

Poděkování:

Na tomto místě bych chtěla poděkovat svému školiteli Honzovi Pluháčkovi, a to hlavně za jeho pomoc při sepisování práce, zpracování dat či sběru dat o ostravských zebrách, stejně jako za trpělivé předávání vědeckých zkušeností a příjemné uvedení do světa výzkumu v zoologických zahradách. Ráda bych též poděkovala Radimu Šumberovi, že se ochotně ujal garantování této práce. Velký dík patří také Honzovi Robovskému za vydatné zásobování literaturou. Dále bych ráda poděkovala zoologům, a to jmenovitě Luďkovi Čulíkovi a Radku Hlávkovi ze Zoo Dvůr Králové n. L., Luboši Melicharovi ze Zoo Liberec, Pavlu Královi a Petře Padalíkové ze Zoo Ústí nad Labem a Jiřímu Vítkovi ze Zoo Brno, stejně jako neméně ochotným ošetřovatelům a ošetřovatelkám, za realizaci výzkumné části diplomové práce a poskytnutí údajů o sledovaných zvířatech. Zoo Liberec bych též chtěla poděkovat za možnost ubytování. Diplomová práce byla finančně podpořena GA ČR č. 523/08/P313, SGA JČU č. 2011/008 a katedrou zoologie, kterým tímto velmi děkuji.

Na závěr bych ráda poděkovala svým rodičům za jejich lásku a také finanční podporu po celou dobu mých studií. Bez nich bych tuto školu nikdy nemohla studovat. Velký dík také patří mému příteli Lukáši Veselému a všem mým kamarádům. Jmenovitě bych chtěla poděkovat Alče Pišlové za poskytnutí příjemného ubytování při mém pobytu v Brně a Alče Vopelkové za půjčování Cipíska. Neznám lepší relaxaci než hřbet takhle báječného koně.

Obsah

1. Úvod	1
2. Literární rešerše	3
2.1. Fylogeneze a sociální systémy koňovitých	3
2.2. Značkování u koňovitých	4
2.2.1. Jak a čím koňovití značkují	4
2.2.2. Jaké informace značkování poskytuje	6
2.3. Hypotézy vysvětlující značkování u koňovitých	7
2.3.1. Význam značkování u savců obecně	7
2.3.2. Teritoriální hypotéza	8
2.3.3. Orientační hypotéza	8
2.3.4. Hypotéza o obraně klisen	9
2.3.5. Hypotéza o vytvoření familiérního pachu stáda	10
2.3.6. Hypotéza o utváření sociálních vazeb	11
2.3.7. Hypotéza o dominanci	12
2.3.8. Značkování hříbat	13
3. Cíle práce	14
4. Metodika	16
4.1. Studovaná zvířata	16
4.2. Sběr dat	17
4.2.1. Pozorování	17
4.2.2. Močení, kálení a značkování	18
4.2.3. Dominance	18
4.2.4. Snímkování jednotlivých jedinců stáda	19
4.3. Statistické zpracování	19
4.3.1. Značkování – hřebci	20
4.3.2. Značkování – klisny	20
4.3.3. Značkování – hříbata	21
4.3.4. Přesnost značkování	22
5. Výsledky	23
5.1. Značkování – hřebci	23
5.2. Značkování – klisny	24
5.2.1. Po kom značkuje klisna	24

5.2.2. Značkování u klisen harémových druhů.....	26
5.2.3. Podíl přeznačkování zohledňující vztah mezi klisnami.....	27
5.3. Značkování – hříbata.....	29
5.3.1. Po kom značkuje hřibě.....	29
5.3.2. Značkování hřibětem výhradně po matce.....	32
5.3.3. Po kom značkuje matka.....	33
5.4. Přesnost značkování.....	35
5.5. Shrnutí výsledků.....	38
5.5.1. Mezidruhové rozdíly.....	38
5.5.2. Funkce značkování u koňovitých.....	39
6. Diskuze.....	42
6.1. Mezidruhové rozdíly.....	42
6.2. Funkce značkování u koňovitých.....	44
6.2.1. Funkce značkování u hřebců.....	44
6.2.2. Funkce značkování u klisen.....	46
6.2.3. Funkce značkování u hřibat.....	49
7. Závěr.....	51
8. Seznam literatury.....	52
9. Příloha.....	63

1. Úvod

Značkování, které je u savců definováno jako umístování chemických značek na objekty prostředí či jiná zvířata (Johnson 1973), je dosud ne zcela prozkoumaný způsob pachové komunikace zaznamenaný u všech druhů čeledi koňovitých (Equidae) (Klingel 1967, 1974; Feist & McCullough 1976; Klingel 1977; Penzhorn 1984; King & Gurnell 2007; Paklina & van Orden 2007). Zmínka o tom, že koňovití značkují, je obsažena v mnoha odborných etologických studiích, jak historických tak současných (např. Trumler 1958; Klingel 1967, 1974, 1977; Penzhorn 1984; Boyd & Houpt 1994; McDonnell & Haviland 1995; Moehlman 1998; Saslow 2002; Neumann-Denzau & Denzau 2007; King & Gurnell 2007). Toto chování je občas také předmětem diskuze dokonce i u laické „koňácké“ veřejnosti (např. Equichannel.cz 2011). Ačkoli značkování je zaznamenáno tolika autory, což může svědčit o tom, že je zásadním a jedinečným typem komunikace u koňovitých (Saslow 2002), neexistuje však dosud práce, která by uspokojivě odpověděla na otázku, proč koňovití značkují? Funkce značkování je však přitom velmi dobře známa u nejbližších příbuzných koňovitých - tapírů (Tapiridae) a nosorožců (Rhinocerotidae). Ti využívají značky pro nalezení příslušníků druhu (Moehlman 1985), některé druhy však značkují i kvůli vymezení teritoria (Owen-Smith 1975; Laurie 1983). K čemu tedy slouží značkování u jejich příbuzných, koňovitých?

Dosavadní studie zabývající se tímto fenoménem u koňovitých se bohužel mnohdy omezují pouze na popis daného chování, případně navrhuji množství hypotéz o jeho významu (viz Kapitola 2.3), avšak ty jsou jen vzácně ověřovány kvantitativními daty (Klingel 1967; 1974; Penzhorn 1984; Moehlman 1998). Studie, které již obsahují reálná statistická data, se navíc zaměřují výhradně na hřebce (Feist & McCullough 1976; Goodwin & Redman 1997; Turner et al. 1981; Kimura 2001; Kolter & Zimmerman 2001; King & Gurnell 2007). Nicméně již dlouho je známo, že značkují nejen hřebci, ale i klisny, a dokonce i hříbata (Tyler 1972; McDonnell 1998; Kimura 2000). Nikdo se však dosud nepokoušel navrhnout či testovat hypotézu, která by toto chování vysvětlila právě i u klisen a hříbat.

Většina prací se také dosud zabývala výhradně koňmi a to koněm domácím (*Equus caballus*) (Tyler 1972; Feist & McCullough 1976; Turner et al. 1981; Oom & Reis 1986; Kimura 2001) a Převalského (*Equus przewalski*) (Goodwin & Redman 1997; Kolter & Zimmerman 2001; King & Gurnell 2007; Žarkich & Andersen 2009). Jiné druhy koňovitých

jsou v tomto směru opomíjeny (Heuschkel et al. 1999; Kimura 2000). Pro některé druhy kvantitativní data chybí dokonce úplně. Koňovití přitom představují vhodný model pro studium blízce příbuzných druhů, které se značně liší svou sociální organizací (Rubenstein 1994). Důsledkem odlišné sociality jsou výrazné rozdíly v mezidruhovém chování koňovitých (Klingel 1975). Tyto rozdíly sice byly předměty několika etologických studií jak pozorovacích (Becker & Ginsberg 1990; Kimura 2000; Sundaresan et al. 2007 a) tak experimentálních (Berger 1988; Ganssloser & Dellert 1997). Nicméně v případě značkování existuje srovnávací studie pouze jediná, a to na dvou druzích (Kimura 2000). Ta naznačuje, že funkce značkování se může mezidruhově lišit, a to pravděpodobně právě na základě odlišné sociální organizace (Kimura 2000), nicméně komplexnější výzkum dosud chybí. Do hry totiž samozřejmě nemusí vstupovat nutně jen socialita, ale také fylogenetická příslušnost, čemuž dosud nebyla věnována výraznější pozornost. Případná mezidruhově srovnávací studie by přitom umožnila nahlédnout do evoluce značkování a pachové komunikace u koňovitých.

Jedinečnou příležitostí pro takovouto mezidruhově srovnávací studii poskytují zoologické zahrady, jejichž význam pro výzkum je často nedocenen. Přitom mnohé druhy koňovitých jsou v českých zoologických zahradách zastoupeny dostatečným počtem jedinců a poskytují tak bohatý „materiál“ pro studium. Je navíc dobře známo, že koňovití běžně značkují i v zajetí (Boyd & Houpt 1994). Mnohé studie u sudokopytníků, kteří často slouží téměř jako učebnicový příklad tohoto chování (Brown & McDonnald 1985), také dokazují, že je možno značkování uspokojivě studovat i v zajetí (Barrette 1977; Adams et al. 2001). Vedle základního výzkumu by podrobné znalosti pachového světa koňovitých, z nichž většina zástupců je ve volné přírodě ohrožena vyhynutím (IUCN 2011), mohli mít jistě i praktické využití v managementu chovu těchto zvířat v zajetí a to zejména v chovatelství (McDonnell 2000; Saslow 2002), přepravě či enrichmentu (Schuett & Frase 2001). Rozhodla jsem se proto přispět svou prací k bližšímu poznání tohoto fenoménu.

Ve své diplomové práci se nejprve v literární rešerši, kterou doposud na téma značkování u koňovitých nikdo nevypracoval, podrobně zabývám jednotlivými hypotézami, které by mohly vysvětlovat význam značkování u koňovitých. Praktická část magisterské práce pak některé z těchto hypotéz testuje, a to u čtyř druhů koňovitých chovaných v pěti českých zoologických zahradách. Má práce se zaměřuje nejen na hřebce, ale zejména na klisny a hříbata.

2. Literární rešerše

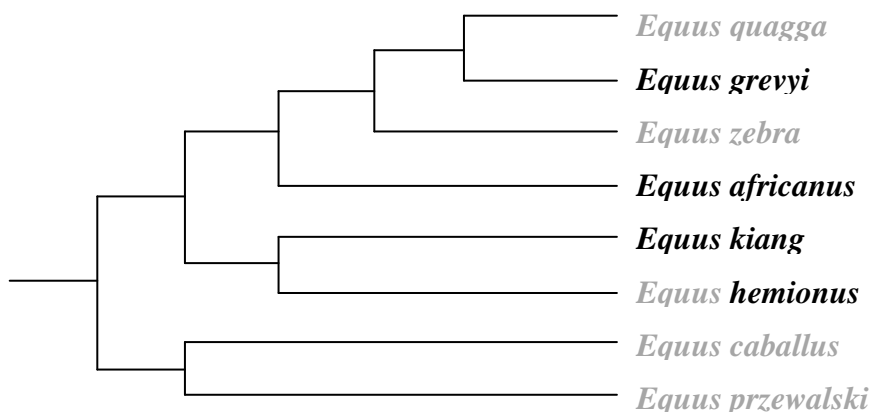
2.1. Fylogeneze a sociální systémy koňovitých

V literatuře panuje víceméně silná shoda ve fylogenezi koňovitých (George & Ryder 1986; Oakenfull & Clegg 1998; Oakenfull et al. 2000; Krüger et al. 2005; Pohlová 2011); viz Obr. 1. Čeleď zahrnuje osm druhů, u nichž je třeba rozlišit dva základní sociální systémy (Klingel 1975; Rubenstein 1986, 1993; Linklater 2000).

Zebra stepní (*E. quagga*) a zebra horská (*E. zebra*), kůň Převalského (*E. przewalski*) a kůň domácí (*E. caballus*) a některé populace osla asijského (*E. hemionus*) vytváří tzv. harémový typ sociální organizace. Základem je skupina nepříbuzných klisen a jejich hříbat s jedním až čtyřmi dospělými hřebci (Penzhorn 1984; Klingel 1975; Berger 1977; Feh et al. 1994; Bahloul et al. 2001). Vazby mezi dospělými klisnami jsou dlouhotrvající až téměř přátelské (Cameron et al. 2009), s jednoznačnou dominantní hierarchií (Klingel 1967; Vervaecke et al. 2007). Harémový hřelec může být nahrazen jiným, což však není spjato s rozpadem skupiny (Klingel 1975). Výjimkou však může být zebra horská, jež je pověstná svou vysokou agresivitou (Rasa & Loyd 1994). Hříbata obou pohlaví u všech druhů po dosažení pohlavní dospělosti odcházejí z rodného stáda (Klingel 1967; Rasa & Loyd 1994). Mladí hřebci se sdružují do mládeneckých skupin, zpravidla bez přístupu k páření (Klingel 1975; Berger 1977; Feh et al. 1994).

Na druhou stranu, osel africký (*E. africanus*), zebra Grévyho (*E. grevyi*), kiang (*E. kiang*) a některé populace osla asijského vykazují tzv. teritoriální typ sociální organizace. Někteří dospělí hřebci vytváří teritoria o rozloze až desítky km², lokalizovaná zpravidla u vodních zdrojů, a udržují je několik let (Klingel 1974, 1977; Paklina & van Orden 2007). Páření se týká téměř výhradně teritoriálních hřelců. Klisny a ostatní hřebci se mohou vyskytovat soliterně či v jedno nebo oboupohlavních agregacích (tzv. „fission fusion society“), jejichž složení se mění velice frekventovaně, často z hodiny na hodinu. Žádné permanentní sociální vazby ani dominance u těchto druhů neexistují. Jedinou dočasně stabilní skupinu tvoří matka a její potomek (Klingel 1977).

Jak můžeme vidět z Obr. 1, socialita u koňovitých neodráží fylogenezi (Klingel 1975; Linklater 2000; Oakenfull et al. 2000; Krüger et al. 2005). Oba sociální systémy koňovitých vznikly zřejmě jako adaptace na podmínky prostředí; teritoriální druhy obývají aridní biotopy, harémové spíše mezické (Klingel 1975; Rubenstein 1986).



Obr. 1. **Fylogenetické vztahy koňovitých** (dle Oakenfull et al. 2000); šedě harémové druhy, černě teritoriální druhy

2.2. Značkování u koňovitých

2.2.1 Jak a čím koňovití značkují?

Čich je zásadním smyslem koňovitých (Saslow 2002). Kromě značkování se hojně uplatňuje i při vyhledávání potravy (Marinier 1980), orientaci (Feist & McCullough 1976), seznamování s novým prostředím či při rozpoznávání členů skupiny (Krüger & Flauger 2011). Například očichávání nosu a genitálií je významný prvek chování při zdravícím ceremoniálu (McDonnell & Haviland 1995) nebo páření (Crowel-Davies 2007). Čich je také zásadní pro ustanovování vazeb mezi matkou a hříbětem (Wolski et al. 1980).

Zatímco sudokopytníci značkují množstvím specializovaných pachových žláz (Johnson 1973), koňovití značkují pouze pomocí vyměšování trusu a/nebo moči (Brown & Macdonald 1985). Produkce trusu a/nebo moči je minimálně energeticky nákladná. Je však vykoupena značnou závislostí na složení (Corson & Wood-Gush 1983) i dostupnosti potravy či vody a tak omezením frekvence značkování (Brashares & Arcese 1999 b). Maximální pozorovaná frekvence u koně domácího je 8x za hodinu (Miller 1981), zatímco např. oribi (*Ourebia ourebi*) využívajíc jak preorbitální žlázy tak trus, je schopen značkovat až 45x za hodinu (Brashares & Arcese 1999 a).

Značkování je u koňovitých definováno jako močení a/nebo kálení na moč a/nebo trus jiného jedince. Zejména u hřebců je značkování možno označit za ritualizované. Zahrnuje často i očichání před a/nebo po značkování či hrabání přední končetinou (King & Gurnell 2007). Čichání zajišťuje prvotní detekci značky pomocí hlavního olfaktorického systému, tj.

nosu a přidruženého smyslového epitelu, jež odpovídá za vnímání těkavých substancí z pachových značek (Keverne 2004). Mladí koně domácí plemene anglických plnokrevníků preferují při očichání trusu pravou nozdru, což naznačuje senzoričnou laterality (McGreevy & Rogers 2005). Hrabání nejspíše uvolňuje tyto těkavé substance a umožňuje tak lepší pachové vyšetření značky (Ödberg 1971). U koní Převalského se objevuje zejména u nálezu starého trusu (King & Gurnell 2007).

Avšak nejnápadnějším chováním často doprovázejícím značkování je flémování. Sestává se ze zvednutí hlavy, ohrnutí horního pysku, obnažení dásní a hlubokého vdechování, jež slouží k průniku netěkavých substancí do vomeronasálního orgánu (Lindsay & Burton 1983). V minulosti se předpokládalo, že flémování primárně slouží ke zjišťování reprodukčního stavu klisen (Estes 1972) a zároveň udržuje hřebce behaviorálně a fyziologicky připraveného na páření (Haupt & Guida 1984). Vědci (Feist & McCullough 1976; Stahlbaum & Haupt 1989) skutečně zjistili, že flémování je frekventovanější ve dnech, kdy se vyskytuje kopulace a je vykazováno ve zvýšené míře za přítomnosti říjících klisen a snižuje se se zvyšující se březostí klisen. Nicméně, na rozdíl od jiných kopytníků (Hart 1987), flémování u koňovitých není jen dílem hřebců. Je hojně i u klisen (Tyler 1972; Crowell-Davies & Haupt 1985; Marinier et al. 1988) a hříbat. Ta dokonce u koní, oslů domácích a zeber stepních flémují častěji než dospělý hřebec (Klingel 1967; Tyler 1972; Feist & McCullough 1976; Crowell-Davies & Haupt 1985; Weeks et al. 2002). Většina studií naopak dokládá, že flémování je spíše než s pářením spojeno se značkováním (Turner et al. 1981; Crowell-Davies & Haupt 1985; Stahlbaum & Haupt 1989; Moehlman 1998; Kimura 2000; King & Gurnell 2007) a jeho funkce v tomto kontextu však dosud není zcela objasněna (Stahlbaum & Haupt 1989).

Ještě jedna záležitost je spojena se značkováním u koňovitých. Pro všechny druhy je charakteristická tvorba rozlehlých hromad trusu vzniklých opakovaným značkováním na jedno místo (Klingel 1974, 1977; McCort 1980; Turner et al. 1981; Neumann-Denzau & Denzau 2007; King & Gurnell 2007). U zebry Grévyho jsou tyto hromady až 40 cm vysoké a několik metrů široké (Klingel 1974). Podobná preferovaná značkovácí místa byla zaznamenána i v zajetí u zebry Grévyho a koně Převalského a to jak pro značení trusem tak pro značení močí (Boyd & Haupt 1994; Heuschkel et al. 1999). Stejně jako pro značkování, bylo vysloveno několik hypotéz pro jejich funkci, které budou rozebírány dále v textu. Ostatně, u jiných druhů kopytníků a šelem bylo zjištěno, že hromady trusu slouží pro

monitorování a komunikaci se sousedními jedinci či skupinami (Roper et al. 1986, 1993; Jordan et al. 2007). Rozhodně však nejsou výsledkem latrinního chování (Ezenwa 2004), jak předpokládali jiní autoři (Hart 1990; Møller et al. 1993). Mimochodem, samotné latrinní chování definované jako vyměšování mimo krmná místa za účelem vyhnutí se parazitaci, bylo u koňovitých dokázáno jen v zajetí u koně domácího a to ještě pouze v několika pracích (Edwards & Hollis 1982; Putman 1986). Většina studií zahrnujících koně Převalského, zdivočelé či domácí koně a osly i zebra horskou jeho výskyt naopak nezaznamenala (Tyler 1972; Penzhorn 1984; Lamoot et al. 2004; King & Gurnell 2007).

2.2.2. Jaké informace značkování poskytuje?

Značkování u savců primárně umožňuje, aby informace o identitě vlastníka značky přetrvávala v prostředí delší dobu bez nutnosti přímého kontaktu s příjemcem tohoto signálu (Johnson 1971; Hart 1987; Alberts 1992). Hartovo (1987) review dokládá, že pachové značky u savců poskytují příjemcům informace jako je pohlaví, reprodukční stav, věk, sociální postavení a kondice vlastníka této značky. Stejně tak obsahují informace o jeho druhové, příbuzenské nebo skupinové příslušnosti (Hart 1987), či o délce jeho přítomnosti v dané lokalitě (Roberts 1998). Je však nutno poznamenat, že značkování může zvýšit riziko predace. Močové značky jsou například viditelné v UV oblasti (zjištěno u hlodavců), což predátorům usnadňuje lokalizaci kořisti (Koivula & Korpimäki 2001).

U několika druhů sudokopytníků (např. jelenec ušatý – *Odocoileus hemionus*) bylo zjištěno, že každá žláza může produkovat pachové látky, které mohou poskytovat odlišné informace (Mykytowycz & Goodrich 1974; Alberts 1992). Některé studie u koňovitých naznačují podobnou situaci; značkování trusem a močí může u nich sloužit jiným účelům. Nositel informace o identitě jedince je u koňovitých nejspíše trus, zatímco moč naopak zprostředkovává informace pouze o reprodukčním stavu (Kimura 2001). Kůň domácí je totiž schopen v behaviorálních testech rozeznat na bázi trusu pohlaví (Stahlbaum & Houpt 1989; Saslow 2002; Hothersall et al. 2010), individualitu (Krüger & Flauger 2011), familiaritu (Stahlbaum & Houpt 1989; Rubenstein & Hack 1992; Saslow 2002), a příbuznost daného jedince (Crowell-Davies & Caudle 1989), nikoliv však reprodukční stav (Weeks 2002). Naopak na bázi moči je kůň domácí schopen odlišit pouze familiaritu velmi vzdálených jedinců (Hothersall et al. 2010) a reprodukční stav (Lindsay & Burton 1983; Stahlbaum & Houpt 1989; Anderson et al. 1996). Avšak v rozporu jsou studie Mariniera et al. (1988) a Weekse et al. (2002), které naopak tvrdí, že kůň domácí není schopen rozeznat podle moči

reprodukční stav. Na bázi moči nebyli koně rozhodně schopni rozlišit individualitu jedince (Hothersall et al. 2010), ani pohlaví (Stahlbaum & Houpt 1989).

Z výše uvedeného vyplývá, že značkování trusem a močí by možná mohlo sloužit u koňovitých rozdílným účelům (Boyd & Houpt 1994) mělo by být možná hodnoceno separátně. Několik prací také například dokládá, že kuň domácí a Převalského striktně přeznačují moč močí a trus zase trusem (Feist & McCullough 1976; Stahlbaum & Houpt 1989; Lamoot et al. 2004). Nicméně použití pachové substance v určitém kontextu chování může být ovlivněno substrátem, na který je značka umístěna, i faktory prostředí, zejména vlhkostí, teplotou a povětrnostními podmínkami a při hodnocení výsledků je třeba toto brát v potaz (Hart 1987; Alberts 1992).

2.3. Hypotézy vysvětlující význam značkování u koňovitých

2.3.1. Význam značkování u savců obecně

Značkování u savců bylo v minulosti tradičně asociováno s teritorialitou a obranou zdrojů (Gosling & Roberts 2001). Funkce značkování však může souviset i se sociálním systémem (Müller & Manser 2008). U koňovitých byly zformulovány dvě hlavní hypotézy o funkci značkování právě na základě odlišné sociality. Dle těchto hypotéz, by značkování u teritoriálních druhů koňovitých mělo sloužit spíše k vymezení hranic teritoria a odstrašení případných vetřelců a tedy, jak předpokládá „resource - defence polygynie“, k obhajobě zdrojů. Naopak u harémových druhů koňovitých, jak předpokládá „female - defence polygynie“, by značkování mělo sloužit k obraně klisen před jinými hřebci (Kimura 2000).

Nicméně novější studie dokládají, že savci značkují nejen kvůli obhajobě zdrojů, ale i z mnoha jiných důvodů. V literatuře se tak objevuje nepřehledné množství alternativních hypotéz, které by mohly vysvětlovat jeho funkci (Ralls 1971; Johnson 1973). Ferkin a Pierce (2007) je shrnuli do následujících kategorií. Stručně, mimo vymezení teritoria může značkování sloužit za prvé jako prostředek kompetice o potravu či reprodukční partnery, za druhé jako komunikační prostředek, za třetí jako indikátor přítomnosti v lokalitě, za čtvrté jako prostředek lákání druhého pohlaví, dále za páté pro navigaci, za šesté pro vytvoření familiérního pachu skupiny, za sedmé pro identifikaci příslušníků vlastního druhu a za osmé jako varovný signál. Případně se značkování může objevovat jen jako artefakt laboratorních studií. Některé z těchto hypotéz se vzájemně nevylučují (Ferkin & Pierce 2007). Navíc,

značkování může mít u daného druhu pravděpodobně i více funkcí, jež se mohou lišit dle pohlaví, věkové kategorie či sociálního postavení jedince (Johnson 1973).

2.3.2. Teritoriální hypotéza

Klingel (1975) předpokládá, že značkování je možno vysvětlit pouze u teritoriálních druhů koňovitých a to jako prostředek k obraně teritoria. Mnohá pozorování dokládají, že hřebci osla afrického i asijského, zdivočelého domácího osla, kianga a zebry Grévyho využívají pro značkování zejména trus a převažuje tendence značit na trus jiných jedinců stejného pohlaví (Klingel 1974; 1977; Moehlman 1998; Kimura 2000; Neumann-Denzau & Denzau 2007; Paklina & van Orden 2007). Trus koňovitých obsahuje zejména netěkavé substance (Kimura 2001) a proto by mohl sloužit jako dlouhotrvající značka či jako vizuální signál o obsazenosti teritoria (Kimura 2000, 2001). Hřebci zdivočelého osla při nálezů cizího trusu až 46% nalezeného trusu intenzivně očichávají, flémují, přeznačí či rozhrabou. Pozornost je věnována zejména hromadám trusu (Moehlman 1998). Pokud je do teritoria zdivočelého osla experimentálně umístěn trus cizího hřebce, je ihned lokalizován a přeznačen (McCort 1980). Pozorována je u zeber Grévyho a oslů afrických také zvýšená tendence značit na svůj vlastní trus (Klingel 1974; Kimura 2000). Hřelec zdivočelého osla až z 38% případů kálení, kálí na svůj vlastní trus a obnovuje tak informace v něm obsažené. Hřebci také trus po značkování často kontrolují (Moehlman 1998), což však nebylo zaznamenáno u kianga (Paklina & van Orden 2007). Dále bylo pozorováno, že hřebci osla afrického a kianga vykazují podobně jako gazela Grantova (*Gazella granti*) (Brown & Macdonald 1985) výraznou pozici těla při značkování a to zejména za přítomnosti jiných jedinců (Klingel 1977; Paklina & van Orden 2007). Ta bývá interpretována jako signalizace výsadního postavení vlastníka teritoria (Brown & McDonald 1985).

2.3.3. Orientační hypotéza

Hypotéza o obraně hranic teritoria u teritoriálních druhů koňovitých však není podpořena prostorovým rozložením značek (Klingel 1974, 1977). Jednotlivé značky stejně tak jako hromady trusu jsou u zeber Grévyho a oslů afrických spíše než na hranicích umístěny ve středu teritoria a to ve značně nepravidelných intervalech (Klingel 1974, 1977). To může být důsledek extrémní rozlehlosti teritorií koňovitých a ekonomického využívání trusu pro značkování podobně jako to dělá oribi (Brashares & Arcese 1999 b)). Nicméně některá pozorování dokládají, že přítomnost trusu cizího jedince od vstupu do teritoria neodradí (Klingel

1974). Hromady trusu také údajně nejsou využívány výhradně jen teritoriálními hřebci, ale u zeber Grévyho, zdivočelých a afrických oslů i jinými jedinci v okolí (Klingel 1974, 1977; Woodward 1979; McCort 1980; Moehlman 1998). Teritoriální hřebci navíc tolerují jiné jedince na svém území, s výjimkou období říje klisen (Klingel 1974).

Klingel (1974) tedy sám navrhuje alternativní orientační hypotézu. Dle této hypotézy slouží značkování samotnému hřebci jako prostředek orientace v jeho rozlehlém teritoriu (Klingel 1974, 1977). Pro to může svědčit fakt, že jeho značky i hromady trusu jsou lokalizovány podél frekventovaných cest, u napajedel či na jiných opticky výrazných místech. Komická se jeví být pozorování, kdy hřebci zdivočelého osla značkovali zřejmě právě pro zviditelnění značky na ztracenou podkovu, patník či trus slona (Moehlman 1998; Woodward 1979).

2.3.4. Hypotéza o obraně klisen

Na rozdíl od teritoriálních druhů hřebci koně domácího, Převalského, zebry stepní a horské značkují často, nikoliv však výhradně, močí na moč či trus klisen (Klingel 1967; Tyler 1972; Feist & McCullough 1976; Penzhorn 1984; Oom & Reis 1986; Kimura 2000, 2001; King & Gurnell 2007). Značkování u harémových druhů bylo v minulosti pokládáno pouze za bezvýznamný rudiment zděděný po teritoriálních předcích (Klingel 1967). Teritoriální typ sociální organizace byl totiž dříve považován za původní (Klingel 1975). Nicméně již Trumler (1958) a později další autoři navrhli hypotézu, že značkování může harémovému hřebci sloužit pro maskování informace o reprodukčním stavu obsažené v exkretch klisen (Asa et al. 2001; Kimura 2001) a tak k obraně klisen před krádežemi jinými hřebci (Trumler 1958; Tyler 1972; Feist & McCullough 1976; Turner et al. 1981; Kimura 2000, 2001). Moč, jež je při značkování exkretů klisen harémovými hřebci preferenčně využívána, obsahuje velké množství těkavých substancí (Kimura 2001) a může tak pravděpodobně sloužit jako zprostředkovatel blízkých setkání např. při páření (Roberts 1998). Bylo zaznamenáno, že hřelec koně domácího, přestože neviděl močení klisny, po několika vteřinách pach ucítil a byl schopen klisnu lokalizovat (Turner et al. 1981). Před značením na moč klisen hřelec koně domácího také hojně flémuje (Stahlbaum & Houpt 1989) a zvedá ocas výše než při běžném močení, což bývá interpretováno jako signalizace jeho výsadního postavení (Feist & McCullough 1976). Hřelec je také schopen do jisté míry manipulovat s množstvím moči a trusu tak, aby mohl přeznačit exkrety více členů stáda (Feist & McCullough 1976; Turner et al. 1981). Hypotézu o obraně harému podporuje zejména práce Kimury (2001), která u

domácích koní zjistila, že zatímco koncentrace těkavých substancí v trusu se liší pro říjící a neříjící klisny, tento rozdíl zmizí po přemočení hřebcem. To také vysvětluje, proč takto přeznačované exkrety hřebec již neočichá (Kimura 2001). Frekvence značkování stejně jako flémování u koní domácích a Převalského se navíc mění v průběhu pářící sezony. Je nejvyšší na jejím počátku, kdy také nejvíce dochází ke krádežím klisen (Feist & McCullough 1976; Turner et al. 1981; Kimura 2001; King & Gurnell 2007).

2.3.5. Hypotéza o vytvoření familiérního pachu stáda

Nicméně většina prací dokládá, že hřebec rozhodně nemá snahu přeznačovat všechny značky klisen (Feist & McCullough 1976). Dokonce také není pozorováno, že by značil preferenčně na moč či trus říjných klisen více, než březích a/nebo laktujících (Klingel 1967; Tyler 1972; Feist & McCullough 1976; Penzhorn 1984). Navíc, pro hřebce jsou při detekci říje rozhodující spíše vizuální než pachové signály. Klisna dává svou říji, která trvá obvykle 5-7 dní, najevo tzv. blýskáním (ukazováním vulvy), častým zvedáním ocasu a frekventovaným močením (Crowel-Davies 2007). Hřebec se řídí zejména právě těmito vizuálními signály (Haupt & Guida 1984; Anderson et al. 1996; McDonnell 2000). Některé práce dokonce tvrdí, že hřebec koně domácího není vůbec schopen rozpoznat říji klisny pouze na základě pachu moči (Marinier et al. 1988; Stahlbaum & Haupt 1989). Snaha zakrýt přeznačováním moči nebo trusu informaci o klisnině říji by tak byla zbytečná. Pozorování Klingela (1967) navíc dokládá, že hřebec zebry stepní nijak nebrání v očichání exkretů „svých“ klisen cizími hřebci.

Hypotéze o obraně klisen před krádežemi jinými hřebci odporují další pozorování. Hřebec koně domácího, Převalského i zebry horské totiž přeznačuje nejen trus a moč klisen, ale i hříbat a subadultních jedinců obojího pohlaví (Feist & McCullough 1976; Turner et al. 1981; Penzhorn 1984; King & Gurnell 2007). Proto byla vyslovena hypotéza, že značkování pravděpodobně vytváří familiérní pach harému, který může sloužit k udržování jeho soudržnosti (Oom & Reis 1986; King & Gurnell 2007), či pro rozpoznávání členů skupiny (Ferkin & Pierce 2007). Familiérní pach, je u jiných druhů savců dán zejména mísením pachů jednotlivých zvířat, ale výsledný pach je často shodný s pachem dominantního jedince (Eisenberg & Kleiman 1972). Tuto hypotézu může podporovat fakt, že hřebec v případě nebezpečí chrání nejen klisny, ale všechny členy svého harému (Klingel 1967). Nicméně Rutberg (1990) nenašel žádnou korelaci mezi frekvencí hřebčího značkování a stabilitou skupiny u zdivočelých koní. Značení hřebcem na exkrety hříbat či nedospělých jedinců není vůbec popsáno pro teritoriální druhy.

2.3.6. Hypotéza o utváření sociálních vazeb

Dosud bylo zmiňováno pouze značkování hřebců. Ačkoli některé studie tvrdí, že klisny vůbec neznačkují (Feist & McCullough 1976; Oom & Reis 1986; Boyd 1988; Moehlman 1998; Saslow 2002) či značkují méně frekventovaně než hřebci (Tyler 1972; Turner et al. 1981), většina studií jeho výskyt zaznamenala. Tyto údaje se týkají zebry stepní a Grévyho, koně domácího i Převalského a zdivočelého osla (Tyler 1972; Turner et al. 1981; McDonnell 1998; Kimura 2000; King & Gurnell 2007). U kianga a asijského osla pozorování tohoto chování u klisen chybí. Jedna z mála studií, která obsahuje nejen popis tohoto chování, ale i reálná data ukazuje, že klisny zeber stepních a Grévyho značí přes exkrementy jiných klisen nikoliv však hřebců. Zatímco klisny zeber stepních značkují zejména močí, klisny zeber Grévyho naopak pouze trusem (Kimura 2000). V literatuře se však u klisen dosud neobjevuje žádné vysvětlení pro toto chování.

Feist a McCullough (1976) však u hřebců koně domácího navrhuje hypotézu, že značkování může fungovat i jako prostředek k utváření sociálních vazeb mezi jedinci. Přeznačkování močí klisny hřebcem může spíše než zakrývat reprodukční stav, demonstrovat sociální vazbu mezi nimi. Hřebec koně domácího častěji přeznačuje trus dominantních klisen než submisivních (Powell 2008). Tato hypotéza může vysvětlit, proč i hřebci teritoriálních druhů koňovitých, kteří jinak značkují preferenčně přes trus jiných hřebců, občas přeznačují i exkrementy klisen. U zebry Grévyho, zdivočelého a asijského osla je totiž při páření dokládáno značkování trusem a močí na moč klisny (Rašek 1964; Klingel 1974; McDonnell 1998; Moehlman 1998; Kimura 2000). Hřebec tak pravděpodobně signalizuje prezenci vztahu s klisnou (Kimura 2000). Říjící klisna, či laktující klisna s hříbětem, jež je velmi závislá na přístupu k vodě, totiž může načas zůstat v teritoriu hřebce a vzniká tak mezi nimi dočasná sociální vazba (Klingel 1977). Na druhou stranu kiang údajně trusu či močí klisen nevěnuje pozornost vůbec (Paklina & van Orden 2007).

Sociální vazby mohou u koňovitých hrát velmi významnou roli (Sigurjónsdóttir 2003; Heitor & Vicente 2010). Vazby mezi klisnami koně domácího dokonce ovlivňují i jejich reprodukční úspěch (Cameron et al. 2009). Proto se dle mého názoru přímo nabízí domněnka, že značkování může posilovat přátelství nejen mezi hřebcem a klisnou, ale i mezi klisnami samotnými. Obdobně, jelikož čich je zásadním smyslem pro ustanovení vazby mezi matkou a hříbětem (Wolski et al. 1980), mohlo by mít značkování stejnou funkci i u matek a jejich hříbat.

2.3.7. Hypotéza o dominanci

Poslední vysvětlení o významu značkování u koňovitých je spojeno se sociální hierarchií (Turner et al. 1981). Tato hypotéza vysvětluje značkování v mládeneckých skupinách u harémových druhů koňovitých. Hřebci z mládeneckých skupin koně domácího, Převalského a zebry stepní značkují preferenčně trusem či močí na trus jiných hřebců (Klingel 1967; Feist & McCullough 1976). Dominantní hřebci koně domácího i Převalského značkují častěji, s frekvencí podobnou harémovým hřebcům, než hřebci submisivní, kteří značkují zřídka případně vůbec (Feist & McCullough 1976; Turner et al. 1981; Goodwin & Redman 1997). Dominantní pak přeznačují trus submisivních, nikdy naopak (Kolter & Zimmerman 2001). Vykazují také výraznější postoj při kálení a trus očichávají před/po svém značení či flémují frekventovaněji než hřebci submisivní (Feist & McCullough 1976; Žarkich & Andersen 2009). Dominantní hřebci koně Převalského také častěji využívají pro značkování hromady trusu. Frekvence značkování však koreluje nejen s dominancí, ale i s věkem; starší hřebci koně Převalského značkují častěji než mladší (Kolter & Zimmerman 2001; Žarkich & Andersen 2009). Tato tendence byla mimochodem popsána i v zajetí v mládenecké skupině hřebců zebry Grévyho (Heuschkel et al. 1999). U těch se však, jak bylo popsáno výše, žádná dominance nevyskytuje (Klingel 1974). Starší hřebci znovu přeznačují mladší, nikoliv naopak (Heuschkel et al. 1999).

Nicméně ustanovení dominantního postavení pomocí značkování může mít význam i pro harémové hřebce. Hřebci koní domácích a Převalských totiž, kromě přeznačování exkretů členů stáda, značí i na trus jiných hřebců (Oom & Reis 1986; King & Gurnell 2007). Při denních migracích také často přeznačují hromady trusu, jež jsou zjevně využívány i jinými hřebci. Jsou lokalizovány podél cest či napajedel a pravděpodobně slouží pro monitorování jiných jedinců či pro komunikaci mezi harémy (Feist & McCullough 1976; King & Gurnell 2007). Domovské okrsky harémových druhů koňovitých se totiž často prolínají. Díky značkování se jednotlivá stáda vzájemně vyhýbají a nedochází tak ke konfliktům. Bylo pozorováno, že stádo nevstupuje do oblasti s výskytem čerstvého trusu (Berger 1977). Když už na takovéto setkání několika stád dojde (např. u napajedel), dochází často na ritualizované souboje mezi hřebci. Pomocí čichových, ale i akustických signálů si vyměňují informace o svých bojových schopnostech (Rubenstein & Hack 1992). Hřebci kálí několikrát po sobě na stejnou značku a kompetují o to, kdo bude poslední, jež trus protivníka přeznačí a často se pak

rozejdou bez přímého fyzického souboje. Značkování tak může hrát roli i při vyjasňování meziskupinové dominance (Miller & Denniston 1979).

Jelikož dominance je patrná i u klisen harémových druhů koňovitých, nabízí se otázka, zda značkování nemůže mít podobný význam i u klisen. Bohužel jakákoli data chybí. Studie Krügerové a Flaugera 2011 však dokazuje, že klisny koně domácího věnují v experimentech pozornost trusu těch jedinců, od nichž získali nejvíce agresivních interakcí. Tento trus očíhávají častěji a déle než trus jiných jedinců (Krüger & Flauger 2011).

2.3.8. Značkování hříbat

Značkování u zebry Grévyho, horské, koně a osla domácího bylo popsáno i u hříbat (Tyler 1972; Klingel 1974; Feist & McCullough 1976; Penzhorn 1984; Crowell-Davies & Houpt 1985; Oom & Reis 1986; Moehlman 1998). Některé práce naznačují, že hříbata obou pohlaví značkují často nikoliv však výhradně přes moč i trus svých matek (Tyler 1972; Klingel 1974; Moehlman 1998). Klingel (1974) u zebry Grévyho dokonce pozoroval, jak několik matek a jejich hříbat značkovalo následně po sobě na jedno jediné místo. Hříbata domácích koní také vykazují koprofágií trusu vlastní matky, nikoliv jiných klisen (Crowell-Davies & Caudle 1989).

Hřebečci koně a osla domácího značkují častěji než klisničky (Feist & McCullough 1976; Moehlman 1998). Také častěji flémují. Na rozdíl od značkování, je pro flémování známa dokonce detailní ontogeneze tohoto chování u hříbat domácích koní. Nejvyšší podíl flémování vykazují hříbata do čtyř týdnů věku, poté se frekvence snižuje. Jelikož klisny mají poporodní říji, je časté flémování pravděpodobně výsledkem reakce na moč říjící matky (Crowell-Davies & Houpt 1985). Klisničky flémují zejména po močení matky, hřebečci však občas reagují i na močení jiných klisen (Crowell-Davies & Houpt 1985).

Jakékoli funkční vysvětlení pro značkování hříbat dosud chybí. Dle teorie o konfliktu rodiče a potomka (Trivers 1974) však vyžadují mláďata více rodičovské péče, než jsou rodiče, kteří chtějí zpravidla investovat do více reprodukcí, ochotni poskytnout. Značkování hříbat může být dle mého názoru užito pro testování této hypotézy. Hříbě by mohlo přeznačovat trus a moč své matky, aby zakrylo informaci o jejím reprodukčním stavu a zabránilo tak detekci případné říje hřebcem. Mohlo by tak snížit pravděpodobnost matčina znovuzabřeznutí a získalo by její investice pro sebe.

3. Cíle práce

1. Zjistit, zda se značkování liší mezi druhy a zda jsou případné mezidruhové rozdíly dány odlišnou sociální organizací.

1.1. Hypotéza o sociální organizaci: Značkování odráží sociální život koňovitých (Klingel 1974; Kimura 2000).

- Predikce 1.1: Mezidruhové rozdíly ve značkování budou větší mezi druhy s odlišnou sociální organizací než mezi druhy se stejnou sociální organizací.

2. Zjistit, kteří jedinci a za jakých okolností přeznačují moč a trus jiných jedinců v rámci stáda a testovat tak šest hypotéz o funkci značkování u koňovitých a to u hřebců, klisen a hříbat.

2.1. Hypotézy testované u hřebců:

2.1.1. Hypotéza o obraně klisen: Značkování slouží hřebcům pro maskování informace o reprodukčním stavu obsažené v exkretech klisen, což může fungovat jako obrana klisen před krádežemi jinými hřebci (Trumler 1958).

Predikce 2.1.1: Hřebci budou značit průkazně více na moč/trus dospělých klisen (zejména pak říjných), než přes jiné členy svého stáda tj. hříbata a subadulty. Značkování hřebce bude umístěno přesně na přeznačenou moč/trus.

2.1.2. Hypotéza o vytvoření familiérního pachu stáda: Značkování hřebcem vytváří familiérní pach stáda, který může sloužit k udržování jeho soudržnosti či k rozpoznávání členů skupiny (Oom & Reis 1986).

Predikce 2.1.2: Hřelec bude značkovat na moč/trus všech členů stáda. Značkování by mělo být přesné.

2.2. Hypotézy testované u klisen:

2.2.1. Hypotéza o dominanci: Značkování u klisen je výsledkem kompetice a slouží jako prostředek k dosažení či demonstraci dominantního postavení (vlastní hypotéza). Testováno pouze u harémových druhů.

Predikce 2.2.2: Klisny s vyšším postavením v hierarchii budou značkovat častěji, než klisny s nižším postavením. Dominantní klisny budou značit přes submisivní, nikdy naopak. Značkování by mělo být přesné.

2.2.2. Hypotéza o utváření sociálních vazeb mezi klisnami: Značkování může fungovat jako prostředek k utváření a demonstrování sociálních vazeb mezi klisnami (vlastní hypotéza).

Predikce 2.2.3: Klisny budou značit průkazně více na moč/trus jiných dospělých klisen. Klisny pak dále budou přeznačkovávat častěji moč/trus svých přátel (tj. klisen, se kterými tráví nejvíce času), než jiných klisen, které nejsou jejich přáteli. Značkování nemusí být nutně přesné.

2.3. Hypotézy testované u hříbat:

2.3.1. Hypotéza o konfliktu rodiče a potomka (Trivers 1974): Hříbě bude značkovat na moč/trus své matky, aby překrylo informaci o jejím reprodukčním stavu a zabránilo tak jejímu znovu zabřeznutí (vlastní hypotéza). Testováno pro hříbata a matky.

Predikce 2.3.1: Hříbě bude značkovat výhradně na moč/trus své matky, a to zejména pokud matka bude v říji. Značkování hříbětem by mělo být přesné. Matka na moč/trus svého hříběte značit nebude. Toto chování by mělo být častější u hřebečků než klisniček.

2.3.2. Hypotéza o utváření sociální vazby mezi matkou a hříbětem: Značkování může fungovat jako prostředek k utváření a demonstrování sociální vazby mezi matkou a hříbětem (vlastní hypotéza). Testováno pro hříbata a matky.

Predikce 2.3.2: Hříbě bude značkovat výhradně na moč/trus své matky a stejně tak matka bude značkovat výhradně na moč/trus svého hříběte. Značkování nemusí být nutně přesné.

4. Metodika

4.1. Studovaná zvířata

Práce byla realizována v pěti českých zoologických zahradách a to v Zoo Brno, Zoo Dvůr Králové n. L., Zoo Liberec, Zoo Ostrava a Zoo Ústí n. L. Pozorování v zoo sice skýtá některá úskalí, avšak oproti sledování ve volné přírodě má i mnohé výhody. Například pro všechny sledované koňovité byla známa data o jejich přesném věku, původu a příbuzenských vztazích.

Pro mou srovnávací studii jsem zvolila ty druhy koňovitých, jež jsou v českých zoologických zahradách zastoupeny dostatečným počtem jedinců. Do analýz tak bylo zahrnuto 15 stád o celkovém počtu 130 zvířat. Zvoleny byly africké druhy koňovitých, a to dva druhy teritoriální; osel africký (20 jedinců) a zebra Grévyho (33 jedinců); a dva druhy harémové; zebra horská (27 jedinců) a zebra stepní (50 jedinců). Podrobné údaje o struktuře jednotlivých stád co do pohlaví a věkových kategorií uvádí Tab. 1. Co se týče reprodukčního stavu; většina stád v určité periodě zahrnovala jak jalové, tak březí a/nebo laktující a i případně říjící klisny. Říje klisny byla rozpoznávána podle jejího charakteristického chování (viz Kapitola 2.3.5.). Údaje o březosti klisen pak byly poskytnuty zoologickou zahradou. Skladba stáda v průběhu sezon kromě očekávaných narození nových hříbat zůstávala až na výjimky (úhyn, nemoc apod.) stabilní.

Koňovíti byli sledováni ve venkovních letních výběžích (viz ukázka nákresu výběhu - Obr. č. 3. v Příloze). Všechna stáda byla v jednotlivých zoo chována v podobném režimu. Krmení probíhalo formou pastvy či předkládáním čerstvé trávy a zároveň i sena ad libitum. Všechna stáda byla příkrmována jádrem případně i čerstvou zeleninou. Zdroj vody představovaly automatické napáječky. Kromě pravidelného úklidu výběhů, který probíhal jednou až dvakrát denně, nebyla zvířata v průběhu pozorování rušena. Na přítomnost ošetřovatele ve výběhu však byla zjevně zvyklá a zpravidla na ni vůbec nereagovala.

Tab. 1. Přehled studovaných stád; H = hříbě, S = subadult

Druh	Poddruh	Zoo	Sledovaní jedinci 2010	Sledovaní jedinci 2011
osel africký	Somálský (<i>E. africanus somaliensis</i>)	Dvůr Králové	8 (4♀♀; 4H – 1♂, 3♀♀)	8 (4♀♀; 4H – 1♂, 3♀♀)
		Liberec	5 (4♀♀; 1H ♂)	8 (4♀♀; 2S ♀♀; 2H ♂♂)
		Ústí n. L. (2 stáda)	2 (1♀; 1H ♂) 3 (♀♀)	3 (2♀♀; 1S ♀) 2 (♀♀)
zebra Grévyho	–	Brno	5 (♂; 3♀♀; 1H ♂)	4 (3♀♀; 1H ♂)
		Dvůr Králové	16 (♂; 11♀♀; 3S ♀♀; 1H ♀)	18 (10♀♀; 1S ♀; 7H – 1♀, 6♂♂)
		Ostrava	5 (3♀♀; 2H – 1♀, 1♂)	5 (3♀♀; 2H – 1♀, 1♂)
zebra horská	Hartmannové (<i>E. zebra hartmannae</i>)	Dvůr Králové	14 (♂; 7♀♀; 6H – 5♀♀, 1♂)	10 (5♀♀; 1S ♀; 4H – 3♀♀, 1♂)
		Ústí n. L.	9 (♂; 7♀♀; 1S ♀)	8 (♀♀)
zebra stepní	bezhřívá (<i>E. quagga borensis</i>)	Dvůr Králové	11 (♂; 4♀♀; 3S ♀♀; 3H ♀♀)	10 (6♀♀; 4H – 3♀♀, 1♂)
		Liberec	3 (2♀♀; 1H ♂)	3 (2♀♀; 1S ♂)
	Böhmova (<i>E. quagga boehmi</i>)	Dvůr Králové	11 (♂; 7♀♀; 3H ♂♂)	10 (7♀♀; 3H ♂♂)
	Damarská (<i>E. quagga antiquorum</i>)	Dvůr Králové	7 (♀♀)	6 (♀♀)
	Chapmanova (<i>E. quagga chapmanni</i>)	Brno	4 (♂; 1S – ♂; 2♀♀)	6 (♂; 2♀♀; 2S – ♂♂; 1H ♀)
		Liberec	8 (♂; 6♀♀; 1H ♂)	7 (♂; 6♀♀)

4.2. Sběr dat

4.2.1 Pozorování

Pozorování jednotlivých stád probíhala v sezoně 2010, a to od 23. 6. – 25. 10., a také v sezoně 2011, a to od 18. 5. – 19. 9. Každé pozorování trvalo 180 minut. Tato délka byla zvolena dle práce Boyda et al. (1988), podle které se dalo předpokládat, že během této doby pro každé zvíře zaznamenám alespoň jeden případ močení či kálení. Jelikož u koňovitých v přírodě není známa žádná denní perioda ve vyměšování (Joubert 1972; Kownacki et al. 1978; Penzhorn 1984), probíhala pozorování z praktických důvodů pouze ve dne a to buď dopoledne

(8 – 11 h) nebo odpoledne (14 – 17 h). Jednotlivá pozorování byla v pravidelném sledu prostřídávána, tak aby každé stádo bylo sledováno pravidelně dle denní periody. Tj. například v Zoo Brno byla pozorována dvě stáda - pokud bylo jedno stádo sledováno v daný den dopoledne a druhé stádo odpoledne, bylo pořadí pozorování následující den prohozeno. Podobná metodika byla zvolena pro pozorování v jednotlivých zoologických zahradách tak, aby byla pozorování v průběhu sezony rovnoměrně rozvrstvena v jednotlivých měsících. Tj. v jedné zoo byla všechna stáda sledována 5x, poté jsem se přemístila do jiné zoo. Potom, co byla odsledována všechna stáda ve všech zoo 5x, byla celá sekvence zopakována. Každé stádo bylo pozorováno 10x za sezonu, tj. celkově 20x. Zvířata byla pozorována dalekohledem a data byla zaznamenávána na diktafon (Olympus VN-7800PC). Jednotliví jedinci byli individuálně rozeznáváni podle charakteristického pruhování na těle (zebry) či na nohou (osli).

4.2.2. Močení, kálení a značkování

Během pozorování jsem vedla záznam o močení a kálení u všech jedinců. Zajímalo mne, zda dané močení/kálení bylo přeznačkováno a kým (Obr. č. 1. a 2. v Příloze), tj. byla zaznamenávána identita značkujícího a přeznačeného zvířete. Značkování bylo definováno podle práce Turnera et al. (1981), kdy vyměšování jiného jedince bylo stimulem pro jiného, tj. dojde k přemočení či překálení moči nebo trusu předchozího zvířete a to do 1 min. Další podmínkou značkování bylo, že zvíře přeznačovanému trusu/moči evidentně věnovalo pozornost, tj. alespoň jej očichalo, případně flémovalo či hrabalo. Pro zjištění, zda účelem značkování bylo překrytí předchozího pachu či naopak oddělení pachů obou zvířat (Ferkin & Pierce 2007), bylo zaznamenáno, zda značkování bylo přesné (umístěno přesně na daný trus/moč) nebo nepřesné (do vzdálenosti jedné zebří/oslí délky).

Jelikož je známo, že chování stáda se může lišit s přítomností či naopak absencí hřebce ve stádě (Sigurjónsdóttir et al. 2003), byl též v průběhu pozorování brán v potaz tento fakt, stejně jako konkrétní velikost stáda a faktory prostředí (teplota a déšť) pro případnou kontrolu vnějších vlivů. Teplota byla přesně zaznamenávána během celého pozorování ručním digitálním teploměrem.

4.2.3. Dominance

V literatuře neexistuje žádný konsensus, jak měřit sociální hierarchii u koňovitých (Van Dierendonck et al. 1995; Weeks et al. 2000). Nicméně bylo několikrát prokázáno, že lze

s úspěchem použít informace o agresivních a submisivních projevech chování (Sigurjónsdóttir et al. 2003; Pluháček et al. 2006). Vedla jsem si proto po celou dobu pozorování záznam o ustupování (submisivní jedinec, pokud stál dominantnímu v cestě, ustoupil) a agresivních projevech (kousání, kopání – útočné či obranné a honění jiného jedince). Poté bylo na základě těchto interakcí pro jednotlivé dvojice zvířat, určeno postavení v sociální hierarchii pro dané zvíře a to jako počet zvířat, které danému jedinci dominovali (Pluháček et al. 2006). Zvířeti na vrcholu sociální hierarchie nedominovalo žádné zvíře, tj. počet dominujících zvířat byl 0. Jedinci na nižších postech hierarchie měli čísla naopak vyšší. Data o agresivních interakcích byla zaznamenávána pro jistotu pro všechny druhy, nicméně sociální hierarchii bylo možno nakonec sestavit, ve shodě s jinými pracemi (Klingel 1967, 1977), jen pro harémové druhy a to pouze pro dospělé klisny v každém stádě.

4.2.4. Snímkování jednotlivých jedinců stáda

Kromě záznamu o vyměšování a značkování, bylo dále v 15 min intervalech prováděno snímkování všech jedinců stáda pro získání údajů o sociálních vazbách mezi zvířaty. Pro daného jedince byl v okamžiku snímkování zaznamenán počet a identita zvířat, které se vyskytovali v jeho blízkosti, tzn. do vzdálenosti dvou koňských délek (Cameron et al. 2009). Údaje o sociálních vazbách mezi jedinci však byly zaznamenávány pouze v sezoně 2011.

4.3. Statistické zpracování

Všechny statistické analýzy probíhaly v programu SAS System for Windows 9.2 (SAS). Pro hodnocení kategoriálních závislých proměnných jsem použila logistickou regresi (PROC GENMOD) a pro hodnocení závislých spojitych proměnných pak zobecněný lineární model se smíšenými efekty (PROC MIXED).

Nejprve byl vždy sestaven celkový model zahrnující všechny testované proměnné, stejně tak případně jejich logické interakce prvního řádu. Z modelu byly poté standardním postupným výběrem odebrány neprůkazné faktory (tj. $p > 0,05$), až do nejlepšího možného finálního modelu s nejnižší hodnotou QIC (pro PROC GENMOD) respektive AIC (pro PROC MIXED) (kritéria pro hodnocení správnosti modelu). Finální model obsahoval statisticky průkazné proměnné (tj. $p < 0,05$), popřípadě proměnné na hranici průkaznosti, které vylepšovaly výsledný model. Průkaznost proměnné byla hodnocena za pomoci F-testu (PROC MIXED) a χ^2 -testu (PROC GENMOD). Průměrné hodnoty jednotlivých hladin průkazných kategoriálních proměnných pak byly dále odhadnuty pomocí metody nejmenších čtverců (LS

MEANS), korigované pro mnohonásobná porovnávání (Tukey-Kramer). Rozdíly mezi jednotlivými hladinami byly testovány t-testem. Opakovaná měření na stejném jedinci byla ve všech analýzách ošetřena konkrétním jedincem (proměnná „Zvíře“) vstupujícím do modelu jako repeated statement. Parametry modelu tak tudíž byly odhadovány pomocí metody generalized estimating equation (GEE). Jednotlivé analýzy jsou podrobně rozepsány v následujících kapitolách. Grafy pak byly konstruovány v programu Microsoft Office Excel.

Přátelské a agonistické interakce, které následně vstupovaly do analýz jako vysvětlující proměnné „Sociální vazba“, „Dominanční vztah“ a „Počet dominujících zvířat“, byly počítány pomocí kontingenčních tabulek (PROC FREQ).

4.3.1. Značkování - hřebci

Pro testování Hypotéz 2.1.1, 2.1.2 u hřebců byl sestaven model GENMOD. Závislou proměnnou s binomickým rozdělením a zároveň otázkou bylo „Po kom značkuje hřelec“ tj. zda po vyměšování jiného člena stáda značkování hřebcem nastalo či nenastalo (ano/ne).

Nezávislými (testovanými) proměnnými byly pak „Druh“ (zebra stepní, horská, Grévyho), „Pohlaví“ (hřelec, klisna) a „Typ vyměšování“ (trus/moč) vyměšujícího se (potencionálně přeznačovaného) zvířete, jeho „Věková kategorie“ (hříbě, subadult, dospělý) a reprodukční stav tj. „Laktace“ (ano/ne), „Březost“ (ano/ne), „Říje“ (ano/ne). Reprodukční stav byl však logicky testován pouze pro sadu dat, která obsahovala jakožto vyměšující se zvířata jen dospělé klisny. Dalšími testovanými proměnnými byly „Velikost stáda“ (absolutní počet zvířat při daném pozorování), „Teplota“ (°C), „Děšť“ (ano/ne), „Zoo“ (Dvůr, Brno, Ostrava, Ústí, Liberec) a „Sezona“ (2010, 2011).

4.3.2 Značkování – klisny

Pro testování Hypotéz 2.2.1, 2.2.2 u klisen bylo provedeno více analýz. První analýza (PROC GENMOD) testovala otázku „Po kom značkuje klisna“ (Hypotéza 2.2.2) tj. zda po vyměšování jiného člena stáda značkování klisnou nastalo či nenastalo (ano/ne). Nezávislými (testovanými) proměnnými pak byly proměnné popsané v předchozí kapitole u hřebců, nicméně v případě klisen přibyla ještě jedna hladina proměnné „Druh“ – a to osel africký, plus dále přibyla proměnná „Přítomnost hřebce ve stádě“.

Pro zodpovězení otázky, zda dominantní klisny značkují častěji než submisivní (Hypotéza 2.2.1), byla provedena ještě samostatná analýza (PROC GENMOD) pouze u klisen

harémových druhů. Testované proměnné byly podobné jako v předchozí analýze, nyní to však již nebyly charakteristiky potencionálně přeznačovaného zvířete, ale naopak charakteristiky značkující klisny tj. „*Druh*“ (zebra stepní, horská), její reprodukční stav tj. „*Laktace*“, „*Březost*“, „*Říje*“ plus také „*Typ značkování*“ tj. zda klisna značkovala močí nebo trusem, stejně jako její sociální postavení v daném stádě jakožto proměnná „*Počet dominujících zvířat*“. Dalšími testovanými proměnnými byly „*Velikost stáda*“, „*Přítomnost hřebce*“ ve stádě, „*Teplota*“, „*Děšť*“, „*Zoo*“ a „*Sezona*“.

Pro testování dalšího z předpokladů Hypotéz 2.2.1, 2.2.2 zohledňující konkrétní vztah mezi značkující a přeznačenou klisnou pak byla provedena samostatná analýza (PROC MIXED), kde závislou spojitou proměnnou byl podíl celkového počtu značkování konkrétní klisnou z celkového počtu vyměšování přeznačované klisny (proměnná „*Podíl přeznačení*“). Kvůli nenormalitě rozdělení byla tato proměnná transformována pomocí mocninové transformace, která nejlépe dokázala proměnnou přiblížit normálnímu rozdělení. Nezávislými testovanými proměnnými pak byly: „*Druh*“, Reprodukční stav tj. „*Laktace*“, „*Březost*“, „*Říje*“ jak značkující, tak přeznačované klisny, stejně jako konkrétní vztah mezi nimi – „*Dominanční vztah*“ tj. zda značkující klisna byla v hierarchii výš nebo níž než přeznačovaná klisna (výš/níž), „*Příbuznost*“ obou konkrétních klisen (koeficient příbuznosti - r) a „*Sociální vazba*“ mezi nimi (počet případů, kdy klisny byly během snímkování pozorovány v blízkosti sebe). Poslední testovanou proměnnou pak byla „*Zoo*“.

4.3.3. Značkování - hříbata

Další analýzy testovaly Hypotézu 2.3.1, 2.3.2 u hříbat. První analýza řešila otázku „*Po kom značkuje hříbě*“. Druhá potom podobnou otázku u laktujících klisen, tj. závislou proměnnou a zároveň otázkou tedy bylo „*Po kom značkuje matka*“. Pro účely objasnění obou hypotéz pak byla ještě provedena samostatná analýza, kdy závislá proměnná byla modelována jako „*Značkování hříbětem výhradně po matce*. Nezávislými testovanými proměnnými pak byly ty popsané v předchozím odstavci u klisen, navíc však přibyla proměnná „*Matka*“ (ano/ne) – zda testované hříbě bylo potomkem zvířete, které vyměšovalo, či respektive testovaná klisna byla matkou zvířete, které vyměšovalo. U analýzy „*Značkování hříbětem výhradně po matce*“ byly navíc přidány vysvětlující proměnné „*Věk hříběte*“ (ve dnech) a „*Pohlaví hříběte*“.

4.3.4. Přesnost značkování

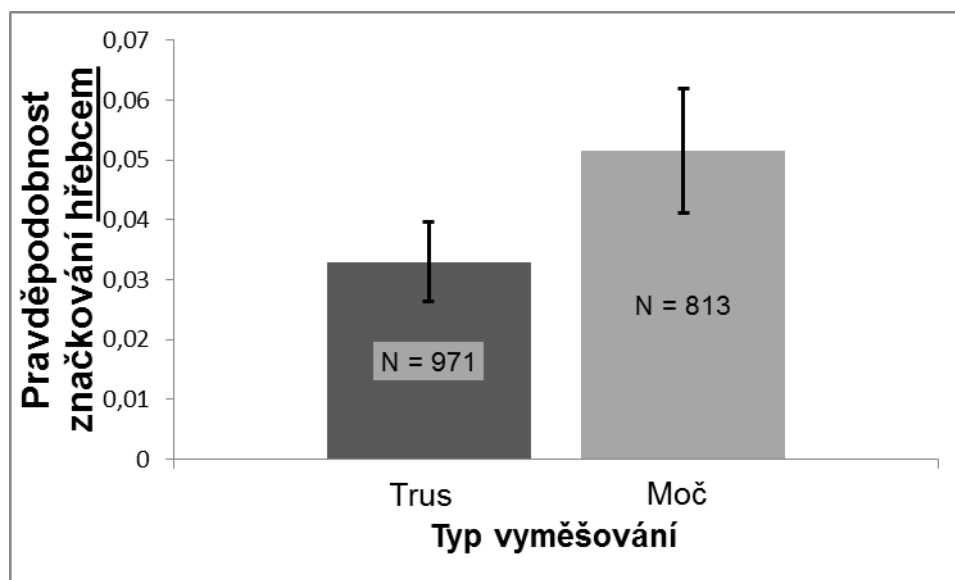
Poslední analýza řešila otázku, která zvířata značkují přesně (jeden z předpokladů Hypotézy 2.1.1, 2.1.2, 2.2.1, 2.3.1). Byl použit model GENMOD, kde „*Přesnost značkování*“ (přesné/nepřesné) byla závislou proměnnou s binomickým rozdělením. Nezávislémi (testovanými) proměnnými byly pak proměnné popsané v prvním odstavci kapitoly značkování klisen, nicméně to již nebyly charakteristiky potenciaálně přeznačovaného zvířete, ale naopak charakteristiky značkovajícího zvířete.

5. Výsledky

Celkově bylo realizováno 900 hodin pozorování ve 150 dnech. Za tuto dobu bylo zaznamenáno 4668 případů vyměšování, 2179 případů močení a 2489 případů kálení. Z toho 958 případů (tj. 20,5 %) vyvolalo reakci u jiného příslušníka stáda ať už v podobě očichání, flémování a rozhrabání tohoto trusu/moči, aniž by však reagující zvíře značkovalo. Vzhledem k faktu, že samotná reakce na rozdíl od značkování nebyla předmětem této práce, uvádím tento údaj pouze pro zajímavost. Celkem 736 (tj. 15,7%) případů močení/kálení vyvolalo nejen tuto reakci, ale i značkování. Ve 454 (tj. 9,73%) případech bylo značkování provedeno močí, ve 276 případech (tj. 5,91%) trusem a v 6 případech (tj. 0,13%) bylo značkování provedeno zároveň močí i trusem.

5.1 Značkování - hřebci

Na proměnnou „Po kom značkuje hřelec“ měl průkazný vliv pouze „Typ vyměšování“ ($\chi^2 = 4.74$; $df = 1$; $p = 0.0294$) přeznačovaného zvířete a „Velikost stáda“ ($\chi^2 = 6.86$; $df = 1$; $p = 0.0088$). Hřebci značkovali častěji na moč, než na trus (Obr. č. 1). Značkování u hřebců klesalo s velikostí stáda (Obr. č. 2). Jiné faktory neměly na značkování hřebce signifikantní vliv, tj. ani „Druh“ ani „Věková/pohlavní kategorie“ či reprodukční stav („Říje“), přeznačeného.



Obr. č. 1: Pravděpodobnost značkování hřebcem v závislosti na typu vyměšování vyměšujícího zvířete (LS MEANS ± SE)

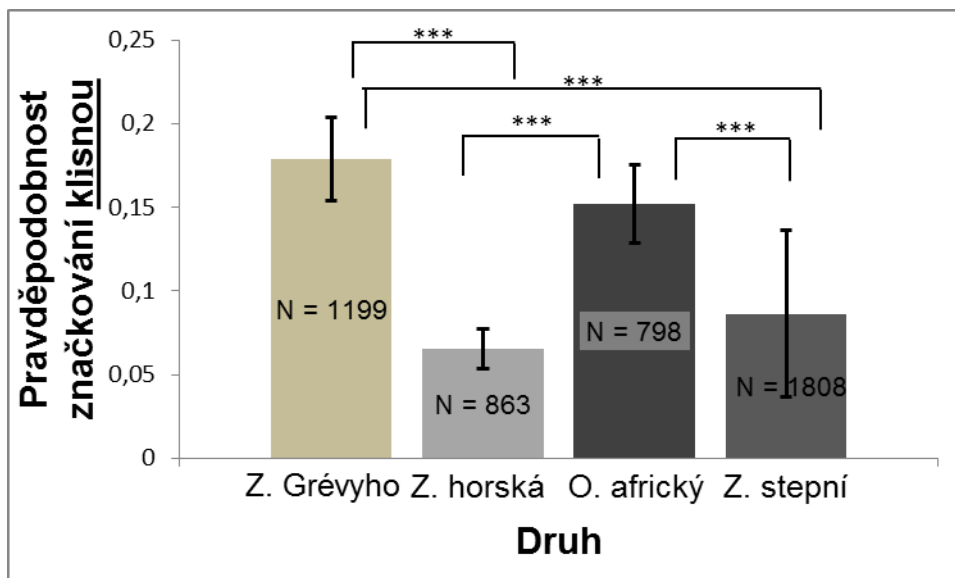


Obr. č. 2: Pravděpodobnost značkování hřebcem v závislosti na velikosti stáda

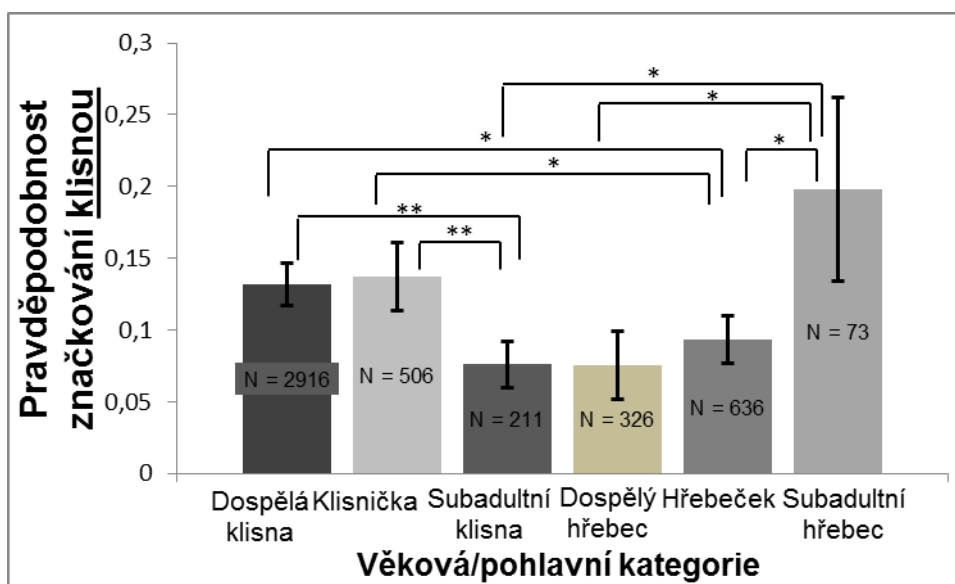
5.2. Značkování – klisny

5.2.1. Po kom značkuje klisna

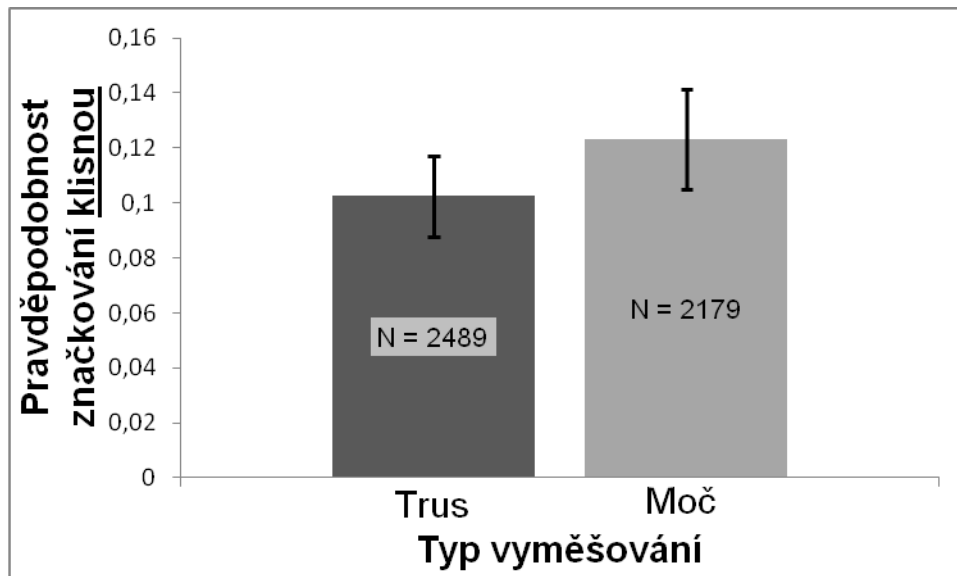
Na proměnnou „Po kom značkuje klisna“ měl průkazný vliv „Druh“ ($\chi^2 = 27.73$; $df = 3$; $p < 0.0001$), „Věková/pohlavní kategorie“ ($\chi^2 = 16.08$; $df = 5$; $p = 0.0066$) přeznačovaného zvířete, „Typ vyměšování“ ($\chi^2 = 4.44$; $df = 1$; $p = 0.0352$) přeznačovaného zvířete, „Sezona“ ($\chi^2 = 21.23$; $df = 1$; $p < 0.0001$), „Zoo“ ($\chi^2 = 16.76$; $df = 4$; $p = 0.0022$) a u soboru dat omezeného pouze na případy, kdy vyměšujícími se zvířaty byly jen klisny, i reprodukční stav – „Laktace“ ($\chi^2 = 5.30$; $df = 1$; $p = 0.0213$) přeznačované klisny. Klisny osla afrického a zebry Grévyho značkovaly častěji než klisny zebry stepní a horské (Obr. č. 3). Pravděpodobnost značkování klisnou byla vyšší, pokud vyměšujícím se zvířetem byla dospělá klisna než subadultní klisna a hřebeček. Klisny dále značkovaly častěji přes klisničky než subadultní klisny a hřebečky. Častěji také značkovaly přes subadultní hřebce než subadultní klisny, dospělé hřebce a hřebečky. Jiné kategorie se průkazně nelišily (Obr. č. 4). Značkování u klisen vyvolala častěji moč než trus (Obr. č. 5). Pokud klisny značkovaly přes jiné klisny, tak spíše přes nelaktující (Obr. č. 6). Jiné faktory nedosáhly signifikantní hladiny významnosti.



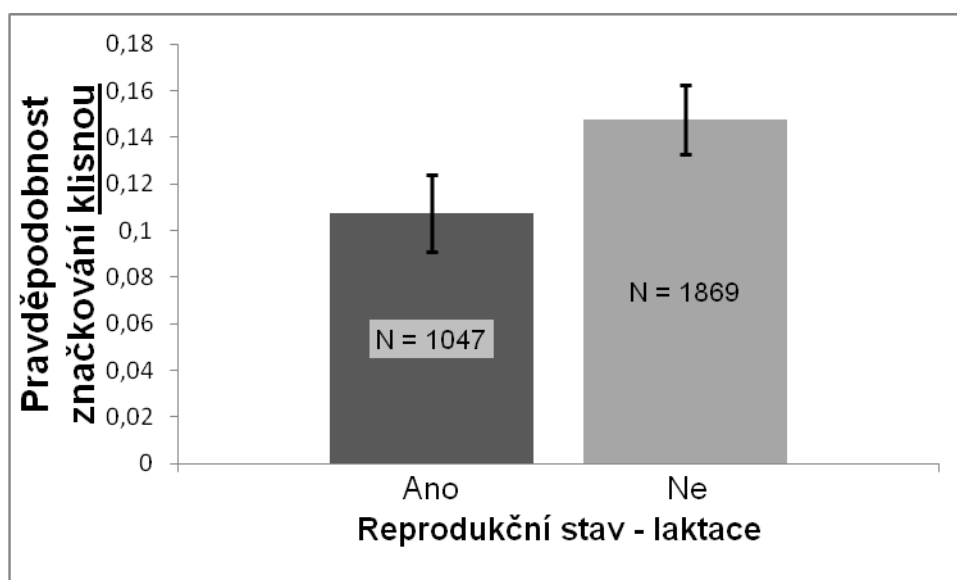
Obr. č. 3: Pravděpodobnost značkování klisnou v závislosti na druhové příslušnosti (LS MEANS ± SE)



Obr. č. 4: Pravděpodobnost značkování klisnou v závislosti na věkové a pohlavní kategorii vyměšujícího zvířete (LS MEANS ± SE)



Obr. č. 5: Pravděpodobnost značkování klisnou v závislosti na typu vyměšování vyměšujícího zvířete (LS MEANS ± SE)

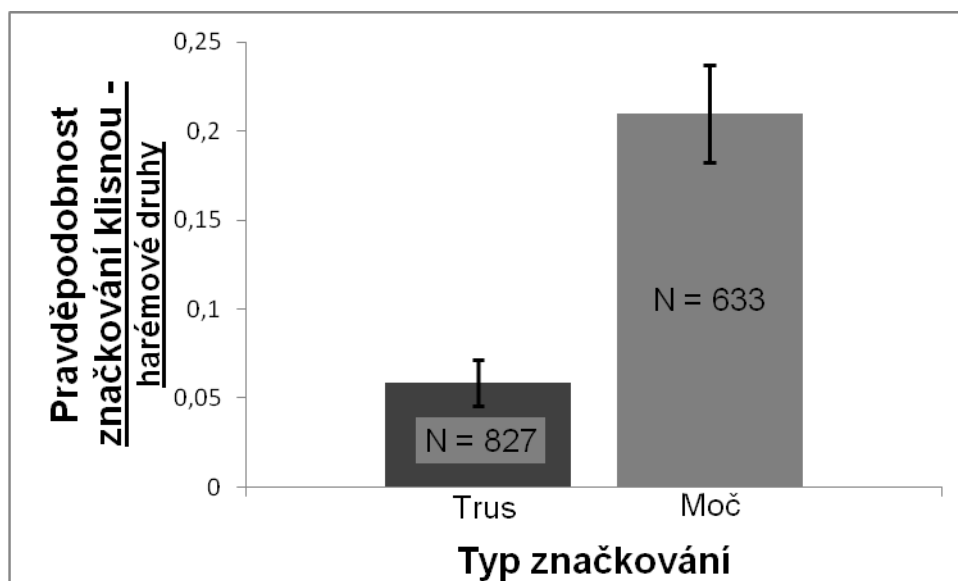


Obr. č. 6: Pravděpodobnost značkování klisnou v závislosti na reprodukčním stavu vyměšující klisny (LS MEANS ± SE)

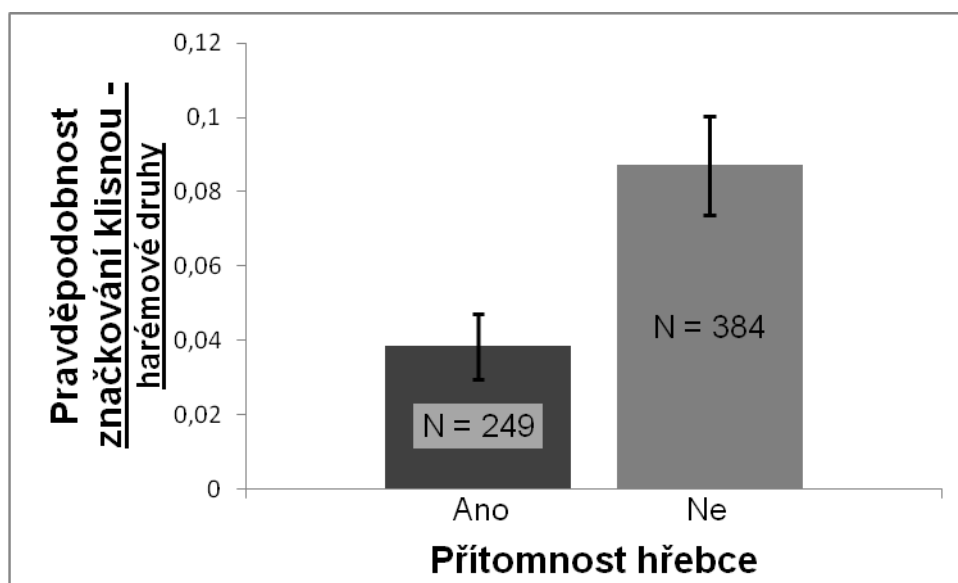
5.2.2. Značkování u klisen harémových druhů

Analýza testující pravděpodobnost značkování klisen na základě jejich dominantního postavení provedená pouze u harémových druhů, ukázala průkazný vliv „*Typu značkování*“ ($\chi^2 = 15.88$; $df = 1$; $p < 0.0001$) a „*Přítomnosti hřebce*“ ve stádě ($\chi^2 = 16.42$; $df = 1$; $p < 0.0001$). Klisny harémových druhů značkovaly častěji močí než trusem (Obr. č. 7) a značkovaly častěji za nepřítomnosti hřebce ve stádě (Obr. č. 8). Jiné faktory včetně

dominančního postavení („Počet dominujících zvířat“) neměly na frekvenci značkování u klisen harémových druhů průkazný vliv.



Obr. č. 7: Pravděpodobnost značkování klisnami harémových druhů v závislosti na typu značkování (LS MEANS ± SE)

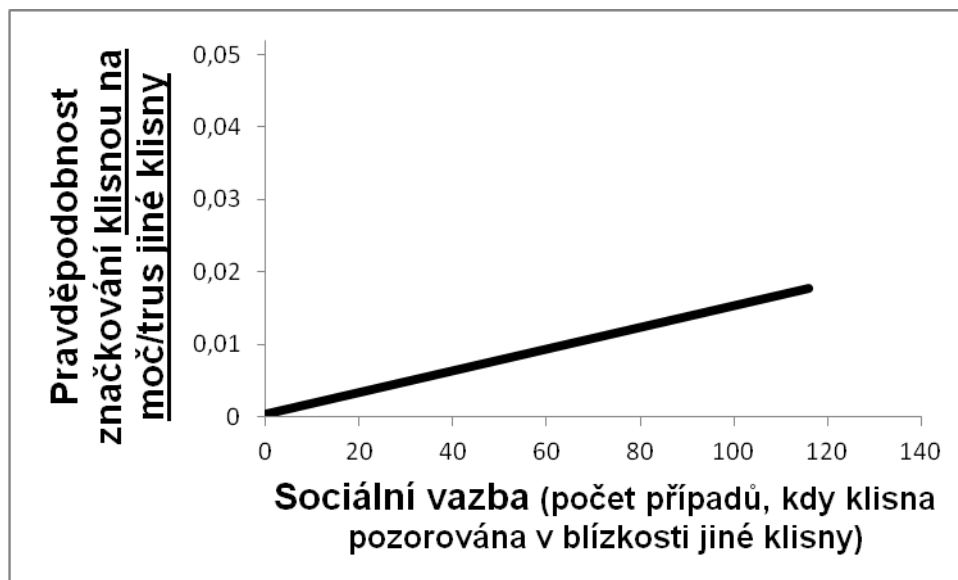


Obr. č. 8: Pravděpodobnost značkování klisnami harémových druhů v závislosti na přítomnosti hřebce ve stádě (LS MEANS ± SE)

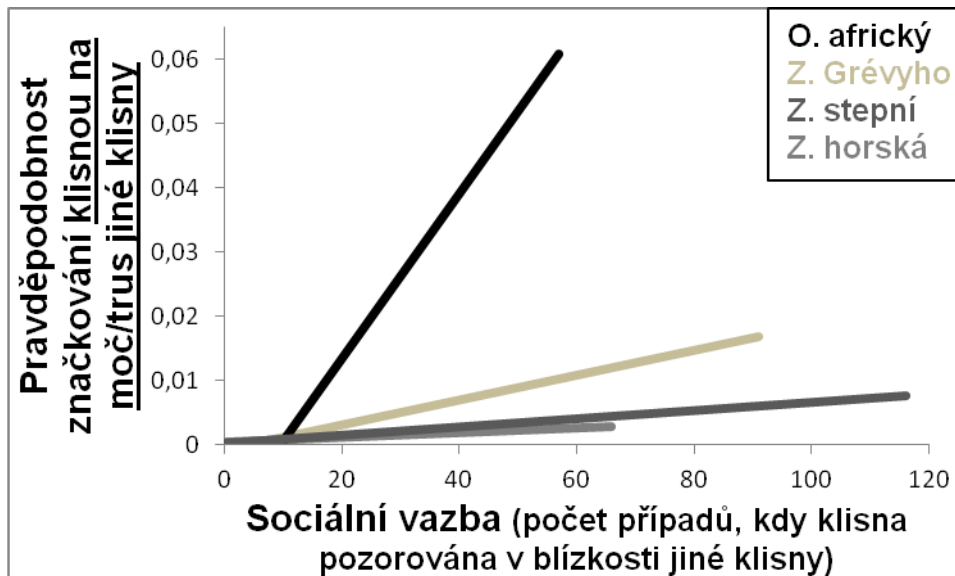
5.2.3. Podíl přeznačení zohledňující vztah mezi klisnami

Podíl přeznačení zohledňující individuální vztah jednotlivých klisen byl ovlivněn jejich „Sociální vazbou“ ($F = 6.05$; $df = 1, 264$; $p = 0.0145$) a zároveň však i druhem („Sociální vazba“*, „Druh“: $F = 10.23$; $df = 3, 264$; $p < 0.0001$). Další průkazný vliv měl „Druh“

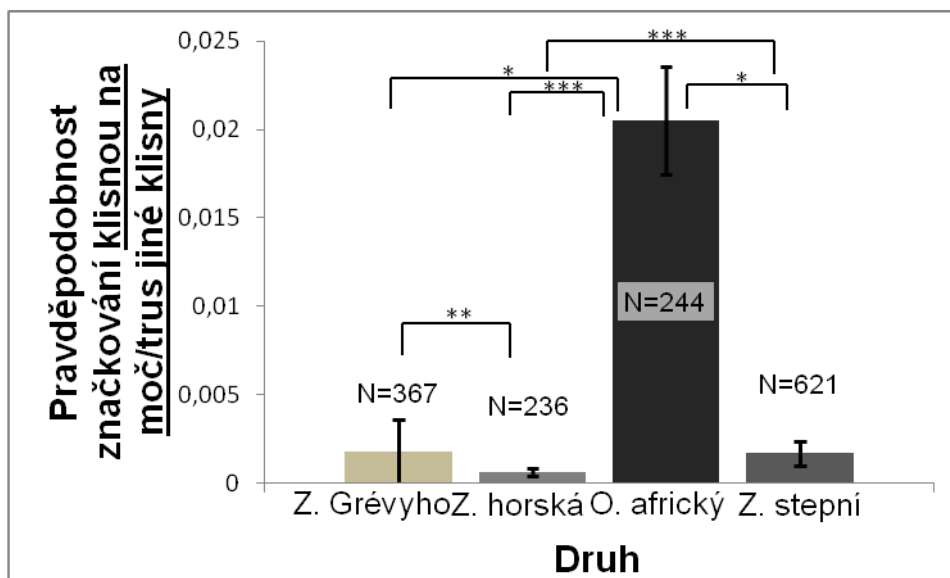
($F = 9.14$; $df = 3, 264$; $p < 0.0001$) a „Zoo“ ($F = 7.51$; $df = 4, 264$; $p < 0.0001$). Čím silnější byla sociální vazba mezi klisnami, tím častěji přes sebe značkowały (Obr. č. 9). Vliv tohoto faktoru byl průkazně vyšší u osla afrického než u zeber. Obdobně zebra Grévyho značkowała se zvyšující se sociální vazbou častěji než zebra horská. U zebry Grévyho však byla ještě nalezena tendence ($p = 0,0657$) značkovat se zvyšující se sociální vazbou častěji než zebra stepní (Obr. č. 10). Osel africký měl mezi klisnami vyšší podíl přeznačení než všechny druhy zeber. Zebra Grévyho se pak v podílu značkování klisen na moč/trus jiných klisen nelišila od zebry stepní, od zebry horské pak ano. Zebra stepní pak značkowała průkazně častěji než zebra horská (Obr. č. 11). Jiné faktory neměly na podíl přeznačení zohledňující individuální vztah jednotlivých klisen průkazný vliv, a to ani, v případě harémových druhů, „Dominanční vztah“ mezi nimi.



Obr. č. 9: Pravděpodobnost značkování klisnou na moč/trus jiné klisny v závislosti na sociální vazbě mezi nimi



Obr. č. 10: Pravděpodobnost značkování klisnou na moč/trus jiné klisny v závislosti na druhu*sociální vazbě mezi nimi



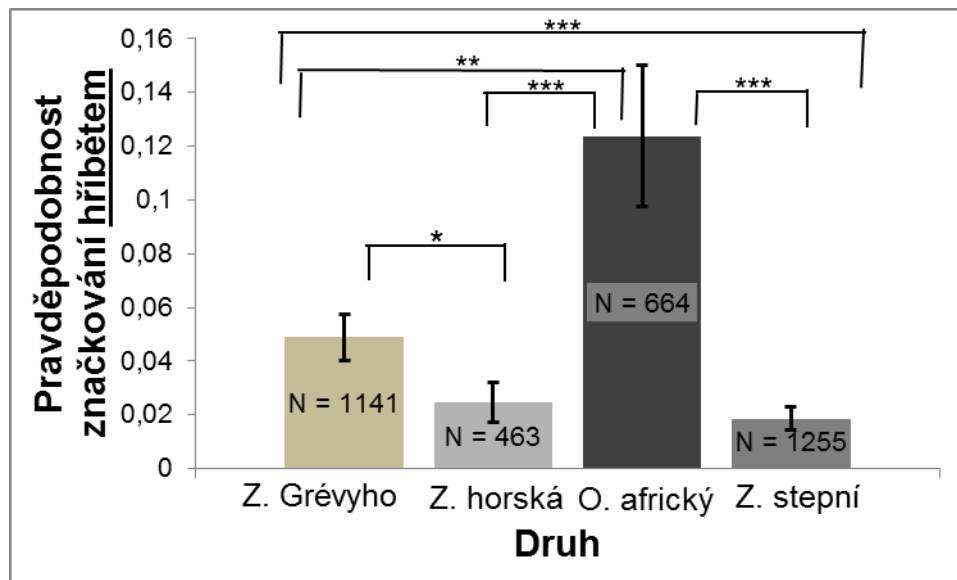
Obr. č. 11: Pravděpodobnost značkování klisnou na moč/trus jiné klisny v závislosti na druhové příslušnosti (LS MEANS ± SE)

5.3. Značkování - hříbata

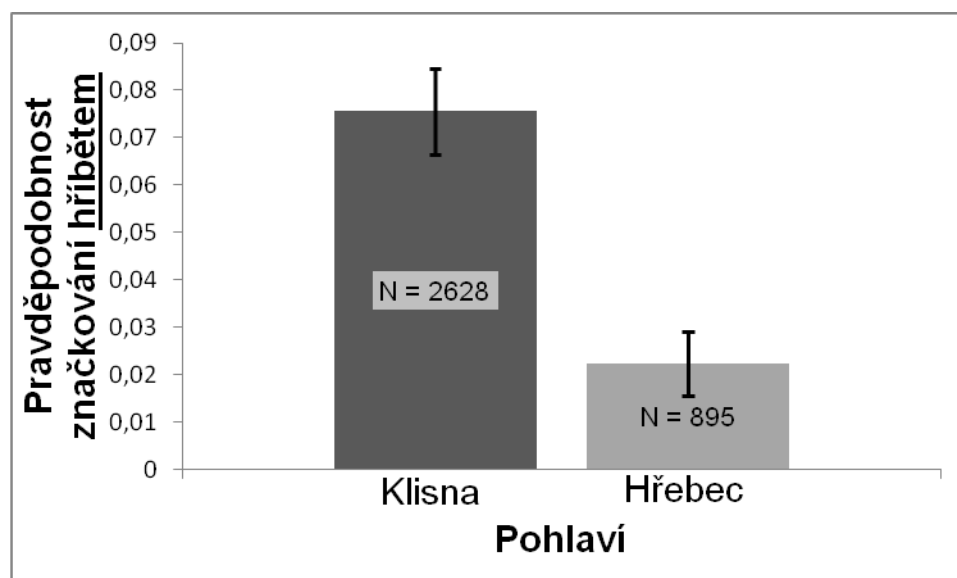
5.3.1. Po kom značkuje hříbě

Na proměnnou „Po kom značkuje hříbě“ měl průkazný vliv „Druh“ ($\chi^2 = 25.30$; $df = 3$; $p < 0.0001$), „Pohlaví“ ($\chi^2 = 15.62$; $df = 1$; $p < 0.0001$), „Typ vyměšování“ ($\chi^2 = 26.27$; $df = 1$; $p < 0.0001$) přeznačovaného zvířete a „Matka“ ($\chi^2 = 19.75$; $df = 1$; $p < 0.0001$) a „Matka“*„Druh“ ($\chi^2 = 10.64$; $df = 3$; $p = 0.0139$). Na hranici průkaznosti se potom

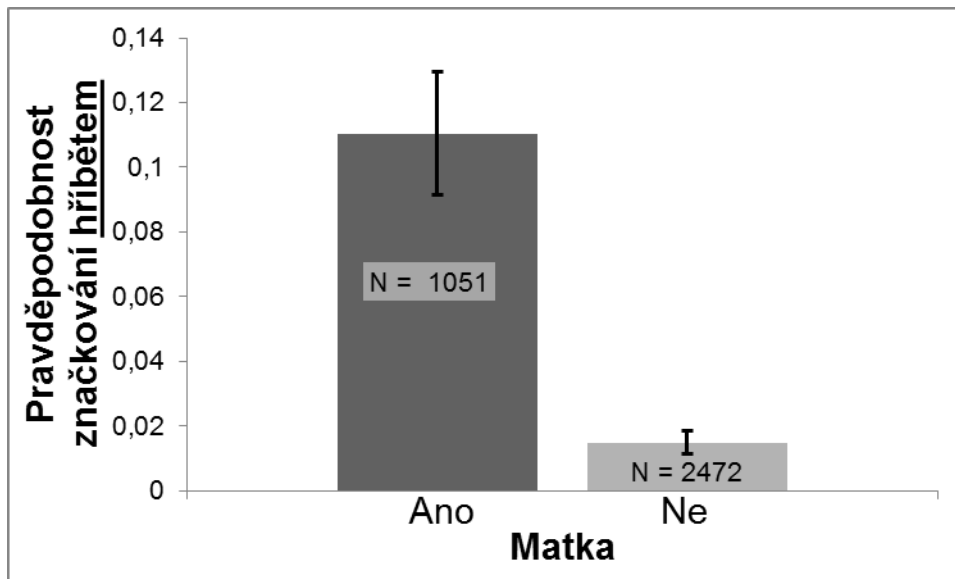
vyskytovala „Zoo“ ($\chi^2 = 7.90$; $df = 3$; $p = 0.0481$). Nejčastěji značkovala hřibata osla afrického, méně pak hřibata zebry Grévyho, nejméně pak hřibata zebry horské a stepní (Obr. č. 12). Hřibata značkovala více přes klisny (Obr. č. 13), což bylo logické, jelikož hřibata zároveň značkovala preferenčně přes své matky (Obr. č. 14). Vliv proměnné „Matka“ byl průkazný u všech sledovaných druhů (Obr. č. 15). Značkování vyvolala spíše moč než trus (Obr. č. 16). Jiné faktory neměly na značkování hřibětem průkazný vliv.



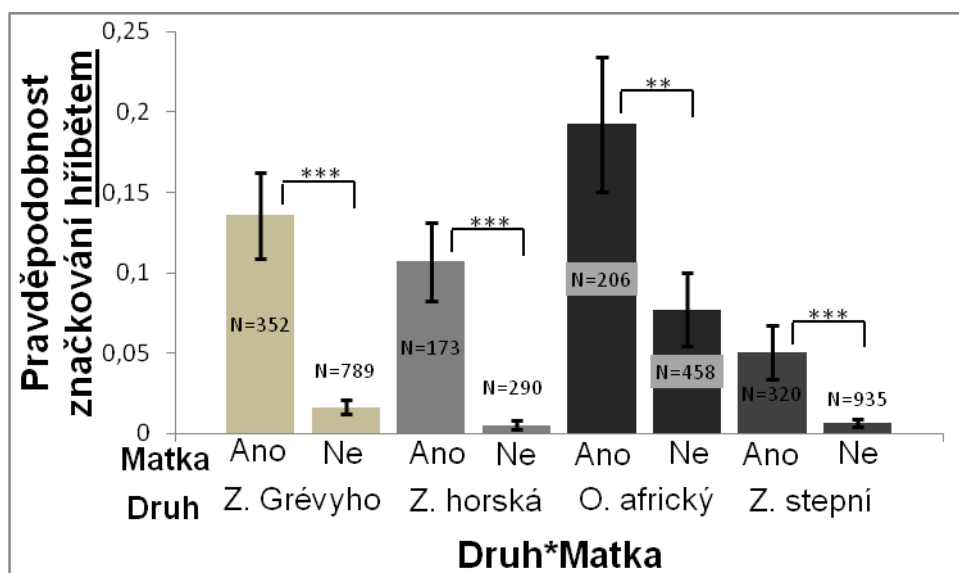
Obr. č. 12: Pravděpodobnost značkování hřibětem v závislosti na druhové příležitosti (LS MEANS ± SE)



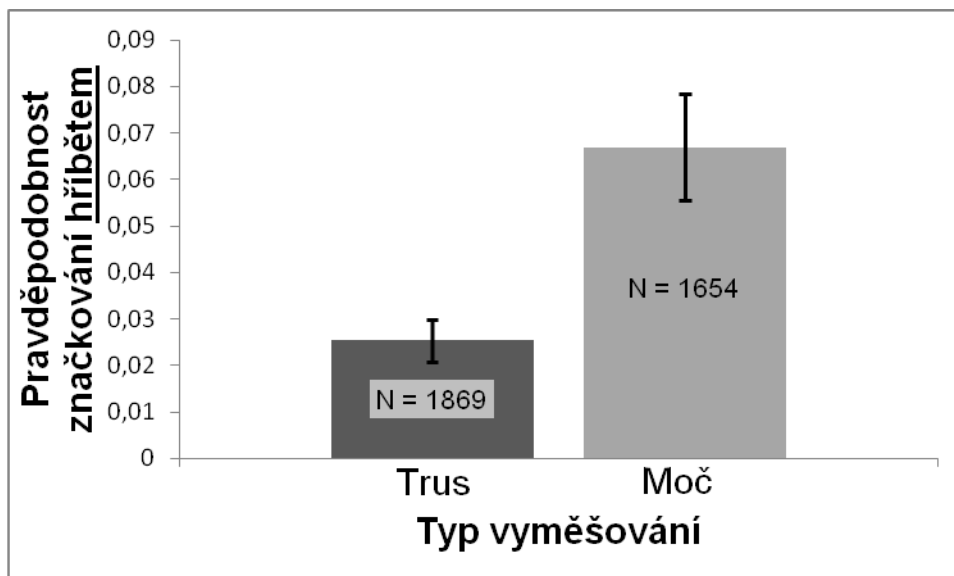
Obr. č. 13: Pravděpodobnost značkování hřibětem v závislosti pohlaví vyměšujícího zvířete (LS MEANS ± SE)



Obr. č. 14: Pravděpodobnost značkování hříbětem v závislosti na tom, zda vyměšující se zvíře je matka či cizí zvíře (LS MEANS ± SE)



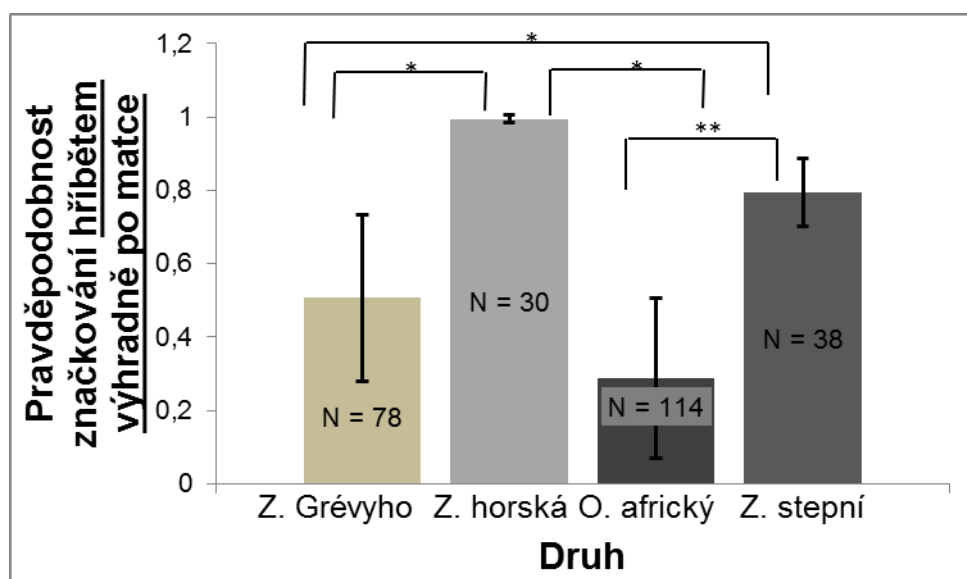
Obr. č. 15: Pravděpodobnost značkování hříbětem v závislosti na interakci druhu a na tom, zda vyměšující se zvíře je matka či cizí zvíře (LS MEANS ± SE)



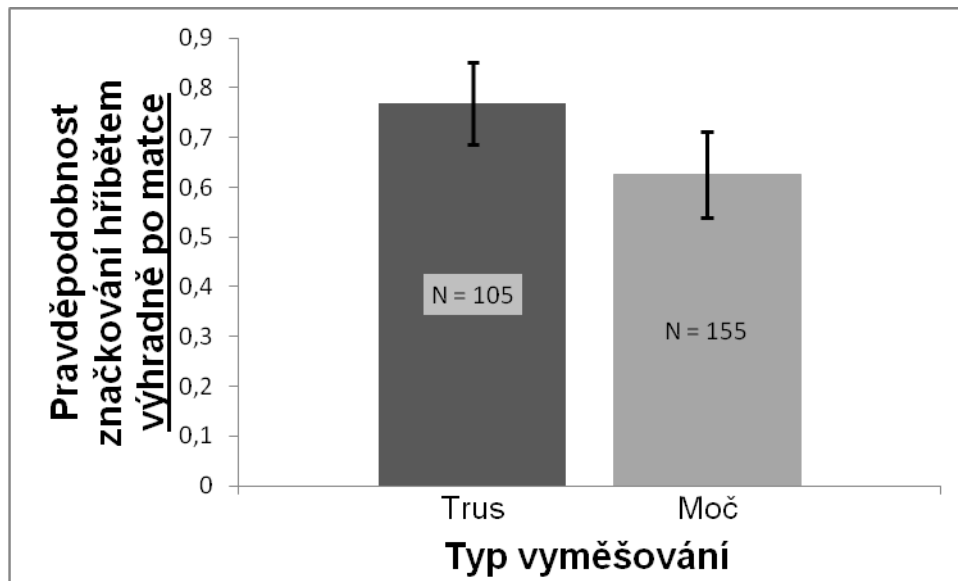
Obr. č. 16: Pravděpodobnost značování hříbětem v závislosti na typu vyměšování vyměšujícího se zvířete (LS MEANS ± SE)

5.3.2. Značování hříbětem výhradně po matce

Značování hříbětem výhradně po matce bylo ovlivněno „*Druhem*“ ($\chi^2 = 8.93$; $df = 3$; $p = 0.0302$) a také „*Typem vyměšování*“ ($\chi^2 = 3.71$; $df = 1$; $p = 0.0504$). Matku přeznačovala průkazně častěji hříbata zebry horské a stepní, než hříbata zebry Grévyho a osla afrického (Obr. č. 17). Značování tentokrát vyvolal spíše trus než moč (Obr. č. 18). Jiné faktory neměly na značování hříbaty výhradně na moč/trus matek průkazný vliv a to ani reprodukční stav matky tj. „*Říše*“ ani „*Pohlaví*“ značujícího hříběte.



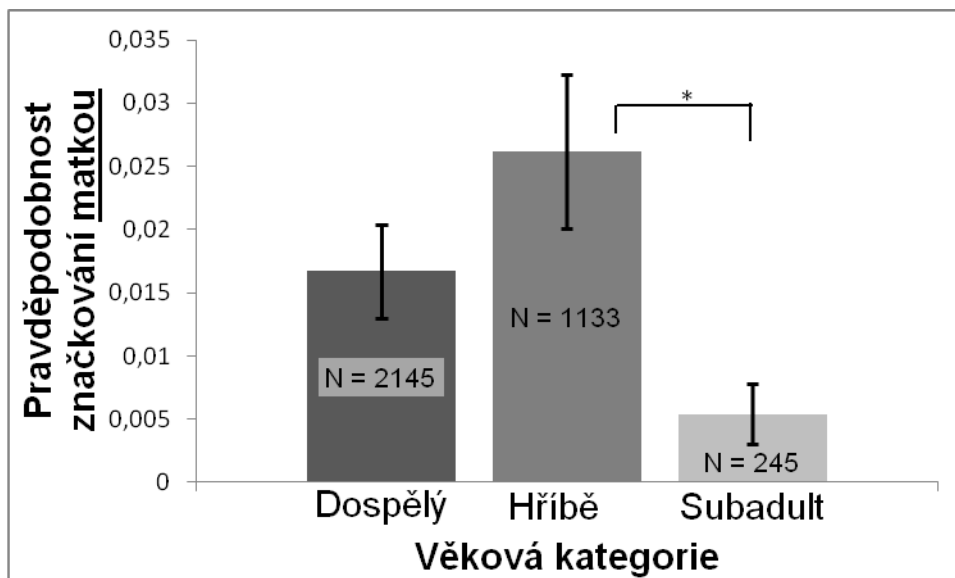
Obr. č. 17: Pravděpodobnost značování hříbětem výhradně po vlastní matce v závislosti na druhové příslušnosti (LS MEANS ± SE)



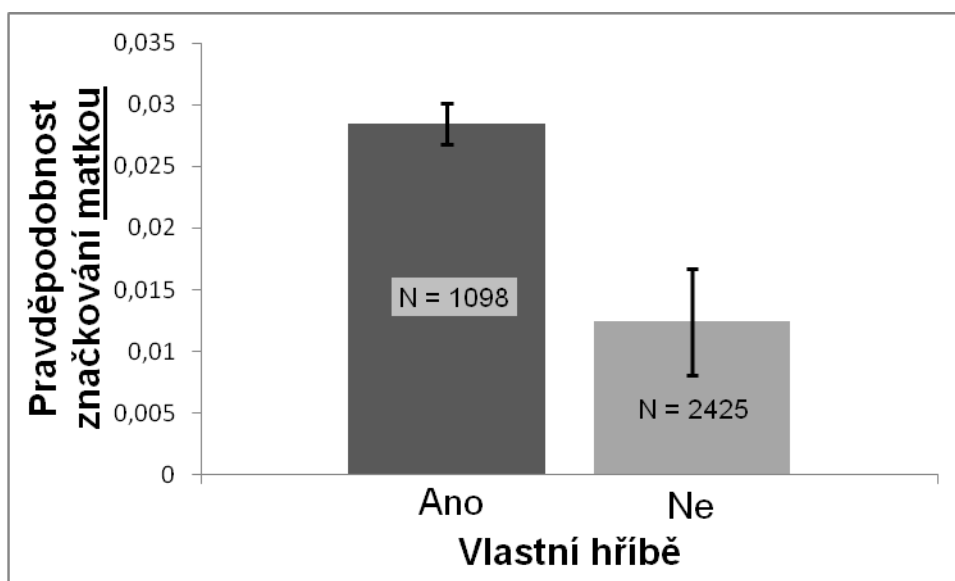
Obr. č. 18: Pravděpodobnost značkování hřibětem výhradně po vlastní matce v závislosti na typu vyměšování (LS MEANS ± SE)

5.3.3. Po kom značkuje matka

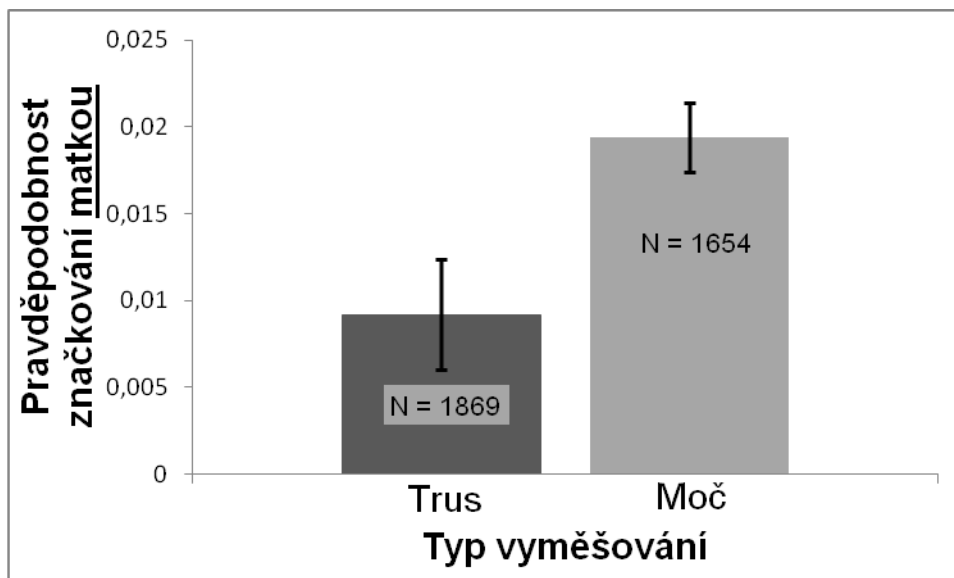
Samostatná analýza provedená pouze u laktujících klisen odhalila, že značkování matkou je průkazně ovlivněno „*Věkovou kategorií*“ ($\chi^2 = 10.02$; $df = 2$; $p = 0.0067$) přeznačovaného zvířete a jeho „*Typem vyměšování*“ ($\chi^2 = 11.27$; $df = 1$; $p = 0.0008$), „*Přítomností hřebce*“ ($\chi^2 = 12.59$; $df = 1$; $p = 0.0004$) ve stádě a proměnnou „*Matka*“ ($\chi^2 = 9.52$; $df = 1$; $p = 0.002$). Laktující klisny značkovaly průkazně více přes hřibata než subadulty (Obr. č. 19), zejména pak přes svá vlastní hřibata (Obr. č. 20). Značkování vyvolala spíše moč než trus (Obr. č. 21). Laktující klisny značkovaly častěji za nepřítomnosti hřebce ve stádě než v jeho přítomnosti (Obr. č. 22). Jiné faktory na značkování laktujících klisen neměly průkazný vliv.



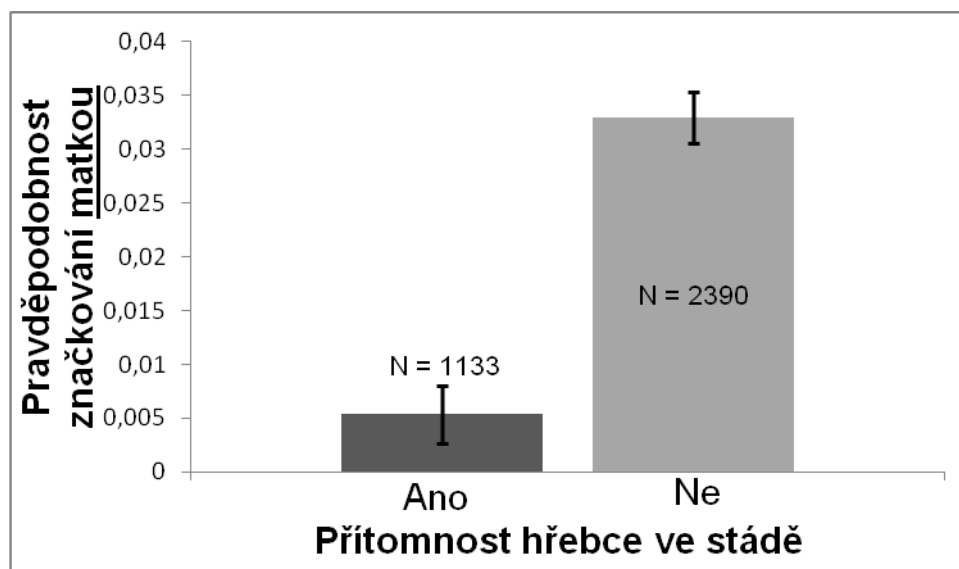
Obr. č. 19: Pravděpodobnost značkování matkou v závislosti na věkové kategorii vyměšujícího se zvířete (LS MEANS ± SE)



Obr. č. 20: Pravděpodobnost značkování matkou v závislosti na tom zda vyměšující se zvíře bylo vlastní hříbě, či cizí zvíře (LS MEANS ± SE)



Obr. č. 21: Pravděpodobnost značkování matkou v závislosti na typu vyměšování vyměšujícího se zvířete (LS MEANS ± SE)

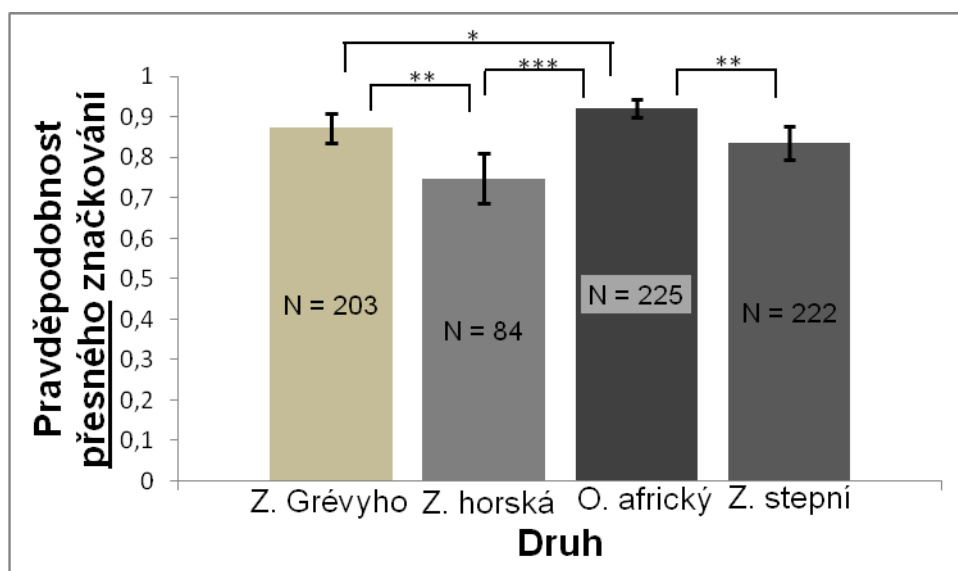


Obr. č. 22: Pravděpodobnost značkování matkou v závislosti na přítomnosti hřebce ve stádě (LS MEANS ± SE)

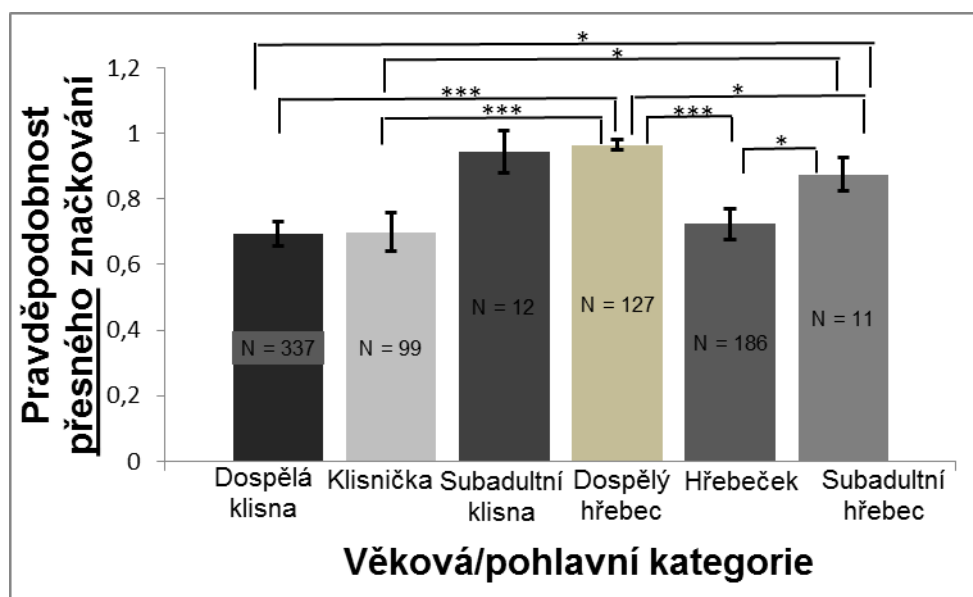
5.4. Přesnost značkování

Co se týče přesnosti značkování, ta byla ovlivněna průkazně „Druhem“ ($\chi^2 = 16.05$; $df = 3$; $p = 0.0011$), „Věkovou/pohlavní kategorií“ ($\chi^2 = 30.79$; $df = 5$; $p < 0.0001$) značkujícího zvířete a „Typem značkování“ ($\chi^2 = 11.73$; $df = 1$; $p = 0.0006$). Přesněji značkoval osel africký, méně přesně pak zebry, z nichž průkazně méně přesně značkovala zebra horská než zebra Grévyho (Obr. č. 23). Zbylé druhy se v přesnosti značkování nelišily. Pravděpodobnost

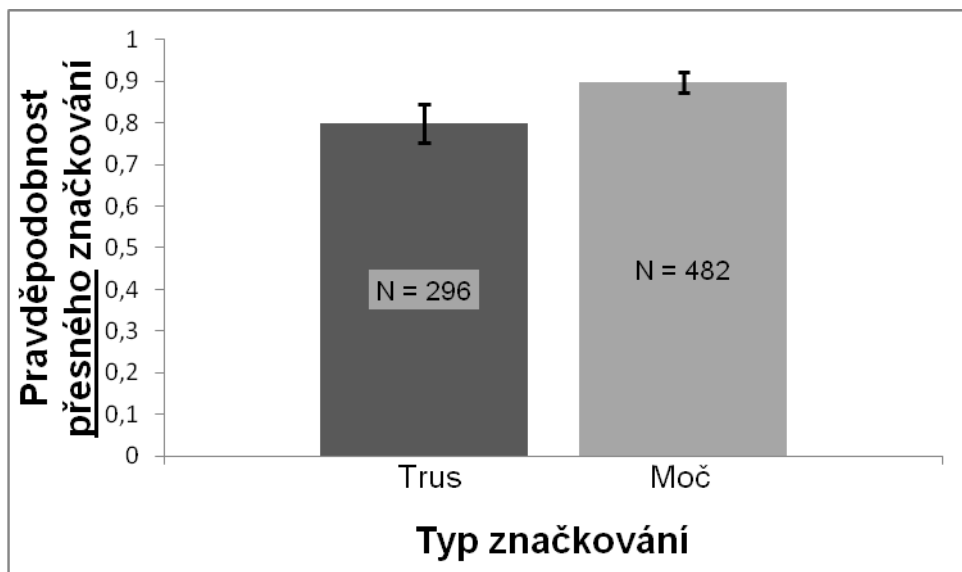
přesného značkování byla průkazně nejvyšší u dospělých hřebců, než u všech ostatních kategorií, kromě subadultních klisen, od kterých se hřelec v přesnosti značkování nelišil. Pravděpodobnost přesného značkování byla také vyšší u subadultních hřebců než u hříbat obojího pohlaví. Ostatní kategorie se průkazně nelišily (Obr. č. 24). Pravděpodobnost přesného značkování byla vyšší u značkování močí, než značkování trusem (Obr. č. 25). Jiné faktory neměly na přesnost značkování průkazný vliv.



Obr. č. 23: Pravděpodobnost přesného značkování v závislosti na druhové příslušnosti značujícího zvířete (LS MEANS ± SE)



Obr. č. 24: Pravděpodobnost přesného značkování v závislosti na věkové a pohlavní kategorii značujícího zvířete (LS MEANS ± SE)



Obr. č. 25: Pravděpodobnost přesného značkování v závislosti typu značkování (LS MEANS ± SE)

5.5 Shrnutí výsledků

5.5.1. Mezdruhové rozdíly

Tab. 2. Souhrn výsledků mezdruhových rozdílů ve značkování, OA – osel africký, ZG – zebra Grévyho, ZH – zebra horská, ZS – zebra stepní, šedě teritoriální druhy, černě – harémové druhy

Testovaná hypotéza	Analýza	Predikce	Vysvětlující proměnná	Výsledek
1.1 Hypotéza o sociální organizaci	Po kom značkuje hřebec	- mezdruhové rozdíly ve značkování budou větší mezi druhy s odlišnou sociální organizací než mezi druhy se stejnou sociální organizací	Druh nemá vliv	-
	Po kom značkuje klisna		Druh	OA, ZG > ZH, ZS
	Značkování u klisen harémových druhů		Druh nemá vliv	-
	Značkování klisen zohledňující individuální vztah mezi nimi		Druh*Sociální vazba	OA > ZG > ZH, ZS
	Po kom značkuje hříbě		Druh	OA > ZG, ZS > ZH
	Značkování hříbětem výhradně po matce		Druh	ZH, ZS > OA, ZG
	Po kom značkuje matka		Druh nemá vliv	-
	Přesnost značkování		Druh	OA > zebry ZG > ZH

5.5.2. Funkce značkování u koňovitých

Tab. 3. Souhrn výsledků testovaných hypotéz o funkci značkování u hřebců

Testovaná hypotéza	Analýza	Predikce	Výsledek
2.1.1 Hypotéza o obraně klisen	Po kom značkuje hřebec	- hřebec bude značkovat výhradně na moč/trus dospělých klisen - zejména říjných	Ne Ne
	Přesnost značkování	- značkování hřebcem bude přesné	Ano
2.1.2 Hypotéza o vytvoření familiérního pachu stáda	Po kom značkuje hřebec	- hřebec bude značkovat na moč/trus všech členů stáda	Ano
	Přesnost značkování	- značkování hřebcem bude přesné	Ano

Tab. 4. Souhrn výsledků testovaných hypotéz o funkci značkování u klisen

Testovaná hypotéza	Analýza	Predikce	Výsledek
2.2.1 Dominanční hypotéza	Značkování u klisen harémových druhů	- dominantní klisna bude značkovat častěji než submisivní	Ne
	Podíl přeznačení zohledňující vztah mezi klisnami	-dominantní klisna bude značkovat na moč/trus submisivní a ne naopak	Ne
	Přesnost značkování	-značkování klisnou bude přesné	Ne
2.2.2 Hypotéza o utváření sociálních vazeb mezi klisnami	Po kom značkuje klisna	- klisna bude značkovat průkazně více na moč/trus dospělých klisen než jiných zvířat	Částečně
	Podíl přeznačení zohledňující vztah mezi klisnami	- klisna bude značkovat častěji na moč/trus klisny, se kterou má těšnou sociální vazbu	Ano
	Přesnost značkování	- značkování klisnou nemusí být přesné	Ano

Tab. 5. Souhrn výsledků testovaných hypotéz o funkci značkování u hříbat

Testovaná hypotéza	Analýza	Predikce	Výsledek
2.3.1 Hypotéza o konfliktu rodiče a potomka	Po kom značkuje hříbě	-hříbě bude značkovat na moč/trus své matky	Ano
	Značkování hříbětem výhradně po matce	- zejména na moč/trus matky v říji -značkování na moč/trus matky bude častější u hřebečků než klisnišek	Ne Ne
	Po kom značkuje matka	-matka na moč/trus svého hříběte značkovat nebude	Ne
	Přesnost značkování	- značkování hříbětem bude přesné	Ne
2.3.2 Hypotéza o utváření sociální vazby mezi matkou a hříbětem	Po kom značkuje hříbě	- hříbě bude značkovat na moč/trus své matky	Ano
	Po kom značkuje matka	- matka bude značkovat na moč/trus svého hříběte	Ano
	Přesnost značkování	-značkování nemusí být nutně přesné	Ano

6. Diskuze

6.1. Mezdruhové rozdíly

Většina výsledků této práce ukazuje, že druhy teritoriální reagovaly značkováním na pachové signály (trus/moč) častěji než druhy harémové. Je tedy možné se domnívat, že pachová komunikace pomocí značkování ve většině případů odráží sociální organizaci daného druhu koňovitých (viz Tab. 2). Jak ukazuje příklad jiné studie (Policht et al. 2011), podobné výsledky byly zjištěny u koňovitých i v případě akustické komunikace. Teritoriální druhy – zebra Grévyho, osel africký a kiang totiž reagují na hlasové projevy jak příslušníků svého druhu, tak i jiných druhů častěji než harémové druhy (Policht et al. 2011). Logickým vysvětlením může být údajná neexistence dlouhotrvajících vazeb mezi jedinci těchto druhů a nepředvídatelnost pohybu jednotlivých zvířat (Klingel 1975). Komunikace na dálku, ať už v podobě pachových či zmíněných akustických signálů se tak podle mého názoru zdá být významným prostředkem k zprostředkování či udržování případného kontaktu, byť je často jen dočasný. Harémové druhy, kteří žijí v těsném společenství, naopak neměly dle výsledků potřebu odpovídat na tyto signály zase tak často, jelikož komunikace u nich může probíhat zřejmě snadněji pomocí vizuálních signálů či dotykem. Obdobně, u jiných kopytníků bylo zjištěno, že značkování není tolik časté u druhů, jejichž jedinci žijí v těsném kontaktu (Owen-Smith 1977). Vzhledem k faktu, že sociální uspořádání u koňovitých neodráží většinový konsensus fylogeneze (George & Ryder 1986; Oakenfull & Clegg 1998; Oakenfull et al. 2000; Krüger et al. 2005; Pohlová 2011) a znaky sociálního uspořádání, harém versus teritorium, dokonce nelze vůbec namapovat na jednotlivé větve kladogramu (Robovský, emailové sdělení), lze říci, že tendence ve značkování, která takto jasně odráží sociální život koňovitých, zřejmě nebude ovlivněna jejich fylogenetickou příslušností.

Má práce však v případě některých otázek odhalila rozdíly nejen mezi druhy teritoriálními vůči druhům harémovým, ale našla i rozdíly mezi oběma druhy teritoriálními. V případě značkování hříbaty a značkování klisnami na moč/trus jiných klisen zohledňující sociální vazbu mezi nimi, značkoval osel africký častěji než zebra Grévyho. Jak již bylo řečeno, sociální organizace neodráží fylogenezi koňovitých, a to ani v případě většinově přijímané shody (George & Ryder 1986; Oakenfull & Clegg 1998; Oakenfull et al. 2000; Krüger et al. 2005; Pohlová 2011), ani v případě novějších prací, které tento konsensus rozbíjejí (Orlando et al. 2009; Price & Bininda-Emonds 2009; Steiner & Ryder 2011). Navzdory tomuto faktu však nelze opomenout případný vliv fylogeneze. V časových

možnostech této práce bohužel nebylo možno případné zjištěné rozdíly ve značkování, či vyměšování, které mám také k dispozici, jakožto znaky namapovat na matici fylogenetických dat. Avšak rozdíl ve frekvenci značkování oslů afrických vůči všem druhům zeber může být vysvětlitelný i právě na základě fylogeneze. Osel africký je totiž v mnoha studiích považovaný za samostatnou větev příbuznou monofyletické skupině zeber (George & Ryder 1986; Oakenfull & Clegg 1998; Oakenfull et al. 2000; Pohlová 2011). Mezidruhové rozdíly by tak mohly být dány jak vlivem sociální organizace, tak vlivem fylogeneze. Na druhou stranu, vysvětlením nezohledňující fylogenezi, může být fakt, že hřebci osla afrického vytváří oproti zebře Grévyho mnohem větší teritoria pravděpodobně kvůli větší ariditě prostředí (Klingel 1974; 1977). Jedinci (včetně klisen a hříbat) jsou tak nuceni se pohybovat po mnohem větším území a je možné, že kontakty mezi nimi jsou díky tomu ještě více rozvolněné. Proto využívaly pachovou komunikaci častěji, než zebry Grévyho. Kromě toho, informace o chování v přirozeném prostředí u oslů afrických jsou velmi kusé (Moehlmann 2002), a je možné, že od zeber Grévyho se liší i v jiných rysech chování.

Přesnost značkování však nezapadala plně do vysvětlení „teritorium versus harém“. Osel africký se lišil vysokou přesností značkování od všech druhů zeber. Mezi zebrami se v přesnosti značkování lišila zebra Grévyho od zebry horské a nikoliv od stepní, které je dle mnoha studií blíže příbuzná (George & Ryder 1986; Oakenfull & Clegg 1998; Oakenfull et al. 2000; Pohlová 2011). Tento výsledek by mohl naznačovat fylogenetický podtext, avšak oba harémové – blížeji nepříbuzné druhy (viz předchozí citace) se nelišily. Mezidruhové rozdíly v přesnosti značkování by tak mohly být dány jak vlivem fylogeneze, tak v menší míře i vlivem sociální organizace. Naopak fylogenezi (většinovou shodu - George & Ryder 1986; Oakenfull & Clegg 1998; Oakenfull et al. 2000; Pohlová 2011) plně kopíroval pouze jeden výsledek, a to podíl značkování klisny na moč/trus jiné klisny. Tento výsledek by však mohl být ovlivněn nedostatečným množstvím dat pocházejícím jen z jedné sezony, jelikož značkování klisnou celkově na moč/trus všech zvířat zase naopak plně odráželo sociální organizaci daného druhu. Je určitě žádoucí, aby byl daný výsledek potvrzen či naopak vyvrácen na větším souboru dat.

Je s podivem, že na rozdíl od většiny ostatních analýz, nebyly mezidruhové rozdíly nalezeny u značkování hřebců. Dalo se předpokládat, že rozdíly budou patrné zejména u hřebců zeber Grévyho vůči hřebcům zebry stepní a horské. Nicméně například Linklater (2000) tvrdí, že hřebci teritoriálních druhů také primárně chrání skupinu klisen spíše než jiné

zdroje. To potvrzuje myšlenku několika autorů, že rozdíly mezi oběma typy sociálního uspořádání jsou dány spíše vztahem mezi klisnami, než vztahem mezi hřebcem a klisnou (Rubenstein 1986; Linklater 2000).

Pro lepší porozumění mezidruhovým rozdílům ve značkování by však bylo potřeba v budoucnu zahrnout pozorování značkování i u dalších druhů koňovitých – koně domácího, Převalského, kianga a zejména osla asijského, u něhož existují rozporuplné důkazy o typu sociálního uspořádání (Klingel 1977; Feh et al. 1994).

6.2. Funkce značkování u koňovitých

6.2.1. Funkce značkování u hřebců

Výsledky mé magisterské práce nepotvrdily hypotézu mnoha autorů, že značkování slouží hřebci pro zamaskování informace o reprodukčním stavu klisen a tak k jejich obraně před krádežemi jinými hřebci (Trumler 1958; Tyler 1972; Feist & McCullough 1976; Turner et al. 1981; Kimura 2000, 2001). Hřelec nevykazoval žádnou preferenci pro dospělé klisny, tj. neznačkoval na trus/moč dospělých klisen, a to ani říjných, průkazně více než na trus/moč jiných členů stáda. Ostatně preference výhradně pro dospělé říjící klisny nebyla pozorována ani v dalších studiích (Klingel 1967; Tyler 1972; Feist & McCullough 1976; Penzhorn 1984).

Hřelec naopak značkoval na trus/moč všech jedinců svého stáda bez ohledu na jejich věkovou či pohlavní příslušnost, což podporuje spíše hypotézu, že značkování hřebcovi pomáhá vytvářet familiérní pach skupiny a to zřejmě za účelem zvyšování její soudržnosti (Oom & Reis 1986; King & Gurnell 2007). Jednotný pach může být utvořen zpravidla přesným překrytím předchozích značek jedním zvířetem (Ferkin & Pierce 2007). Hřebci dle výsledků značkovali přesně téměř bez výjimky (viz Obr. č. 24). To, že hřelec značkoval na moč/trus všech jedinců stáda, je logické, jelikož u zebry stepní bylo pozorováno, že v případě nebezpečí ať už se strany jiných soků (Rubenstein & Hack 2004), tak predátorů, chrání nejen klisny, ale všechny členy skupiny (Klingel 1967). Pro hypotézu o soudržnosti stáda může svědčit i to, že značkování hřebcem klesalo s velikostí skupiny. U koní domácích a zebor horských mají větší skupiny nižší soudržnost a vyšší tendenci se rozpadat (Berger 1977; Penzhorn 1979). Udržování soudržnosti stáda hřebcem pomocí vytváření familiérního pachu může být podle mého názoru velmi výhodné zejména při migracích či setkání většího počtu skupin např. u napajedel. Bylo pozorováno, že hřelec koně domácího se v takovýchto případech vždy snažil aktivně udržovat svou skupinu odděleně od jiných (Oom & Reis 1986).

Je možné, že vytváření a neustálé obnovování familiérního pachu stáda může mít zásadní význam pro udržení jeho struktury u harémových druhů i po případné smrti hřebce, kdy skupina zpravidla zůstane pohromadě a nerozpadne se (Klingel 1967; Simpson et al. 2012). Je samozřejmě otázkou, nakolik je tato soudržnost dána vazbami mezi klisnami (Cameron et al. 2009), ale je možné, že právě i familiérní pach k tomu může přispívat. Familiérní pach skupiny může být užitečný i pro snadnější rozpoznávání jejích členů (Ferkin & Pierce 2007). To může mít význam pro samotného hřebce, který se u koní domácích a zeber horských občas vzdaluje od stáda např. kvůli vyzývacím rituálům vůči nezvaným sokům (Feist & McCullough 1976; Penzhorn 1979). Je možné, že pomocí takto přeznačených pachových stop je schopen poté stádo znovu bezpečně nalézt.

Je velmi zajímavé, že hřebci všech druhů vykazovali podobné charakteristiky, tzn., že i hřelec zebry Grévyho značkoval na trus/moč všech jedinců stáda včetně hříbat i subadultních jedinců. A to, i přestože ve volné přírodě dlouhodobá společenství v podobě stád tento druh kvůli nepředvídatelnosti ekologických podmínek nevytváří (Klingel 1974; Becker & Ginsberg 1990). Nicméně u zeber Grévyho bylo občas přece jen pozorováno, že říjící klisna, či laktující klisna s hříbětem, někdy dokonce i několik klisen, zůstávají dočasně – podle podmínek prostředí někdy až několik týdnů či měsíců, v teritoriu hřebce (Klingel 1977; Rubenstein 1986; Becker & Ginsberg 1990; Sundaresan et al. 2007 b). Tento fenomén byl dříve vysvětlován vyšší potřebou klisen být v dosahu vodního zdroje kvůli kojení (Klingel 1977). Nicméně novější výsledky ukazují, že takováto asociace s hřebcem může poskytovat ochranu před násilným pářením jinými hřebci (Sundaresan et al. 2007 b). Hřelec se klisny, včetně jejich hříbat, snaží aktivně uvnitř svého teritoria udržovat. Často také hlídá hříbata v tzv. školkách, v případě, že jejich kojící matky jsou nuceny vyhledat vzdálenější vodní zdroj. Hřelec hříbata v těchto školkách, což jsou uskupení několika hříbat, aktivně brání před nebezpečím (Sundaresan et al. 2007 b). Hříbata dokonce nemusí být ani jeho vlastní, samčí infanticida se u těchto druhů nevyskytuje (Rubenstein 1986; Pluháček et al. 2006). Je možné, že značkování pomáhá hřebci zebry Grévyho vytvořit familiérní pach takto dočasně utvořené skupiny a alespoň načas ji udržet. Taková to asociace může být velmi výhodná i pro hřebce, kteří tak možná mohou zvyšovat svůj reprodukční úspěch (Klingel 1977; Becker & Ginsberg 1990).

Značkování hřebcem vyvolala častěji moč než trus. To může být vysvětleno tím, že moč obsahuje více těkavých substancí (Kimura 2001) a značujícího tak pravděpodobně více

láká (Turner et al. 1981). Značkování hřebcem zejména na moč bylo zaznamenáno i v dalších studiích – u zebry stepní a koně domácího (Kimura 2000; Stahlbaum & Houpt 1989). Je samozřejmě možné, že značkování na moč/na trus, nebo naopak značkování močí/trusem může být využíváno v jiném kontextu (Boyd a Houpt 1994). Dle výsledků také zvířata značkují přesněji, pokud značkují močí než trusem (Obr. č. 25). Nicméně toto zjištění nebylo předmětem mé práce a vzhledem k faktu, že se jedná v podstatě o pilotní studii a zajímali mne tak spíše obecné trendy.

U některých druhů savců může mít značkování prokazatelně více funkcí (Ferkin & Pierce 2007). Nelze tak na základě výsledků mé práce vyloučit, že hřbec může používat značkování pro vytvoření familiérního pachu stáda, ale zároveň jej může užívat třeba i pro účely obhajoby teritoria u teritoriálních druhů (Klingel 1974) či dominantního postavení při setkávání s potencionálními soky u druhů harémových (Turner et al. 1981) – viz literární rešerše. Toto samozřejmě není možno „na živo“ v zoologické zahradě testovat. Pro testování těchto hypotéz by byl potřeba spíše experiment v podobě předkládání vzorků trusu nebo moči jiných hřebců, který by sloužil ke zjištění, zda hřebci tento trus/moč přeznačkují. V případě teritoriálních druhů by navíc bylo vhodné doplnit údaje pozorováním většího vzorku hřebců zebry Grévyho a i hřebců oslů afrických, kteří bohužel ve sledovaných stádech nebyli k dispozici.

6.2.2. Funkce značkování u klisen

Výsledky magisterské práce nepodpořily hypotézu o funkci značkování u klisen jakožto prostředku k demonstraci či dosažení dominantního postavení. Dominantní klisny harémových druhů neznačkovaly častěji a také striktně nepřeznačovaly moč/trus submisivních klisen. Naopak klisny značkovaly zejména na moč/trus svých kamarádek a značkovaly také s velkou mírou nepřesně (Obr. č. 24), což zřejmě umožňuje přetrvání pachů obou zvířat v prostředí a může sloužit jako signál o tom, že obě zvířata mají mezi sebou nějaký vztah (Ferkin & Pierce 2007). Tyto výsledky naznačují, že značkování má u klisen zřejmě význam pro utvoření či udržování sociální vazby mezi nimi. Využívání pachových signálů v případě sociálních vazeb bylo zjištěno také např. i u primátů (Snowdon et al. 2006).

Sociální vazby mezi klisnami hrají zásadní roli pro koňovité (Cameron et al. 2009). Jelikož však nejsou dány příbuzenskými vztahy, vyžadují časté utužování (Rubenstein 1986). Dle mých výsledků klisny teritoriálních druhů značkovaly se zvyšující se sociální vazbou

častěji, než klisny harémových druhů. To je sice trochu neintuitivní, jelikož tvorba trvalých vazeb nebyla u klisen teritoriálních druhů pozorována (Klingel 1974, 1977). Nicméně u zebry Grévyho, osla asijského a zdivočelých domácích oslů se ví, že pokud to ekologické podmínky dovolí (např. krátkodobý výskyt bohaté pastvy), klisny mají přeci jen tendenci alespoň dočasné svazky utvořit (Moehlman 1998; Rubenstein et al. 2007; Sundaesan et al. 2007 a). Informace ze zajetí také poukazují na to, že např. osel domácí vykazuje preferenci pro tvorbu partnerství (Proops et al. 2012). Většina harémových druhů koňovitých používá pro demonstraci sociální vazby vzájemné čištění (Kimura 1998). Čím silnější je vazba mezi dvojicemi klisen, tím častější je vzájemné čištění (Van Dierendonck 2009). Avšak u druhů teritoriálních se vzájemné čištění prakticky nevyskytuje (Kimura 2000; Pagan et al. 2009) a zvířata tak nemají příliš možností, jak dát případnou sociální vazbu najevo. Značkování by tak zřejmě mohlo sloužit jako náhrada za tento typ přátelského chování, a proto klisny teritoriálních druhů značkovaly se zvyšující se sociální vazbou častěji, než klisny harémových druhů. Je také známo, že harémové klisny, jež spolu žijí pohromadě dlouhodobě, nemají častou potřebu si přátelství dávat najevo (Rubenstein 1986), proto je logické, že neznačkovaly tak často. Spřáteleným klisnám teritoriálních druhů vyšší využívání pachových značek, které přetrvávají v prostředí delší dobu (Hart 1987), možná také umožňuje zůstat v kontaktu alespoň na dálku, pokud se pastva rozvolní a není již možno udržovat kontakt přímý. Také se možná pomocí značek mohou v případě zlepšení podmínek znovu vyhledat. Domnívám se, že tato alespoň dočasně trvající asociace může mít velký význam z antipredačních důvodů nebo může sloužit jako ochrana proti násilnému páření hřebci, jak bylo zjištěno u harémových druhů (Cameron et al. 2009). Jsem si vědoma toho, že rozdíl mezi zebrou Grévyho a zebrou stepní vykazoval pouze tendenci k průkazné odlišnosti, ale domnívám se, že tento fakt byl způsoben spíše nedostatečným množstvím dat pocházejícím jen z jedné sezony. Je určitě žádoucí, aby byly zjištěné výsledky potvrzeny dlouhodobějším pozorováním.

Dle zjištěných výsledků klisny sice neznačkovaly čistě jen na moč/trus jiných klisen, i když je preferovaly před určitými kategoriemi zvířat (Obr. č. 4). Tento výsledek však nemusí nutně snižovat relevanci hypotézy o sociálních vazbách mezi klisnami, neboť značkování na moč/trus klisen bylo zároveň ovlivněno jejich reprodukčním stavem. Klisny preferovaly při značkování spíše nelaktující kolegyně. Laktace má totiž velký vliv na charakter sociálních vazeb (Becker & Ginsberg 1990; Fischhoff et al. 2007). Laktující klisny mají zpravidla tendenci k separaci od stáda a k rozvolnění vazeb s jinými dospělými klisnami, např. u klisen

koně domácího v laktaci klesá míra vzájemného čištění s jinými klisnami. Tento jev může být vysvětlen snahou vytvořit dočasně užší vazbu s vlastním hříbětem (Van Dierendonck et al. 2004), což plně zapadá do výsledků zjištěných u hříbat a matek. Klisny dále také často značkowały nejen na moč/trus jiných klisen, ale v jistém směru i subadultních hřebců. U zeber stepních bylo pozorováno, že subadultních hřebci zůstávají ve stádě poměrně dlouho (Rubenstein 1994), což by mohlo vysvětlovat, proč jejich moč/trus na rozdíl třeba od subadultních klisen byl také častěji přeznačován. Klisny také často preferovaly při značkování moč/trus klisniček. Je známo, že odchod z rodného stáda není u koňovitých vždy tak jednoznačný (Simpson et al. 2012). Některé klisničky u zebry stepní, v případě, že jejich otec již v daném stádě např. z důvodu úmrtí není, přece jen zůstávají a jsou dospělými klisnami tolerovány (Simpson et al. 2012). Možná proto také často přeznačowały často jejich moč/trus.

Co se týče dílčích výsledků, značkování klisen dále vyvolala spíše moč než trus, pravděpodobně ze stejných důvodů jako je uvedeno u hřebců. Na značkování měla také vliv zoologická zahrada, avšak tento výsledek je zřejmý artefakt různého druhového složení v jednotlivých zahradách. Ne ve všech zahradách byly k dispozici všechny sledované druhy koňovitých (viz Tab. 1). Je proto logické, že pokud v některé zoologické zahradě převažowały např. druhy teritoriální, že se potom v dané zoo značkování vyskytovalo častěji. Nelze samozřejmě vyloučit určité odchylky vyplývající např. z odlišného složení stád v jednotlivých zahradách, avšak právě díky zahrnutí proměnné „Zoo“ do analýz byl tento fakt statisticky ošetřen. Značkování klisen bylo dále ovlivněno sezónou. To může být vysvětlitelné změnami ve složení stád, anebo absencí hřebců v některých stádech v určité sezóně (viz Tab. 1). Z výsledků je vidět, že právě přítomnost hřebce ve stádě měla vliv na značkování klisen harémových druhů. Je známo, že klisny koní domácích ve stádech bez hřebců věnují více času interakcím s jinými členy stáda např. v podobě vzájemného čištění (Sigurjónsdóttir et al. 2003). A to asi proto, že absencí hřebce chybí právě spojovací článek, který přispívá k integritě stáda (Klingel 1967). Klisny harémových druhů dále dle výsledků značkowały spíše močí než trusem, podobně jako bylo např. zjištěno v práci Kimury (2000) u zebry stepní, pravděpodobně znovu kvůli vyššímu obsahu těkavých substancí (Kimura 2001).

Věřím, že zjištěné výsledky o významu značkování v sociálních vazbách mezi jedinci by mohly mít, po doplnění další sezonou pozorování a tak ověřením na větším souboru dat, praktické využití v chovu v zajetí, např. v podobě manipulace s pachovými klíči v případě

introdukce nového zvířete do skupiny. Velmi zajímavé by bylo v budoucnu také zjistit, trus/moč jakých jedinců preferují při značkování subadultní jedinci. Bohužel ve sledovaných stádech jich bylo k dispozici málo a dat o jejich značkování také, ačkoli drtivá většina jejich značkování byla přesná (viz Obr. č. 24.). Přesným značkováním přetrvává v prostředí přednostně jejich pach, což by mohlo mít význam pro lákání opačného pohlaví (Ferkin & Pierce 2007), a to zejména ve světle faktu, že např. v případě zebry horské subadultní jedinci opouštějí stádo a občas také potom tvoří smíšené skupiny obou pohlaví (Rasa & Loyd 1994).

6.2.3. Funkce značkování u hříbat

Výsledky této práce nepotvrdily Triversovu (1974) hypotézu o konfliktu rodiče a potomka. Hříbě sice značkovalo preferenčně na moč/trus své matky, nicméně to samé dělala i matka. Hříbě také vůbec nevěnovalo pozornost matčinu reprodukčnímu stavu, tj. neznačkovalo více na moč/trus říjící matky. Pohlaví (Clutton – Brock 1991), stejně tak jako věk (Crowell-Davies & Houpt 1985) hříběte nehrál při značkování výhradně na moč/trus matky žádnou roli. Hříbě také neznačkovalo vždy přesně, tzn., že se nesnažilo předchozí pach moči/trusu nijak zakrýt. Naopak hříbě vykazovalo velkou míru nepřesného značkování (Obr. č. 24), pravděpodobně ze stejného důvodu, jako je uvedeno u klisen.

Výsledky mé práce tedy spíše nasvědčují tomu, že značkování slouží hříbatům a stejně tak jejich matkám jako jeden z prostředků, jak utvořit či demonstrovat sociální vazbu mezi hříbětem a matkou. Mláďata koňovitých lze klasifikovat jako tzv. „následující“ (followers) (Lent 1974). Hříbě musí být proto hned od prvních okamžiků života schopno matku následovat, rozeznat ji a musí se tak mezi nimi vytvořit silná sociální vazba (French 1988). Pokud nedojde k vytvoření dostatečně silné vazby mezi matkou a hříbětem, je hříbě např. u koní domácích vystaveno zvýšenému nebezpečí predace či infanticidy (Berger 1977). Zásadní vliv na vytvoření této vazby a rozpoznávání matky a hříběte mají u koňovitých právě pachové signály (Wolski et al. 1980; Crowell-Davies & Caudle 1989) a je tak vysoce pravděpodobné, že v podobném směru by mohlo fungovat i značkování. Tendence hříbat značkovat často na moč/trus matky byla totiž zaznamenána i v jiných studiích (Tyler 1972; Klingel 1974; Moehlman 1998)

Proces vzniku vazby mezi matkou a hříbětem u koní domácích je rychlejší u matek, než u hříbat (Houpt 2002). Hříbata jsou také při iniciaci kontaktů s matkou mnohem aktivnější, než matka sama (French 1998). To by možná mohlo vysvětlovat, proč tendence

matek značkovat na moč/trus vlastních hříbat nebyla oproti mým výsledkům zjištěných u hříbat tak jednoznačná. Matky značkovaly častěji na moč/trus hříbat, avšak s rozdílem jen oproti subadultním jedincům. Subadulti obou pohlaví by s vysokou pravděpodobností brzy stádo opustili (Klingel 1967), proto je logické, že laktující klisna si jich při značkování „nevšímala“. Značkování na moč/trus hříbat naopak nebylo u matek rozdílné vůči dospělým zvířatům. Tento výsledek by mohl ukazovat, že matka se v době laktace snaží udržovat sociální kontakt přeci jen i s jinými (dospělými) členy stáda, než jen se svým hříbětem. Značkování bylo u laktujících klisen dále také ovlivněno přítomností hřebce ve stádě. U zeber stepních se ví, že klisny jsou ve stádech bez hřebců ostražitější (Simpson et al. 2012). A to asi proto, že absencí hřebce ve stádě chybí jeho hlavní ochránce (Klingel 1967). Obzvláště laktující klisny, které musí ochraňovat svá hříbata, by měly mít vyšší zájem na tom, utužovat sociální kontakt s jedinci ve stádě například právě značkováním, zejména pokud není hřelec přítomen. Je velmi zajímavým výsledkem, že značkování u laktujících klisen nebylo ovlivněno druhovou příslušností. Matky jsou zřejmě „zanepřázdňeny“ svým hříbětem u všech druhů stejně a míra značkování byla proto u nich podobná.

Druhovou příslušností naopak bylo výrazně ovlivněno značkování u hříbat. Hříbata teritoriálních druhů značkovala obecně častěji, než hříbata druhů harémových, ale naopak míra značkování hříbat výhradně na moč/trus matky byla nižší u druhů teritoriálních než u harémových. To může být vysvětlitelné větší samostatností hříbat teritoriálních druhů. Bylo zjištěno, že hříbata zebry Grévyho jsou dříve nezávislejší na své matce, dříve přijímají pevnou potravu oproti jiným druhům koňovitých a jsou často ponechávána „o samotě“ v již zmíněných školkách (Becker & Ginsberg 1990). Tvorba školek nebyla zjištěna u druhů harémových (Rubenstein 1986). U oslů domácích byla navíc pozorována i separace matky a hříběte po dobu říje matky (Woodward 1979). Hříbata jsou po dobu separace od matky nucena interagovat i s jinými jedinci, zejména s dalšími hříbaty, proto také zřejmě značkovala obecně častěji a nebyla striktně omezena jen na moč/trus matky na rozdíl od druhů harémových.

Značkování, podobně jako u hřebců a klisen, vyvolala u hříbat a matek znovu spíše moč, zřejmě ze stejných důvodů jako je uvedeno výše. Avšak značkování přes matku vyvolal naopak spíše trus. Tento výsledek může být zdůvodněn tím, že hříbata jsou často koprofagická a mohou tak přednostně přistupovat k trusu jako k potencionálnímu zdroji potravy (McGreevy & Rogers 2005). Trus však také na rozdíl od moči obsahuje informace o

identitě jedince (Kimura 2001). Možná, že právě díky pachu trusu se tak hříbě učí rozeznávat svou matku a přeznačkováním pak dává jasně najevo právě svou příslušnost k dané matce.

Zjištění, že značkování a pach trusu a moči by mohl mít význam pro utvoření vazby mezi matkou a hříbětem, by mohlo mít, samozřejmě po ověření experimentem, jistě velký význam pro praktické využití při chovu koňovitých v zajetí. Ačkoli odmítnutí hříběte matkou není u koňovitých příliš častým jevem, může přece jen nastat zejména u prvorodiček (Grogan & McDonnell 2005). Manipulace s pachovými klíči by možná mohla mít pozitivní vliv na stimulaci mateřského chování ať už u problémové klisny, či u náhradní matky.

7. Závěr

Značkování se liší mezi druhy afrických koňovitých a ve většině případů odráží sociální organizaci daného druhu. Tento výsledek se týká zejména značkování klisen a značkování hříbat výhradně po vlastní matce. Obdobný výsledek je patrný i u značkování klisen na moč/trus jiných klisen zároveň v závislosti na jejich sociální vazbě a u značkování hříbat, i když v těchto případech lze v menší míře uvažovat i o vlivu fylogeneze. Naopak přesnost značkování a hlavně pak značkování klisen na moč/trus jiných klisen dle výsledků spíše odráží právě fylogenetickou příbuznost jednotlivých druhů, avšak jednoznačný závěr lze učinit až po ověření větším souborem dat.

Co se týče funkce značkování, lze na základě výsledků obecně říci, že značkování u koňovitých zřejmě nemá hlavní funkci v překrývání pachu předchozího zvířete, jak se dosud předpokládalo, ale má velmi zásadní význam v sociálních interakcích. Hřebci slouží značkování nejspíše pro utvoření familiérního pachu stáda za účelem zvyšování jako soudržnosti či rozpoznávání členů skupiny, nikoliv pro obranu klisen. V případě klisen slouží značkování zejména pro demonstraci či utužování sociální vazby s jinou klisnou, nikoliv pro demonstraci či dosažení dominantního postavení. U poměrně často značkujících hříbat a také u jejich matek má značkování význam v utvoření či demonstraci sociální vazby mezi nimi, naopak zřejmě není součástí konfliktu rodiče a potomka.

8. Seznam literatury

- Adams CA, Bowyer RT, Rowell JE, Hauer WE, Jenks JA (2001) Scent marking by male caribou: an experimental test of rubbing behaviour. *Rangifer* **21**: 21-27
- Alberts CA (1992) Constraints on the design of chemical communication systems in terrestrial vertebrates. *Amer Nat* **139**: 62-89
- Anderson TM, Pickett BV, Heird JC, Squires EL (1996) Effect of blocking vision and olfaction on sexual responses of haltered or loose stallions. *J Equine Vet Sci* **16**: 254 – 261
- Asa CS, Bauman JE, Houston EW, Fischer MT, Read B, Brownfield CM, Roser JF (2001) Patterns of excretion of fecal estradiol and progesterone and urinary chorionic gonadotropin in Grevy's zebra (*E. grevyi*): ovulatory cyclus and pregnancy. *Zoo Biol* **20**: 185-195
- Bahloul K, Pereladova OB, Soldatova N, Fisenko G, Sidorenko E, Sempéré A (2001) Social organization and dispersion of introduced kulans (*Equus hemionus kulans*) and Przewalski horses (*Equus przewalskii*) in the Bukhara reserve, Uzbekistan. *J Arid Environ* **47**: 309–323
- Barrette C (1977) Scent-marking in captive muntjacs, *Muntiacus reevesi*. *Anim Behav* **25**: 536-541
- Becker CD, Ginsberg JR (1990) Mother-infant behaviour of wild Grevy's zebra: adaptations for survival in semidesert East Africa. *Anim Behav* **40**: 1111-1118
- Berger J (1977) Organization system and dominance in feral horses in the Grand Canon. *Behav Ecol Sociobiol* **2**: 131-146
- Berger J (1988) Social systems, resources and phylogenetic inertia: an experimental test and its limitations, In: Slobodchikoff (Ed.), The ecology of social behaviour. *Academic Press, London* **1**: 157-186
- Boyd LE (1988) Time budget of adult Przewalski's horses: effect of sex, reproductive status and enclosure. *Appl Anim Behav Sci* **21**: 19-39

- Boyd LE, Houpt K (1994) Social behaviour in Przewalski's horse, The history and biology of endangered species. *State university of New York Press* **1**: 229-255
- Boyd LE, Carbonaro DA, Houpt KA (1988) The twenty-four hour time budget of przewalski's horses. *Appl Anim Behav Sci* **21**:5-17
- Brashares JS, Arcese P (1999) a) Scent marking in territorial African antelope: I. The maintenance of borders between male oribi. *Anim Behav* **57**: 1-10
- Brashares JS, Arcese P (1999) b) Scent marking in territorial African antelope: II. The economics of marking with faeces. *Anim Behav* **57**: 11-17
- Brown RE, Macdonald DW (1985) Social odours in mammals. *Clarendon Press, Oxford* **2**: 531-549
- Bro - Jorgensen (2011) Intra- and inter sexual conflicts and cooperation in the evolution of mating strategies: Lesson learnt from ungulates. *Evol Biol* **38**: 28-41
- Cameron EZ, Setsaas TH, Linklater WL (2009) Social bonds between unrelated females increase reproductive success in feral horses. *PNAS* **106**: 13850-13853
- Clutton-Brock TH (1991) The evolution of parental care. *Princeton University Press, Princeton*
- Corson K, Wood-Gush DGM (1983) Equine behaviour: II. A review of the literature on feeding, eliminative and resting behaviour. *Appl Anim Behav Sci* **10**: 179-190
- Crowell-Davis SL, Houpt KA (1985) The ontogeny of flehmen in horses. *Anim Behav* **33**: 739-745
- Crowell-Davis SL, Caudle AB (1989) Coprophagy by foals: recognition of maternal feces. *Appl Anim Behav Sci* **24**: 267-272
- Crowell-Davis SL (2007) Sexual behaviour of mares. *Horm Behav* **52**: 12-17
- Edwards PJ, Hollis S (1982) The distribution of excreta on new forest grassland used by cattle, ponies and deer. *J Appl Ecol* **19**: 953-964
- Eisenberg JF, Kleiman DG (1972) Olfactory communication in mammals. *Annu Rev Ecol Systemat* **3**: 1-32

- Equichannel.cz [online] (2011) Diskuze - Etologie koní, výcvik a výchova, dostupné z www.equichannel.cz/forum/diskuze/1320771
- Estes RD (1972) The role of vomeronasal organ in mammalian reproduction. *Mammalia* **36**: 315-341
- Ezenwa VO (2004) Selective defecation and selective foraging: Antiparasite behaviour in wild ungulates? *Ethol* **110**: 851-862
- Feh C, Boldsukh T, Tourenq Ch (1994) Are family groups in equids a response to cooperative hunting by predators? The case of mongolian kulans (*Equus hemionus luteus* Matschie). *La terre et la vie* **49**: 11-20
- Feist JD, McCullough DR (1976) Behavior patterns and communication in feral horses. *Z Tierpsychol* **41**: 337-371
- Ferkin MH, Pierce AA (2007) Perceptions of over marking: it is good to be on top? *J Ethol* **25**:107-116
- Ford JC, Stroud PC (1993) Captive management strategies for natural behaviour of Chapman's zebra *Equus burchelli chapmani* at Werribee Zoological Park. *IZY*: **32**:1-6
- Ganslosser A, Dellert B (1997) Experimental alternations of food distribution in two species of captive equids (*Equus burchelli* and *Equus hemionus*). *Ethol Ecol Evol* **9**: 1-17
- George M, Ryder OA (1986) Mitochondrial DNA evolution in the genus *Equus*. *Mol Biol Evol* **3**:535-546
- Goodwin D, Redman P (1997) Eliminary behaviour of a bachelor group of Przewalski horses in a semi-reserve; comparison with the domestic horse. *Proceedings of the 31st International Congress of the ISAE (ISAE '97)*. Research Institute of Animal Production and Institute of Animal Biochemistry and Genetics p. 48
- Gosling LM, Roberts SC (2001) Testing ideas about the function of scent marks in territories from spatial patterns. *Anim Behav* **62**: 7-10
- Grange S, Duncan P, Gaillard JM, Sinclair ARE, Gogan PJP, Packer C, Hofer H, East M (2004) What limits the Serengeti zebra population? *Oecologia* **140**: 523-532

- Grogan EH and McDonnell SM (2005) Mare and Foal Bonding and Problems. *Clin Tech Equine Pract* **4**:228-237
- Hart BL (1987) Roles of olfactory and vomeronasal systems in behavior. *Vet Clin North Am Food Anim Pract* **3**: 463-475
- Hart BL (1990) Behavioral adaptations to pathogens and parasites: 5 strategies. *Neurosci Biobehav Rev* **14**: 273-294
- Heitor F, Vicente L (2010) Affiliative relationships among Sorraia mares: influence of age, dominance, kinship and reproductive state. *J Ethol* **28**: 133-140
- Heuschkel B, Kröhne AU, Zimmermann W (1999) Die Haltung von Junggesellengruppen für das EEP -Grevyzebras im Kölner Zoo. *Z Kölner Zoo* **3**: 103-120
- Hothersall B, Harris P, Sörtoft, Nicol CHJ (2010) Discrimination between conspecific odour samples in the horse (*Equus caballus*). *Appl Anim Behav Sci* **126**: 37-44
- Haupt KA, Guida L (1984) Equine behavior. *Eq Pract* **6**: 32-35
- Haupt KA (2002) Formation and dissolution of mare - foal bond. *Appl Anim Behav Sci* **78**: 319-328
- French JM (1998) Mother – offspring relationships in donkeys. *Appl Anim Behav Sci* **60**: 253-258
- Fischhoff, I.R., Sundaresan, S.R., Cordingley, J., Larkin, H.M., Sellier, M.-J. & Rubenstein, D.I. (2007). Social relationships and reproductive state influence leadership roles in movements of plains zebra, *Equus burchellii*. *Animal Behaviour* **73**: 825-831
- IUCN [online] (2011) IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2. <www.iucnredlist.org>
- Jordan NR, Cherry MI, Manser MB (2007) Latrine distribution and patterns of use by wild meerkats: implications for territory and mate defence. *Anim Behav* **73**: 613-622
- Jordan NR, Mwanguhya F, Kyabulima S, Ruedi p, Hodge SJ, Cant MA (2011) Scent marking in wild banded mongooses: 3. intersexual overmarking in females. *Anim Behav* **81**: 51-60

- Johnson RP (1973) Scent marking in mammals. *Anim Behav* **21**: 521-535
- Keverne EB (2004) Importance of olfactory and vomeronasal systems for male sexual function. *Physiol Behav* **83**: 177-187
- Klingel H (1967) Sociale Organisation und Verhalten freilebender Steppenzebras. *Z Tierpsychol* **24**: 580–624
- Klingel H (1974) Sociale Organisation und Verhalten freilebender Grevy – Zebras. *Z Tierpsychol* **36**: 37-70
- Klingel H (1975) Social organization and reproduction in equids. *J Reprod Fert* **23**: 7-11
- Klingel H (1977) Observations on social organization and behaviour of African and Asiatic wild ass (*Equus africanus* and *E. hemionus*). *Z Tierpsychol* **44**: 323-331
- Kimura R (1998) Mutual grooming and preferred associate relationships in a band of free-ranging horses. *Appl Anim Behav Sci* **59**: 265-276
- Kimura R (2000) Relationship of the type of social organization to scent marking and mutual grooming in Grevy's (*E. grevyi*) and Grant's zebra (*E. burchelli boehmi*). *J Equine Sci* **11**: 91-98
- Kimura R (2001) Volatile substances in feces, urine and urine-marked feces of feral horses. *Can J Anim Sci* **81**:411-420
- King SRB, Gurnell J (2007) Scent marking behaviour by stallions: an assessment of function in a reintroduced population of Przewalski horses (*E. ferus przewalski*). *J Zool* **272**: 30-36
- Koivula M, Korpimäki E (2001) Do scent marks increase predation risk of microtine rodents? *Oikos* **95**:275-281
- Kolter E, Zimmermann W (2001) Die Haltung von Junggesellengruppen für das EEP-Przewalskipferd – Hengste in Gehegen und Reservaten. *Z Kölner Zoo* **3**:135-151
- Kownacki M, Sasimowski E, Budzynski M, Jezierski T, Kapron M, Jelen B, Jaworowska M, Dziedzic R, Seweryn A, Słomka Z (1978) Observations of the twenty-four-hour rhythm of natural behaviour of Polish primitive horses bred for conservation of genetic resources in a forest reserve. *Genet Pol* **19**: 61-77

- Krüger K, Gaillard C, Stranzinger G, Rieder S (2005) Phylogenetic analysis and species allocation of individual equids using microsatellite data. *J Anim Breed Genet* **122**: 78-86.
- Krüger K, Flauger B (2011) Olfactory recognition of individual competitors by means of faeces in horse (*Equus caballus*). *Anim Cog* **14**: 187-201
- Lamoot I, Callebaut J, Degezelle T, Demeulenaere E., Laquière J, Vandenberghe C, Hoffmann M (2004) Eliminate behaviour of free ranging horses: do they show latrine behaviour or they defecate where they graze? *Appl Anim Behav Sci* **86**: 105-121
- Laurie A (1982) Behavioural ecology of the greater one-horned rhinoceros (*Rhinoceros unicornis*). *J Zool* **196**: 307-341
- Lent PC (1974) Mother – infant relationships in ungulates. In: Geist V, Walther F (eds) The behaviour of ungulates and its relation to management. *IUCN, Morges* **1**: 14–55
- Lindsay FEF, Burton L (1983) Observation study of „urine testing“ in the horse and donkey stallion. *J Equine Vet Sci* **15**: 330-336
- Linklater WL (2000) Adaptive explanation in socio-ecology: lessons from the Equidae. *Biol Rev* **75**: 1-20
- Marinier SL (1980) Selective grazing behaviour in horses, PhD thesis. *Univ of Natal Durban Africa*
- Marinier SL, Alexander AJ, Waring GH (1988) Flehmen behaviour in the domestic horse: Discrimination of conspecific odour. *Appl Anim Behav Sci* **19**: 227-237
- McCort WD (1984) Behavior of feral horses and ponies. *J Anim Sci* **58**: 493-499
- McDonnell SM, Haviland JCS (1995) Agonistic ethogram of the equid bachelor band. *Appl Anim Behav Sci* **43**: 147-188
- McDonnell SM (1998) Reproductive behaviour of donkey (*Equus asinus*). *Appl Anim Behav Sci* **60**: 277-282
- McDonnell (2000) Reproductive behaviour of stallions and mares: comparison of free running and domestic in-hand breeding. *Anim Behav Science* **60**: 211-219

- McGreevy PD, Rogers LJ (2005) Motor and sensor laterality in thoroughbred horses. *Appl Anim Behav Sci* **92**: 337-352
- Miller R, Denniston RH (1979) Interband dominance in feral horses. *Z Tierpsychol* **51**: 41-47
- Miller R (1981) Male aggression, dominance and breeding behavior in Red Desert feral horses. *Z Tierpsychol* **57**: 340-351
- Moehlman PD (1985) The odd-toed ungulates: order Perissodactyla. In: Brown RE, Macdonald DW, Social odours in mammals. *Clarendon Press, Oxford* **2**: 531-549
- Moehlman PD (1998) Feral asses (*Equus africanus*): intraspecific variation in social organization in arid and mesic habitats. *Appl Anim Behav Sci* **60**: 171-195
- Moehlman PD (2002) Status and action plan for the African wild ass (*Equus africanus*) in Equids: Zebras, Asses and Horses. Status Survey and Conservation Action Plan. *IUCN* **1**: 2-10
- Møller AP, Dufva R, Allander K (1993) Parasites and the evolution of host social behavior. *Adv Stud Behav* **22**: 65-102
- Müller CA, Manser BM (2008) Scent marking and intrasexual competition in a cooperative carnivore with low reproductive skew. *Ethol* **114**: 174-185
- Mykityowycz R, Goodrich BS (1974) Skin glands as organs of communication in mammals. *J Invest Dermatol* **62**: 124-131
- Neumann-Denzau G, Denzau H (2007) Remarks on the social system of the mongolian wild ass (*Equus hemionus hemionus*), *Erforsch Biol Ress Mongolei (Haale/Saale)* **10**: 177-187
- Oakenfull EA, Clegg JB (1998) Phylogenetic relationships within the genus *Equus* and the evolution of alpha and theta globin genes. *J Mol Evol* **47**: 772-783
- Oakenfull EA, Lim HN, Ryder OA (2000) A survey of equid mitochondrial DNA: implications for the evolution, genetic diversity and conservation of *Equus*. *Con Gen* **1**: 341-355
- Ödberg FO (1971) An interpretation of pawing by the horse (*Equus caballus* Linnaeus), displacement activity and original functions. *Sauget Mitt* **10**: 1-12

- Oom MdM, Reis MS (1986) Ecology, social organization and behaviour of the feral horses in the Peneda-Geres national park. *Arquivos do Museu Bocage serie A3*: 169-195
- Orlando L, Metcalf J, Alberdi M, Telles-Antunes M, Bonjean D, Otte M, Martin F, Eisenmann V, Mashkour M, Morello F, Prado J, Salas-Gismondi R, Shockey B, Wrinn P, Vasilev S, Ovodov N, Cherry M, Hopwood B, Male D, Austin J, Hänni C, Cooper A (2009) Revising the recent evolutionary history of equids using ancient DNA. *PNAS* **106**: 21754–21759.
- Owen-Smith NR (1971) Territoriality in the white rhinoceros (*Ceratotherium simum* Burchell). *Nature* **231**: 294-296
- Pagan O, Von Houwald F, Wenker C, Steck BL (2009) Husbandry and breeding of Somali wild ass *Equus africanus somalicus* at Basel Zoo, Switzerland. *Int Zoo Yb* **43**: 198-211
- Paklina NV, van Orden C (2007) Territorial behaviour of kiang (*Equus kinag* Moorcroft, 1841) in Ladakh (India). *Erforsch Biol Ress Mongolei (Halle/Saale)* **10**: 205-211
- Penzhorn BL (1984) A long-term study of social organisation and behaviour of cape mountain zebras *Equus zebra zebra*. *Z Tierpsychol* **2**: 97-146
- Penzhorn BL (1984) Social organization of the cape mountain zebras *Equus z. zebra* in The mountain zebra national park. *Koedoe* **22**: 115-156
- Pluháček J, Bartoš L, Čulík L (2006) High-ranking mares of captive plains zebra *Equus burchelli* have greater reproductive success than low-ranking mares. *Appl Anim Behav Sci* **99**: 315-329
- Policht R, Karadžos A, Frynta D (2011) Comparative analysis of long-Range calls in equid stallions (Equidae): Are acoustic parameters related to social organization? *Afr Zool* **46**: 18-26
- Pohlová L (2011) Fylogenetické vztahy recentních koňovitých. *Diplomová práce*
- Powell DM (2008) Female-female competition or male mate choice? Patterns of courtship and breeding behaviour among feral horses (*E. caballus*) on Assateague Island. *J Ethol* **26**:137-144

- Price SA, Bininda – Emonds ORP (2009) A comprehensive phylogeny of extant horses, rhinos and tapirs (Perissodactyla) through data combination. *Zoosyst Evol* **85**: 277-292
- Proops L, Burden F, Osthaus B (2012) Social relations in a mixed group of mules, ponies and donkeys reflect differences in equid type. *Behav Proc* **89**: 49-57
- Putman RJ (1986) Grazing in temperate ecosystems, Large Herbivores and the Ecology of the New Forest. *Croom Helm, London* **1**
- Ralls K (1971) Mammalian scent marking. *Science* **171**: 443-449
- Rasa OAE, Loyd PH (1994) Incest avoidance and attainment of dominance by females in a cape mountain zebra (*Equus zebra zebra*). *Behaviour* **128**: 169-188
- Rašek VA (1964) Twenty-four hours of the Onager, *Equus hemionus onager* Boddaert, and its behaviour in Barsa-Kelmes Island (Aral Sea). *Acta Soc Zool Bohem* **1**: 96-104
- Roberts SC (1998) Behavioural responses to scent marks in increasing age in Klipspringer *Oreotragus oreotragus*. *Ethol* **104**: 585-592
- Roberts SC, Dunbar RIM (2000) Female territoriality and the function of scent-marking in monogamous antelope (*Oreotragus oreotragus*). *Behav Ecol Sociobiol* **47**: 417-423
- Roper TJ, Shepherdson DJ, Davies JM (1986) Scent marking with faeces and anal secretion in the European badger (*Meles meles*): Seasonal and spatial characteristics of latrine use in relation to territoriality. *Behaviour* **97**: 94-117
- Roper TJ, Contrandt J, Butler J, Christian SE, Ostler J, Schmid TK (1993) Territorial marking with faeces in Badgers (*Meles meles*): A comparison of Boundary and Hinterland Latrine Use. *Behaviour* **127**: 289-307
- Rubenstein DI (1986) Ecology and sociality in horses and zebras, In: Rubenstein DI, Wrangham, RV (Eds.), Ecological aspects of social evolution. *Princeton University Press, Princeton* **1**: 282-302
- Rubenstein DI, Hack MA (1992) Horse signals: the sounds and scents of fury. *Evol Ecol* **6**: 254-260
- Rubenstein DI (1993) The ecology of social behaviour in horses, zebras and asses. *Physiol Ecol* **29**: 13-28

- Rubenstein DB (1994) The ecology of female social behavior in horses, zebras, and asses, In: *Animal Societies: Individuals, Interactions, and Organization*. Jarman P, Rossiter A (eds.). *Kyoto University Press* **1**: 13:28
- Rubenstein DI, Hack MA (2004) Natural and sexual selection and the evolution of multi-level societies: insights from zebras with comparisons to primates in *Sexual selection in primates new and comparative perspectives*. *Cambridge University Press* **1**: 266-279
- Rubenstein DI, Sundaresan S, Fischhoff I, Saltz D (2007) Social Networks in Wild Asses: Comparing Patterns and Processes among Populations. *Erforsch Biol Ress Mongolei* **10**: 159-176
- Rutberg AT (1990) Inter-group transfer in Assateague pony mares. *Anim Behav* **40**: 945-952
- Saslow CA (2002) Understanding the perceptual world of horses. *Appl Anim Behav Sci* **78**: 209-224
- Schuett EB, Frase BA (2001) Making scents: using the olfactory senses for lion enrichment. *A quarterly source of ideas for enrichment* **10**: 1-3
- Sigurjónsdóttir H, Van Dierendonck MC, Snorrason S, Thórhallsdóttir (2003) Social relationships in a group of horses without a mature stallion. *Behaviour* **140**: 783-804
- Simpson HI, Rands SA, Nicol ChJ (2012) Social Structure, vigilance and behaviour of plains zebra (*Equus burchellii*): a five-year case study of individuals living on a managed wildlife reserve. *Acta Theriol* **57**: 111-120.
- Snowdon ChT, Ziegler TE, Schultz-Darken NJ, Ferris CF (2006) Social odours, sexual arousal and pairbonding in primates. *Phil Trans R Soc B* **361**: 2079–2089
- Stahlbaum CC, Houpt KA (1989) The role of flehmen response in the behavioral repertoire of the stallion. *Physiol Behav* **45**: 1207-1214
- Steiner CC, Ryder OA (2011) Molecular phylogeny and evolution of the Perissodactyla. *Biol J Linn Soc* **4**: 1289-1303
- Sundaresan SR, Fischhoff IR, Dushoff J, Rubenstein DI (2007) a) Network metrics reveal differences in social organization between two fission-fusion species, Grevy's zebra and onager. *Oecologia* **151**: 140-149

- Sundaresan SR, Fischhoff IR, Rubenstein DI (2007) b) Male harassment influences female movements and associations in Grevy's zebra (*Equus grevyi*). *Behav Ecol* **18**:860–865
- Trivers RL (1974) Parent – offspring conflict. *Am Zool* **14**: 249–264
- Trumler E (1958) Beobachtungen an den Böhmzebra des "Georg von Opel-Freigeheges für Tierforschung e. V." Kronberg im Taunas. *Sauget Mitt* **6**: 1-48
- Turner JW, Perkins JA, Kirkpatrick JF (1981) Elimination marking behaviour in feral horses. *Can J Zool* **59**: 1561-1566
- Tyler SJ (1972) The behaviour and social organisation of the New Forest ponies. *Anim Behav Mon* **5**: 85-196
- Van Dierendonck MC, Sigurjónsdóttir H, Colenbrander B, A.G. Thorhallsdóttir AG (2004) Differences in social behaviour between late pregnant, post-partum and barren mares in a herd of Icelandic horses. *Appl Anim Behav Sci* **89**: 283-297
- Van Dierendonck MC, De Vries H, Schilder MBH, Colenbrander B, Thorhallsdóttir AG, Sigurjónsdóttir H (2009) Interventions in social behaviour in a herd of mares and geldings. *Appl Anim Behav Sci* **116**: 67-73.
- Vervaecke H, Stevens JMG, Vandemoortele H, Sigurjónsdóttir H, Vries DH (2007) Aggression and dominance in matched groups of subadult Icelandic horses (*Equus caballus*). *J Ethol* **25**: 239-248
- Weeks JW, Crowell-Davis SL, Caudle AB, Heusner GL (2000) Aggression and social spacing in light horse (*Equus caballus*) mares and foals. *Appl Anim Behav Sci* **68**: 319–337
- Weeks JW, Crowell-Davis SL, Heusner G (2002) Preliminary study of the development of the flehmen response in *Equus caballus*. *Appl Anim Behav Sci* **78**: 329-335
- Wolski TR, Houpt KA, Aronson R (1980) The role of the senses in mare-foal recognition. *Appl Anim Ethology* **6**: 121-138
- Woodward SL (1979) The social system of feral asses (*Equus asinus*). *Z Tierpsychol* **49**: 304-316
- Žarkikh TL, Andersen L (2009) Behaviour of bachelor males of the Przewalski horse (*Equus ferus przewalskii*) at the reserve Askania Nova. *Zool Garten NF* **78**: 282-299

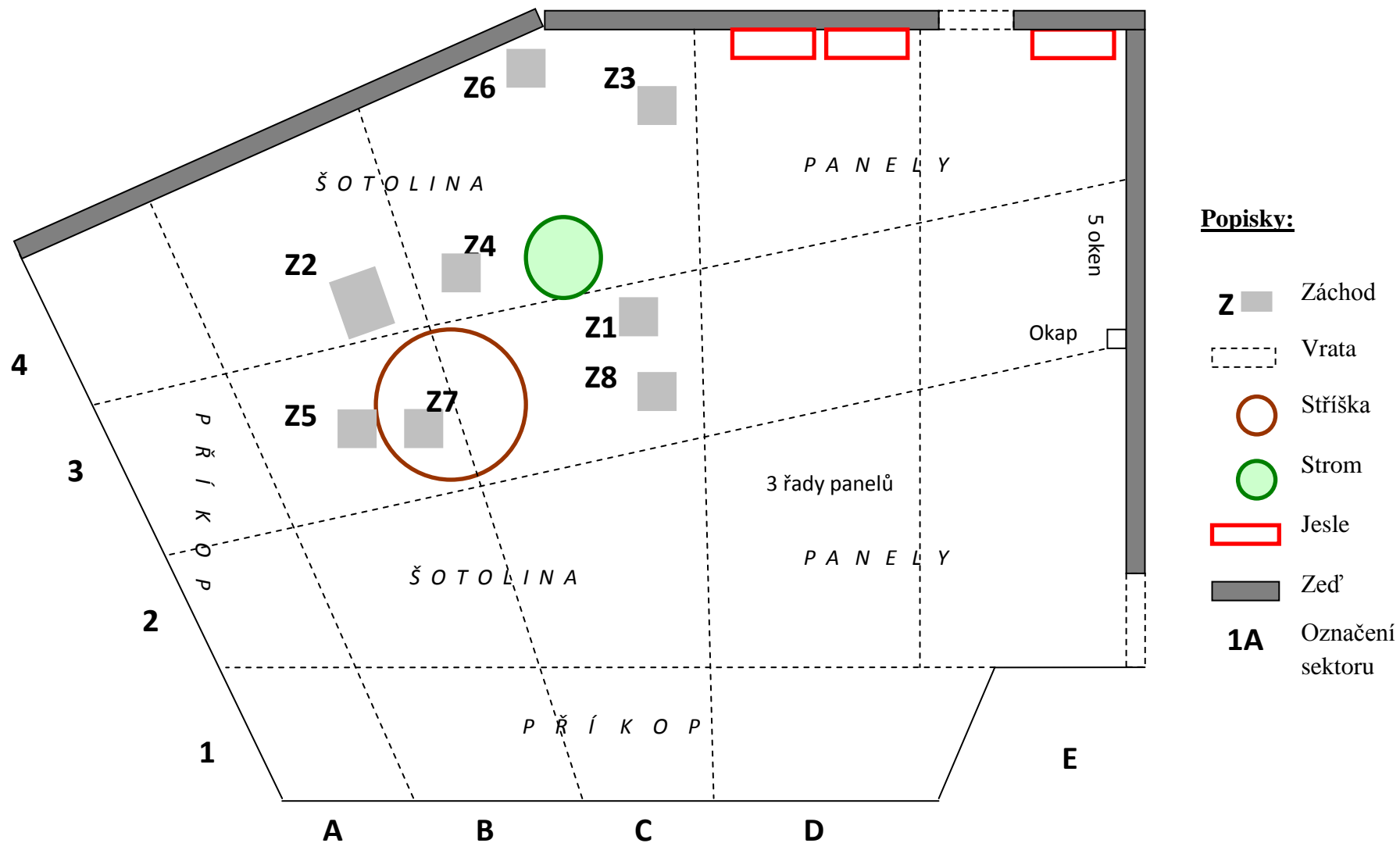
9. Příloha



Obr. č. 1. Značkování močí, Zebra Grévyho „Tublatanka“ značkuje močí, poté, co se na stejném místě vymočila jiná klisna, výběh zeber Grévyho, Zoo Dvůr Králové



Obr. č. 2. Značkování trusem, Hřebec zebry horské „Balduin“ se chystá značkovat na trus jedné ze svých klisen, výběh zeber horských – Hartmannové, Zoo Ústí nad Labem



Obr. č. 3. Ukázka nákresu výběhu, Zoo Dvůr Králové, výběh zeber Grévyho. **Poznámka:** rozdělení výběhu na sektory bylo využíváno pro zjištění, zda koňovití vykazují latrinní chování, které nebylo předmětem této práce, proto není v textu zmiňováno.