

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

Katedra zoologie

Oddělení ekologie a etologie



**Bc. Adéla Boušková**

Individualita námluv u semi-ferálních koní (*Equus caballus*)

Individuality of a courtship in semi-feral horses (*Equus caballus*)

Diplomová práce

Školitelka: Mgr. Martina Komárková, Ph.D.

Konzultant: doc. RNDr. Daniel Frynta, Ph.D.

Praha, 2019

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 25. 4. 2019

.....  
Podpis

**Poděkování:**

Ráda bych poděkovala svým rodičům za podporu při studiu, a taktéž své školitelce Mgr. Martině Komárkové, Ph.D. za pomoc při výběru tématu diplomové práce a při jejím zpracování. Mé velké díky patří i doc. Mgr. Alici Exnerové, Ph.D. za pomoc se zpracováním dat v programu The Observer XT.

**Věnování:**

Tuto diplomovou práci bych chtěla věnovat svým rodičům a prarodičům, kteří mi byli po dobu studia velkou oporou.

## Abstrakt

U většiny savčích druhů jsou podstatným prvkem předcházejícím vlastní reprodukci námluvy. U mnoha druhů jsou konkrétní namlouvací strategie velmi dobře prozkoumány, často však chybí informace o jejich průběhu v rámci konkrétních párů, ačkoli právě námluvy mohou mít zásadní dopad na reprodukční úspěšnost jedince. U koní (*Equus caballus*), polygynních kopytníků s harémovým sociálním uspořádáním, zahrnují přirozeně námluvy široké spektrum chování, oproti tomu v lidské péči k nim prakticky nedochází.

Tato práce se zabývá námluvami a reprodukcí u semi-ferálních a domácích koní, konkrétně u plemene exmoorský pony a merénský kůň, a individuálními reakcemi klisen na hřebce v období námluv. Celkem bylo pozorováno 45 jedinců po dobu 240 hodin od února do června roku 2018.

Předpokládali jsme podobnost námluv v rámci konkrétních párů, výsledek statistické analýzy však ukázal opak, tedy vysokou variabilitu opakovatelnosti behaviorálních vzorců (ICC 0,235–0,832), která však nijak nekorelovala s individuálními charakteristikami klisny, tedy jejím věkem ( $\rho=-0,194$ ,  $p=0,472$ ), paritou ( $t=0,569$ ,  $p=0,578$ ) či výskytem poporodního estru ( $t=-0,070$ ,  $p=0,945$ ). Dále jsme předpokládali, že klisna, která bude během námluv vykazovat vůči hřebci agresivní chování, námluvy svým odchodem či útekem ukončí. Tento předpoklad se potvrdil, klisna hrozící hřebci během námluv je v převážné většině případů i ukončila (84,2 %, 5,3 %, 10,5 %,  $\chi^2=18,492$ ,  $p<0,001$ ). Taktéž jsme predikovali ukončení interakce odchodem hřebce v případě, že u něj během námluv nebude pozorována erekce. Hřelec skutečně v 86,4 % případů od námluv, během kterých u něj nedošlo k erekci, odešel ( $\chi^2=37,568$ ,  $p<0,001$ ).

Námluvy by měly mít prostor i v domácích chovech, je tedy zapotřebí umožnit páru více sexuálních interakcí, prekopulačního kontaktu, klasických namlouvacích prvků chování a poskytnout klisně dostatečnou volnost pohybu, čímž by mohla být následně zvýšena úspěšnost reprodukce. Poznatky z pozorování namlouvacího chování koní mohou být přínosem například i v záchranných chovech kopytníků (kůň Převalského, zebry).

**Klíčová slova:** kůň domácí, ferální, reprodukce, námluvy

## Abstract

In most of the mammalian species the courtship is a very important event preceding the reproduction itself. In some species specific courtship strategies are well described, however, in horses they are not, although courtship may have a major impact on the reproductive success of the individual. In horses (*Equus caballus*), polygynous mammals with harem type of social organization, courtship naturally involved wide spectrum of behaviour, by contrast, under domestic conditions they almost do not occur.

This diploma thesis addresses the courtship and reproduction in semi-feral and domestic horses, specifically Exmoor pony and Merens horse breed, and individual reactions of mares to the stallion in the breeding season. A total of 45 individuals were observed for 240 hours from February to June 2018.

We assumed the similarity of courtship within particular couples, but the result of the statistical analysis was the opposite, a high variability in the behavioural pattern repeatability (ICC 0,235–0,832), which, however, did not correlate with individual mare characteristics, i.e. age ( $\rho=-0,194$ ,  $p=0,472$ ), parity ( $t=0,569$ ,  $p=0,578$ ) or postpartum estrus ( $t=-0,070$ ,  $p=0,945$ ). We also assumed that the mare, which would show aggressive behaviour to the stallion during the courtship, would end the courtship by leaving or escaping. This assumption was confirmed, when threatening display was performed by the mare, she was the one mainly stopping the courtship (84,2 %, 5,3 %, 10,5 %,  $\chi^2=18,492$ ,  $p<0,001$ ). We also predicted the termination of the interaction by leaving the stallion if an erection was not observed during the courtship. Indeed, the stallion left in 86,4 % of courtship during which erection wasn't present ( $\chi^2=37,568$ ,  $p<0,001$ ).

The courtship should be allowed in domestic breeding, it is therefore necessary to allow the couple more sexual interactions, precopulation contact, typical courtship behavioural elements and provide the mare a sufficient freedom of movement. Our results may be beneficial for the endangered ungulates breeding (Przewalski's horse, zebras).

**Key words:** domestic horse, feral, reproduction, courtship

# Obsah

1. Úvod .....	1
2. Literární přehled .....	3
2.1 Studovaný druh – kůň domácí ( <i>Equus caballus</i> ).....	3
2.2 Sociální organizace .....	3
2.3 Sexuální chování a estrus – jeho fyziologická podmíněnost a behaviorální projevy .....	4
2.3.1 Estrus u březích a anovulujících klisen .....	7
2.4 Variabilita reprodukčního chování v rámci kopytníků.....	9
2.4.1 Korelace věku, dominance a reprodukčního úspěchu .....	10
2.4.2 Korelace věku a míry zabřeznutí .....	11
2.4.3 Korelace věku a míry porodnosti.....	12
2.4.4 Korelace sociálních vazeb mezi nepříbuznými samicemi a reprodukčního úspěchu .....	13
2.5 Převrácení sexuálních rolí – když samci vybírají.....	13
3. Experimentální část .....	14
3.1 Cíle .....	14
3.2 Hypotézy.....	15
3.3 Metodika .....	15
3.3.1 Subjekty .....	15
3.3.2 Prostory, podmínky, význam .....	18
3.3.3 Pozorování.....	19
3.3.4 Zkratky chování a jeho charakteristika .....	20
3.3.5 Statistická analýza dat .....	22
4. Výsledky.....	23
4.1 Výsledky popisné .....	23
4.2 Výsledky statistické .....	25
5. Diskuze.....	27
6. Závěr .....	31
7. Seznam použité literatury .....	32

## 1. Úvod

Námluvy jsou specifickým chováním předcházejícím samotné reprodukci u mnoha zvířecích druhů. V přírodě jsou tyto dvě aktivity neoddělitelně spojeny, v lidské péči však často dochází k jejich redukci až úplnému potlačení. V případě koní jde běžně o druhý případ. Ve volné přírodě žije hřebec s klisnami náležícími do jeho harému po celý rok, díky čemuž mezi nimi dochází k neustálým interakcím, tedy i k reprodukci (Klingel, 1974; McDonnell, 2000). Té předcházejí námluvy, které se vyznačují vokalizací ze stran obou jedinců, jemným okusováním, očicháváním a olizováním klisny hřebcem, močením se zvednutým ocasem a podupáváním ze strany klisny a vzájemnými doteky nozdrami (Asa et al., 1979; McDonnell, 2000). Obecně jsou popsány dostatečně (Crowell-Davis, 2007), avšak o jejich individuální variabilitě není mnoho známo.

Ferální koně jsou reprodukčně velmi úspěšní, a to i v suboptimálním nepůvodním prostředí, například v pouštních oblastech Ameriky či semi-aridních oblastech Austrálie (Ostermann-Kelm et al., 2009; Kampmann et al., 2013). Přirozený přírůstek během jednoho roku může za příznivých podmínek činit až 29,5 % (průměrně kolem 20 %) (Eberhardt et al., 1982; Garrott & Taylor, 1990; Kampmann et al., 2013). Oproti tomu v lidské péči chovaným klisnám a hřebcům není obvykle umožněn téměř žádný kontakt s výjimkou člověkem řízených prekopulačních interakcí při odběru spermatu pro účely umělé inseminace nebo při samotné kopulaci, která je však taktéž pod lidským dohledem (McDonnell, 2000). V důsledku narušení klasické reprodukce chovem koní v lidské péči dochází ke zvýšené potratovosti u klisen. Březí klisna v přítomnosti hřebce, který není otcem jejího plodu, potratí až v 31 % případů (Bartoš et al., 2011). Dalším jevem, který se u klisen v domácích chovech vyskytuje, a který negativně ovlivňuje míru porodnosti, je stereotypní chování. Stereotypní chování vzniká z důvodu chovu jedinců v suboptimálních podmínkách prostředí. Klisny, u kterých se toto chování vyskytuje, mají nižší úspěšnost páření a nižší míru zabřeznutí (Benhajali et al., 2014). Úspěšnost zabřeznutí je u klisen žijících v lidské péči snižována také díky jejich inseminaci mraženým spermatem (Samper, 2001). Chov koní má negativní dopad i na chovné hřebce. Jejich libido a plodnost se snižuje a míra sexuálních dysfunkcí naopak zvyšuje. V přirozených podmínkách se totiž hřebci páří s klisnami každou hodinu až dvě po celý den i noc, s vysokou mírou plodnosti, kdežto hřebci chovaní v zajetí jsou ke klisnám

připouštění za účelem páření pouze jednou či dvakrát za den (Bristol, 1982; McDonnell, 2000). I chov koní Převalského v zoologických zahradách ovlivňuje jejich reprodukci. Dochází k výskytu jedinců se zakrnělým růstem, k výskytu neplodných klisen a hřebců a četnému výskytu potratů. Také bylo u několika klisen zjištěno oslabení kyčlí, což snižuje šanci klisny na úspěšné pokrytí hřebcem. To vše je pravděpodobně důsledkem inbreedingu. Úspěšnost reprodukce u těchto koní snižuje také separace hřebců a klisen nejen během noci, ale někdy i během dne, dále velikost výběhů, ve kterých jsou drženi, a také velikost stáda, které je uměle vytvářeno. Příkladem naprostého extrému je chov jedinců pouze v páru. Za podmínek chovu malého počtu jedinců či pouze páru nemůže docházet k přirozené stimulaci hřebce prostřednictvím kompetice klisen (Bouman, 1977). Záměrem mé práce je odpovědět na stanovené cíle a hypotézy týkající se variability námluv ve vztahu k individuálním charakteristikám klisny a hřebce, a tak přispět ke zvýšení úspěšnosti reprodukce koňovitých v lidské péči. Pro účely výzkumu jsem si vybrala několik stád koní, jednak semi-ferální populace a pro srovnání i „domácí“ stádo, žijící harémovým způsobem.

Ve studovaných semi-ferálních stádech je dodržována klasická sociální organizace, tedy harém, ve kterém se nachází hřebec s několika klisnami a jejich potomky. Díky tomu jsou umožněny veškeré behaviorální projevy jak v rámci námluv, tak i v rámci páření, stejně jako je tomu u zvířat žijících ve volné přírodě. Je zde prováděno odebírání mláďat ze stád a jejich začleňování do stád jiných, a to z důvodu zamezení inbreedingu, ke kterému dochází i ve volné přírodě prostřednictvím odchodu mláďat z mateřského stáda (Tyler, 1972; Salter & Hudson, 1982; Khalil & Kaseda, 1997). Člověk do chovu těchto koní nijak nezasahuje, nedochází zde k dokrmování ani zdravotní péči. Velkou výhodou semi-ferálních stád je jejich snadná pozorovatelnost, neboť se koně pohybují v ohradou vymezeném prostoru. Další výhodou takových stád je snadná identifikace jednotlivců.

## 2. Literární přehled

### 2.1 Studovaný druh – kůň domácí (*Equus caballus*)

Studovaným druhem je kůň domácí (*Equus caballus*) patřící do řádu lichokopytníci (Perissodactyla) a čeledi koňovití (Equidae). Vznikl domestikací divokého koně (*Equus ferus*) zhruba před 5 500 lety ve stepích na území dnešní Ukrajiny a Kazachstánu (Ludwig et al., 2009; Warmuth et al., 2012). Domestikovaný divoký kůň, tedy již kůň domácí, se však postupem času opět navrátil do volné přírody, ať prostřednictvím útěků od lidí či cíleným vypuštěním ze zajetí (McKnight, 1959; Kampmann et al., 2013). Takoví jedinci začali být označováni jako ferální a dosáhli celosvětového rozšíření. Jediným v současnosti žijícím divokým druhem koně je kůň Převalského (*Equus przewalskii*) (Ryder, 1993).

### 2.2 Sociální organizace

U koňovitých, do kterých patří koně, osli a zebry, rozeznáváme dva typy sociálního uspořádání. Prvním je teritoriální typ sociálního uspořádání, který se vyskytuje u oslů (*Equus africanus*) a zeber Grévyho (*Equus grevyi*). V centru našeho zájmu však bude typ druhý, harémový, který se vyskytuje u zeber stepních (*Equus quagga*), zeber horských (*Equus zebra*) a koní (*Equus caballus* a *przewalskii*) (shrnutí v Klingel, 1974). Základní sociální jednotkou tohoto uspořádání u koní je rodinná skupina, která se skládá z jedné či více klisen s jejich hříbaty, plus jednoho nebo více dospělých hřebců. Toto sociální uspořádání je neteritoriální a skupiny se pohybují volně na území svého domovského okrsku, který je sdílen s jedinci téhož druhu a jehož velikost závisí na ekologických podmínkách dané oblasti (shrnutí v Klingel, 1974). Mladí hřebci opouští své mateřské stádo ve věku od 1 do 4 let, tedy před svým sexuálním dospěním, a buď získávají harém, nebo si v případě jeho nezískání vytvářejí mládenecké skupiny. Mladé klisny taktéž opouští své mateřské stádo, nejčastěji ve věku od 2 do 4 let, tedy v době sexuálního dospívání, a to z důvodu zamezení inbreedingu, ke kterému by mohlo dojít v případě, kdy by ve stádě zůstaly a pářily se se svým vlastním otcem (Tyler, 1972; Salter & Hudson, 1982; Khalil & Kaseda, 1997).

### **2.3 Sexuální chování a estrus – jeho fyziologická podmíněnost a behaviorální projevy**

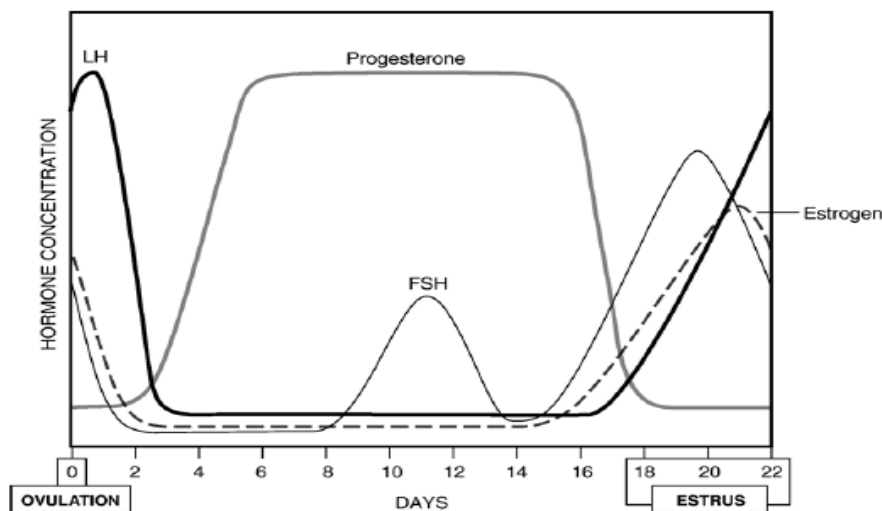
Mezi samice kopytníků výjimečně dlouhé období estru, poporodní estrus, během kterého může klisna opět zabřeznout a námluvy, jakožto podstatná část sexuálního chování hřebce a klisny, které mohou výrazně ovlivnit (ne)úspěšnost celé reprodukce.

Co se týče sexuálního chování a fyziologie reprodukce u klisen, jsou sezónně polyestrické, s estrem zkracujícím se s postupující reprodukční sezónou (začátek reprodukční sezóny s prodlužující se fotoperiodou v průběhu zimy, konec pak se zkracující se fotoperiodou koncem podzimu a začátkem zimy), což je způsobeno zrychlením folikulogeneze, která předchází ovulaci. Ovulace obvykle nastává 24–48 hodin před koncem estru. 1–2 dny před estrem začínají klisny projevovat zájem o hřebce, k reprodukci však ještě nedochází (Daels et al., 1991; Crowell-Davis, 2007). Sexuálně dospívají obvykle ve třech letech, ale jsou známy i případy úspěšně se rozmnožujících klisen dvouletých (Feist & McCullough, 1976). Březí jsou 11 měsíců, a podle studie zabývající se délkou březosti u 5 plemen koní a poníků běžných v Nizozemsku (fjordský kůň, hafling, holandský chladnokrevník, shetlandský pony, fríský kůň) vychází průměrná doba březosti klisen na 340 dní (Bos & Van der Mey, 1980; Crowell-Davis, 2007). Tato pravidelná doba začátku ovulace spolu s délkou březosti slouží k maximalizaci pravděpodobnosti, že se hříbata narodí do příznivých klimatických podmínek a dostatku potravních zdrojů. Estrální cyklus trvá obvykle 3 týdny, z toho 5–7 dní probíhá estrus (říje) a zhruba 2 týdny diestrus (období bez říje) (Crowell-Davis, 2007; Aurich, 2011). Až týden trvající období říje je mezi samicemi kopytníků velmi ojedinělé, u jiných druhů je výrazně kratší, například u skotu trvá pouze 1–2 dny (Perry, 2004). Pokud v tomto období klisna zabřezne a po uplynutí výše uvedené doby březosti porodí, nastává u ní během prvního týdne po porodu hříběte tzv. poporodní říje, během které může opět zabřeznout (Crowell-Davis, 2007). Winter et al. (2007) zkoumali u klisen tzv. Criollo koní délku březosti a nástup následné poporodní ovulace. Studie byla prováděna v hřebčíně v jižní Brazílii na 70 klisnách ve věku od 3 do 28 let. Jak již bylo zmíněno výše, klisny podstoupily fyziologické zhodnocení délky březosti, výskytu poporodní říje a s tím související ovulace. Průměrná délka březosti byla  $335,6 \pm 10,5$  dní (312–364 dní). Průměrný interval od porodu do první ovulace byl u 42 klisen, které porodily mezi zářím a prosincem roku 2005 a 2006,  $19,9 \pm 14$  dní. 83 % klisen (ze 42) mělo interval mezi porodem

a ovulací během poporodní říje kratší 20 dní (35/42). Průměrná hodnota tohoto intervalu byla  $14 \pm 3$  dní.

Kromě klasického estru existuje i tzv. tichý (skrytý) estrus, tedy říje, během které dochází k normálnímu vývoji folikulu a ovulaci, avšak nejsou přítomny žádné známky říjného chování (Crowell-Davis, 2007). Tento hormonální proces bez behaviorálních projevů byl pozorován například u pony klisen žijících v národním parku New Forest, jejichž studiem se zabývala Tyler (1972) či u klisen chovaných v lidské péči, které pozorovali Nagy et al. (1998).

Co se týče hormonálního fungování estru, je iniciován estradiolem, který je vylučován folikulem, zatímco k jeho potlačení dochází díky progesteronu, který je vylučován žlutým tělískem (*corpus luteum*) (Asa et al., 1983).



Obrázek 1 - Změny v koncentraci LH, FSH, estrogenu a progesteronu v průběhu estrálního cyklu. Převzato z Crowell-Davis (2007).

Chování klisny, díky kterému je možné rozeznat, zda je v říji či nikoliv, můžeme rozdělit do tří kategorií, které jsou platné pro všechny samice savců. Těmito kategoriemi jsou atraktivita, proceptivita a receptivita. Vztaženo na koně, atraktivita udává, jak moc je klisna sexuálně přitažlivá pro hřebce. Měřtkem je hřebcova reakce, která je důsledkem čichových či vizuálních podnětů ze strany klisny. Míru atraktivity klisny pro hřebce může ovlivňovat celá řada faktorů, od schopnosti klisny přilákat hřebce až po intenzitu stimulace hřebcova ejakulačního reflexu prostřednictvím klisniny otevřené a lubrikované vagíny. Sexuální atraktivita je nezbytná pro přežití druhu, neboť maximalizuje pravděpodobnost páření v době, kdy je klisna plodná. Další zmíněnou kategorií je proceptivita, která je apetitivním chováním klisny. Projevuje se tím, že klisna vyhledává hřebce v důsledku stimulů, které od něj přijímá a otáčí své tělo tak, aby k němu její zadní nohy směřovaly. Míra proceptivity je

odrazem hřebcovy sexuální atraktivity pro klisnu. Zvýšená sexuální atraktivita je v případě proceptivity vzájemná. Tak jako je hřebec v období říje mimořádně sexuálně atraktivní pro klisnu, tak je klisna v tomto období abnormálně sexuálně atraktivní pro něj. Poslední kategorií je sexuální receptivita, která je odpovědí na hřebcovy stimuly. Klisna během ní usnadňuje hřebci páření – stojí klidně a nehybně, aby na ni mohl hřebec naskočit a oplodnit ji (Beach, 1976). Pokud žije klisna v přirozeném sociálním uspořádání, vyznačuje se estrus opakovanými pokusy o přiblížení se k hřebci, častým močením, na které je hřebcovou reakcí flémování (nasávání vzduchu za účelem zjištění určitých pachů), dáváním ocasu na stranu, aby byla vidět hráz, stáním s roztaženýma zadníma nohama, blýskáním (rytmickým otevíráním klitoris) a unikátním výrazem, při kterém má klisna uvolněné obličejové svaly, mírně skloněnou hlavu a uši natočené do strany (Asa et al., 1979; Clayton et al., 1981; Asa et al., 1983; Crowell-Davis, 2007). Taktéž pokud je klisna v říji, nechává se od hřebce, který se k ní přiblíží, očichávat, olizovat, jemně okusovat a v reakci na jeho přítomnost podupává a ržá. Běžně pozorovaným chováním mezi hřebcem a klisnou v říji jsou i vzájemné doteky nozdrami. Toto chování je součástí námluv, které předcházejí samotné reprodukci. Po reprodukci je běžným chováním ze strany hřebce očichávání pudy pod sebou, genitálií klisny nebo ejakulátu, flémování a močení. Flémování jakožto reakce na ejakulát bylo příležitostně pozorováno i u klisny. Diestrus se naopak vyznačuje tím, že se klisna hřebci vyhýbá, a v případě bližšího kontaktu je vůči němu agresivní – její obličejové svaly jsou napjaté, uši otočené dozadu a pokud je hřebec v usilování o fyzický kontakt s ní vytrvalý, je připravena ho kousnout či kopnout (Feist & McCullough, 1975; Asa et al., 1979; Feh, 2005; Crowell-Davis, 2007). Klisny, které nejsou v říji, se však často společně s hřebci pasou, odpočívají a vzájemně provozují grooming (také mutual grooming či allogrooming; vzájemné čištění jedinců za pomoci pysků a zubů, které má taktéž vliv na psychiku koně přijímajícího grooming a sociální funkci) (Feh & de Mazières, 1993; Crowell-Davis, 2007). Mladé klisničky mohou také vykazovat říjné, a tedy i proceptivní chování, které je u nich často silně přehnané, avšak v případě, že se k nim hřebec přiblíží, pravděpodobně utečou. Běžným je dlouhé provozování groomingu mezi mladými klisničkami a hřebci, které může klisničce sloužit k navyknutí si na hřebcovu blízkost (Tyler, 1972; Crowell-Davis, 2007).

Sexuálního chování se týká i reprodukční věrnost klisen vůči harémovému hřebci. Tímto tématem se podrobně zabývali Bowling a Touchberry (1990). V letech 1985–1986

v 5 oblastech Great Basin v USA odebrali 975 ferálních koním vzorky krve. Zjistili, že téměř 1/3 hříbat nebyla zplozena harémovým hřebcem a v harémech, ve kterých se vyskytoval více než jeden či dokonce více než dva dospělí hřebci, byl pouze v polovině případů jeden z hřebců otcem všech hříbat.

### **2.3.1 Estrus u březích a anovulujících klisen**

Estrus je běžně pozorovatelný u klisen, u kterých může dojít k zabřeznutí. Tedy u klisen, které nejsou březí a klisen ovulujících. Avšak jak bylo mnohými vědci zjištěno, estrus se může vyskytovat i u klisen březích, stejně jako u klisen, které prodělaly odstranění vaječnicků (ovarektomii) či u klisen anovulujících.

Dva neobvyklé aspekty mohou zapříčinit říjné chování během březosti. Prvním je, že se u klisen mezi 40. a 70. dnem z 340 denního období březosti vyvíjejí velké folikuly, které produkují žlutá tělíska. Estrogeny vylučované těmito folikuly mohou být dostačující pro stimulaci říjného chování (Ginther, 1979; Asa et al., 1983). Druhým aspektem je, v kontrastu k ostatním druhům, že klisny mohou být sexuálně aktivní i v případech, kdy nemůže dojít k zabřeznutí (po odstranění vaječnicků a během anovulační sezóny) (Asa et al., 1980). Samice většiny savčích druhů nevykazují během březosti říjné chování. Naopak u klisen je oddělení sexuálního chování od ovulace možné, a to i během březosti. Čím je to tedy způsobeno? Říjné chování se u klisen, kterým byly odstraněny vaječnický, a stejně tak u klisen v průběhu anovulační sezóny, vyskytuje i přes relativně nízkou hladinu estrogenu (estradiolu), neboť hladina progesteronu je taktéž nízká. U březích klisen je hladina progesteronu nejvyšší v první polovině březosti, poté klesá na hodnoty tak nízké, že již nejsou schopny vyvolat diestrus (Holtan et al., 1975). Hladina estrogenů je oproti tomu nejvyšší v druhé polovině březosti (Nett et al., 1973). Tato kombinace relativně nízké hladiny progesteronu a vysoké hladiny estrogenů společně s vyšší citlivostí klisen na estrogeny (v porovnání s ostatními domestikovanými druhy) podporuje pravděpodobnost říjného chování v pokročilém stádiu březosti (Nishikawa, 1959; Asa et al., 1983). V jeho projevech jsou mezi klisnami značné kvalitativní i kvantitativní rozdíly. Zatímco některé vykazují toto chování střídmě, například se příležitostně pokoušejí přiblížit se k hřebci a navázat s ním kontakt, jiné využívají kompletní soubor projevů říje, včetně postoje, kterým signalizují, že jsou připravené k páření. Projevy tohoto chování i mimo období říje jim pravděpodobně usnadňují udržení sociálního

uspořádání, ve kterém žijí s hřebci pospolu i mimo období rozmnožování (u většiny ostatních kopytníků se samci se samicemi shlukují jen po dobu reprodukční sezóny) (Crowell-Davis, 2007).

Výskytem estru u březích klisen se ve svém experimentu podrobně zabývali Asa et al. (1983). Jejich cílem bylo zjistit, zda se u březích klisen vyskytuje říje. Pro účely této studie bylo využito 12 pony klisen a 6 hřebců. Pro účely testování sexuálního chování byly vytvořeny harémové skupiny složené ze 4 klisen a 1 hřebce, které byly pro každé období sestavovány náhodně. Tři z testovaných klisen byly v prvním měsíci, dvě v druhém měsíci, pět ve třetím měsíci a dvě ve čtvrtém měsíci březosti. Pozorování bylo prováděno 20 minut denně po dobu 5 po sobě jdoucích dní, a to každý měsíc od září do července. Zaznamenáváno bylo chování indukující proceptivitu (vyhledávání hřebce, jeho následování, močení, předvádění se, zvedání ocasu), dále prekopulační (očíhávání klisny hřebcem, její olizování, jemné kousání a vzájemné doteky nozdrami), kopulační (naskakování, proniknutí, ejakulace) a nereceptivní (kopnutí hřebce a odchod od něj) chování. U žádné z klisen nedošlo za celou dobu pozorování k plnému rozvoji říje (jen 1 případ močení a zvedání ocasu) a pouze ve 4 případech došlo k naskočení hřebce na klisnu, avšak pokaždé bez následného proniknutí či ejakulace. Přestože nebylo pozorováno téměř žádné sexuální chování, sociální interakce jako přístup hřebce ke klisně, tzv. mutual grooming mezi klisnami či negativní reakce klisny vůči hřebci ano. Tyto interakce se vyskytovaly s vyšší průměrnou frekvencí či délkou na podzim, koncem jara a v létě. Žádné ze zaznamenaného chování se nelišilo v závislosti na měsíci březosti dané klisny.

Naopak výskyt estru u březích klisen pozorovali ve své studii Satoh a Hoshi (1933), a to až u 5 % z nich. Zajímavostí je, že se v těchto případech estrus neprojevoval zevní změnou genitálií, jako je tomu v případě pravého estru, ale chutí k páření.

Výskytem estru u klisen po ovarektomii (odstranění vaječnicků) a u klisen v průběhu anovulační sezóny se zabývali Asa et al. (1980). Pro účely studie bylo vybráno 5 hřebců, 10 klisen po ovarektomii a 10 anovulujících klisen. Jeden z celkového počtu pěti hřebců byl po vasektomii, ostatní hřebci byli fertilní. Pozorování bylo prováděno 15 po sobě jdoucích dní, každý z nich bylo sestavováno 5 skupin (harémů) složených vždy ze 2 klisen po ovarektomii, 2 klisen anovulujících a z 1 hřebce. Skupiny byly sestavovány náhodně, podmínkou však bylo, aby byla každá klisna testována s každým z pěti hřebců aspoň jednou.

U všech 20 klisen zahrnutých ve studii byly nejméně v jednom z dní, ve kterých probíhala studie, pozorovány proceptivní znaky estru. Klisny vykazovaly jak slabý, tak i klasický estrus, jejich proceptivita se projevovala zdvižením ocasu a močením v blízkosti hřebce a jeho následováním. To vše bylo doprovázeno hřebcovým naskočením, proniknutím a ejakulací.

## 2.4 Variabilita reprodukčního chování v rámci kopytníků

V období estru předchází samotné reprodukci tzv. námluvy. Jejich projevy, jak ze strany klisny, tak ze strany hřebce, byly blíže popsány v kapitole 2.2. I po samotném páření vykazují klisna s hřebcem určité obecné vzorce chování, které byly taktéž popsány v kapitole 2.2 (Feist & McCullough, 1976). Veškeré reprodukční chování je ale velmi individuální, může se odvíjet například od věku, fyzické kondice, tělesné velikosti, reprodukční zkušenosti a hierarchického postavení jedinců, přičemž věk a hierarchické postavení korelují s jejich reprodukčním úspěchem (viz kapitola 2.3.1) (Isvaran, 2005).

Vnitrodruhové strategie samčího reprodukčního chování kopytníků jsou velice různorodé, což je s podivem vzhledem k tomu, že znaky přinášející svým nositelům vysokou biologickou fitness vytlačí za pomoci přirozeného výběru znaky ostatní. Tyto strategie zahrnují obranu samic, obranu zdrojů (přesněji obranu teritorií obsahujících zdroje) a lek (lákání samic velkou agregací samců na určitém místě). Dá se říci, že variabilita pářících strategií je výsledkem kombinace vnitřních (věk, zdravotní stav, tělesná velikost) a vnějších (zejména hustota v rámci malých lokálních měřítek) faktorů. Dvěma nejběžnějšími z výše uvedených strategií, prostřednictvím kterých mohou samci usilovat o samice, je obrana samic a obrana zdrojů (Isvaran, 2005). První zmíněná má více forem. Jednou z nich je obrana harému, tedy relativně stabilní skupiny samic (kůň domácí, *Equus caballus*; jelen evropský, *Cervus elaphus*), druhou je snaha samců o reprodukci prostřednictvím následování říjných samic v pohlavně smíšených skupinách obsahujících více než jednoho dospělého samce (daněk evropský, *Dama dama*; buvol africký, *Syncerus caffer*), třetí způsob volí potulní samci, kteří se na krátký časový úsek shlukují a pokouší se spářit s říjnými samicemi (kozorožec horský, *Capra ibex*). Druhou nejčastější strategií, obranu zdrojů, využívají samci k přilákání samic do svých teritorií, aby se zde s nimi mohli pářit (antilopa losí, *Taurotragus oryx*; voduška puku, *Kobus vardonii*). Je třeba neopomenout zmínit, že si samci během života neosvojují jen jednu reprodukční strategii, ale běžně přepínají mezi dvěma i více, a to často

v průběhu jedné reprodukční sezóny. U mladých samců je například více pravděpodobné, že si osvojí neodbytnou nebo obtěžující taktiku, při které samici v říji pronásledují a snaží se s ní spářit, někdy i za pomoci násilí, zatímco dospělí samci mohou usilovat o samici díky obraně harému, teritoria se zdroji či teritoria určeného k leku. Relativně velcí samci si mohou dovolit vysoce nákladné, ale také vysoce výnosné způsoby k získání samice, jako je přítomnost při leku, zatímco menší samci mohou být nuceni přijmout strategie, které přinášejí méně výhod, co se páření týče (Isvaran, 2005).

#### **2.4.1 Korelace věku, dominance a reprodukčního úspěchu**

Seligsohn (1988) studoval hierarchii a reprodukční úspěch v 7 skupinách ferálních koní na ostrově Assateague. Zjistil, že klisny v hierarchii výše postavené mají větší pravděpodobnost, že porodí, než klisny v hierarchii postavení níže. Keiper a Houpt (1984) při pozorování stejné populace taktéž zjistili vyšší frekvenci porodů u klisen starších, které jsou podle některých studií s větší pravděpodobností klisnami dominantnějšími (Houpt & Keiper, 1982; Rutberg & Greenberg, 1990; Miller, 1995). To se potvrdilo i při studiu dvou druhů zeber, zebry stepní a zebry horské, u kterých klisny v hierarchii vysoce postavené rodily více přeživších potomků než klisny v hierarchii postavené níže a stejně tak bylo možné u těchto druhů pozorovat pozitivní korelaci mezi věkem a dominancí samice ve skupině (Schilder & Boer, 1987; Lloyd & Rasa, 1989; Pluháček et al., 2006). Powell (2008) pozoroval osm skupin ferálních koní na ostrově Assateague za účelem studia jejich sexuálního chování. Každá skupina obsahovala jednoho hřebce, od 2 do 7 dospělých klisen a jejich hříbata. Stejně jako ve výše uvedených studiích, které se zabývaly touto populací, i v této studii byla dominance korelována věkem. Zjistil také, že se hřebci častěji zapojují do sexuálních aktivit (například flémování, očichávání, naskakování, kopulace) s klisnami v hierarchii výše postavenými než s klisnami v hierarchii postavenými níže. V této studii také potvrdil svou hypotézu předpokládající snahu dominantních klisen o narušení kopulace mezi hřebcem a v hierarchii níže postavenou klisnou. Cameron et al. (2000) se taktéž zabývali korelací věku a reprodukčního úspěchu u klisen ferálních koní, tentokrát na Severním ostrově Nového Zélandu. I v tomto případě se samičí úspěch ve výchově potomků zvyšoval s jejich vzrůstajícím věkem. Starší klisny ( $n = 47$ ), které byly úspěšnější ve výchově hříbat, byly vůči nim více ochránářské v prvních 20 dnech jejich života. Reprodukční úspěch starších klisen

nebyl způsoben zvýšenou investicí klisen do mateřské péče, ale jejím lepším zacílením na nejvíce kritické období pro přežití hříběte (Cameron et al., 2000).

#### **2.4.2 Korelace věku a míry zabřeznutí**

Míra zabřeznutí korelována věkem byla studována u 137 klisen ferálních koní odchycených poblíž města Salmon v USA v říjnu roku 1980 (Seal & Plotka, 1983). Všem klisnám byly odebrány vzorky krve, které byly následně analyzovány za účelem zjištění hladiny progesteronu, luteinizačního hormonu, gonadotropinu a estradiolu-17 $\beta$  s cílem zjistit jejich reprodukční status. Klisny byly rozděleny do 11 věkových kategorií (1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10–12, 15–30), a kromě přítomnosti estru u nich byla pozorována i laktace a březost. Výsledkem bylo s věkem se zvyšující procento zabřeznutí, a to 36 % u klisen dvouletých, 67 % u tříletých, 57 % u čtyřletých, 63 % u pětiletých, 89 % u šestiletých, 85 % u sedmiletých, 78 % u osmiletých, 83 % u devítiletých, 93 % u klisen ve věku od 10 do 12 let a 100 % u klisen od 15 do 30 let. Klisny mladší dvou let nebyly březí.

Studie na stejné téma byla provedena i u 553 ferálních klisen ze tří různých populací v Nevadě, Oregonu a Wyomingu v USA (Wolfe & MacMullen, 1989). V této studii bylo zjišťování březosti u 121 klisen prováděno jinou metodou než ve studii předchozí, konkrétně metodou rektální palpace, která je obecně považována za přesnější proceduru, než jakou je hormonální analýza vzorků krve. Průměrná míra zabřeznutí u klisen dvouletých a starších čítala 57 % (Nevada), 61 % (Oregon) a 81, 4 % (Wyoming). Konkrétně v populaci v Nevadě byla míra zabřeznutí 49 % u klisen dvouletých, 61 % u klisen tříletých, 88 % u klisen čtyřletých, 67 % u klisen pětiletých, 73 % u klisen šestiletých, 55 % u klisen sedmiletých, 58 % u klisen osmiletých, 12 % u klisen devítiletých a 57 % u klisen desetiletých a starších. V populaci v Oregonu byla míra zabřeznutí 33 % u klisen dvouletých, 40 % u klisen tříletých, 69 % u klisen čtyřletých, 0 % u klisen pětiletých, 80 % u klisen šestiletých, 90 % u klisen sedmiletých, 50 % u klisen osmiletých, 50 % u klisen devítiletých a 75 % u klisen desetiletých a starších. V populaci ve Wyomingu byla průměrná míra zabřeznutí 71 % u klisen dvouletých, 82 % u klisen tříletých, 82 % u klisen čtyřletých, 100 % u klisen pětiletých, 60 % u klisen šestiletých, 67 % u klisen sedmiletých, 94 % u klisen osmiletých, 100 % u klisen devítiletých a 80 % u klisen desetiletých a starších. Z výsledků je zřejmé, že v této studii nemůžeme pozorovat s věkem se zvyšující procento zabřeznutí.

Linklater et al. (2004) se také zabývali mírou zabřeznutí ve vztahu k věku, a to u populace čítající 413 ferálních klisen žijících na Novém Zélandu. Březost klisen byla zjišťována pomocí metody EIA (enzyme immunoassay), pomocí které se zjišťuje koncentrace estron sulfátu v trusu (Linklater et al., 2000). Procenta udávající míru zabřeznutí vzhledem k věku byla vypočítána jako průměry z výsledků testů březosti populace. Výsledkem byl, jako u první studie, zvyšující se počet zabřeznutí se vzrůstajícím věkem klisen, a to z 38 % u klisen tříletých, až po 89 % u klisen pětiletých a starších.

### **2.4.3 Korelace věku a míry porodnosti**

Je logické předpokládat, že míra zabřeznutí bude vykazovat vyšší průměrné hodnoty než míra porodnosti, neboť březost některých klisen může skončit potratem nebo resorpcí plodu (Wolfe, 1986).

Linklater et al. (2004), kteří se zabývali mírou zabřeznutí ve vztahu k věku, která byla popsána v předchozí kapitole, se zabývali i mírou porodnosti ve vztahu k věku. Zjistili zvyšující se míru porodnosti se zvyšujícím se věkem klisen, konkrétně 1,9 % u klisen ve věku od 2 do 3 let, 20 % u klisen ve věku od 3 do 4 let, 42,1 % u klisen od 4 do 5 let a 61,5 % u klisen pětiletých a starších.

Ke stejnému výsledku, tedy ke zvyšující se míře porodnosti se vzrůstajícím věkem klisen, došli v osmileté studii reprodukce u ferálních koní na ostrově Assateague i Keiper a Houpt (1984). Žádná z klisen mladších tří let neporodila hříbě. Míra porodnosti tříletých klisen byla 23 %, čtyřletých 46 %, pětiletých 53 % a šestiletých 69 %.

V další studii zabývající se mírou porodnosti u ferálních koní, tentokrát v Montaně v USA, byla její hodnota stejně jako v předchozí studii nulová u klisen mladších tří let, hodnota pro klisny tříleté byla 42 %, čtyřleté 37 %, pětileté 42 % a šestileté 45 %. Nejvyšší hodnoty byly zaznamenány u klisen devítiletých a čtrnáctiletých, a to 78 a 71 %. Jak je z výsledků patrné, v této studii nelze pozorovat zvyšující se míru porodnosti se vzrůstajícím věkem. Tento fakt může být způsoben zvýšenou mortalitou klisen z důvodu krutých zimních podmínek v letech 1977 a 1983 (sběr dat 1970–1986) (Garrott & Taylor, 1990).

Pozitivně korelovala míra porodnosti s věkem u ferálních klisen z Nevady v USA v práci Garrotta et al. (1991). Zde docházelo ke zvyšování míry porodnosti od 26,3 % u klisen tříletých, přes 31,2 % u čtyřletých, 34,8 % u pětiletých, 40 % u šestiletých až desetiletých až

po 41,7 % u klisen jedenáctiletých až patnáctiletých. U klisen starších poté docházelo k postupnému snižování míry porodnosti na 37,9 % u klisen šestnáctiletých až dvacetiletých a 33 % u klisen starších dvaceti let.

Vysvětlením zvyšující se míry porodnosti u starších klisen je hlavně vyšší míra jejich zabřeznutí oproti klisnám mladším, a také nižší novorozenecká mortalita a mortalita plodu, neboť obě tyto hodnoty mohou být zvláště vysoké u mladých klisen a klisen prvorodiček (Linklater et al., 2004).

#### **2.4.4 Korelace sociálních vazeb mezi nepříbuznými samicemi a reprodukčního úspěchu**

Tímto tématem se ve své studii ferálních koní na Novém Zélandu zabývali Cameron et al. (2009). Pro účely této studie bylo vybráno 55 dospělých klisen. Reprodukční úspěch zkoumaných klisen byl měřen pomocí úspěšnosti porodů a míry úmrtí hříbat v období od jejich narození do prvního roku života. Ukázalo se, že sociální vazby mezi nepříbuznými klisnami zvyšují jejich reprodukční úspěch, neboť vytváření skupin složených z nepříbuzných klisen redukuje sexuální obtěžování (tzv. harassment) ze strany hřebce, které reprodukční úspěch klisen snižuje. Na zvýšení reprodukčního úspěchu ve skupinách nepříbuzných samic může mít vliv i tzv. allogrooming, tedy vzájemná péče o srst. Bylo totiž prokázáno, že allogrooming prováděný na spodní části krku vede ke snížení frekvence srdečního tepu daného jedince a tedy k uklidňujícímu efektu (Feh & de Mazières, 1993).

#### **2.5 Převrácení sexuálních rolí – když samci vybírají**

Preference partnera a souboj o partnera jsou dva mechanismy, díky kterým se může vyskytnout reprodukční bias mezi jedinci (Powell, 2008). Ve většině studií je volba partnera nahlížena z pohledu samice, o které se předpokládá, že do reprodukce investuje více než samec (Trivers, 1972). Reprodukční úspěch samic je závislý na kvalitě samce, s nímž se samice páří, zatímco samčí reprodukční úspěch se odvíjí primárně od počtu samic, které mohou být samcem oplodněny (Powell, 2008). Protože samice investují do reprodukce více než samci a jejich reprodukční úspěch se odvíjí od kvality samce, předpokládá se, že jsou při výběru partnera více selektivní (Davies et al., 2012). Darwin (1872) přišel s tvrzením, že samci mají v některých případech možnost výběru sexuálního partnera.

Samčí preference pro různorodé samičí znaky byly opravdu u řady taxonů, například bizona amerického (*Bison bison*), jehly mořské (*Syngnathus typhle*) či holuba skalního (*Columba livia*) pozorovány (Burley & Moran, 1979; Berger, 1989; Berglund & Rosenqvist, 1993). U některých taxonů (vlk obecný, *Canis lupus*; hyena skvrnitá, *Crocuta crocuta*) bylo prokázáno, že samci při výběru své sexuální partnerky preferují dominantní samice, tedy samice s vysokým potenciálem pro produkci přeživšího potomstva, čímž maximalizují svůj reprodukční úspěch (Derix & Van Hooff, 1995; Szykman et al., 2001). Nejenže je u některých druhů přítomna samčí preference a samčí volba, ale dokonce i kompetice o sexuálního partnera je za určitých sociálních a ekologických podmínek údělem samic (Berglund et al., 1993; Cunningham & Birkhead, 1998). Agrese mezi samicemi při snaze o získání pářících příležitostí byla mimo jiné pozorována i u kopytníků, konkrétně u samic jelena evropského (*Cervus elaphus*) a koně převalského (*Equus przewalskii*) (Mackler & Dolan, 1980; Bebié & McElligott, 2006). V průběhu kompetice samic o samce může být samice pokoušející se o spáření se samcem vyrušena jinou samicí, která se snaží přiblížit do blízkosti samce a druhou samicí vytlačit.

### **3. Experimentální část**

#### **3.1 Cíle**

Cílem této diplomové práce bylo zjistit, zda variabilita namlouvacího chování mezi hřebcem a klisnou koreluje s individuálními charakteristikami klisny. Předpokládali jsme, že délka námluv je ovlivněna například věkem a intervencí od ostatních klisen. Dále nás zajímalo, zda se behaviorální charakteristiky námluv v rámci konkrétních párů mění. Sekundárním cílem bylo ozřejmit roli tzv. asistujících klisen při námluvách a páření a popsat chování potomků klisen během aktu. Jako individuální charakteristiky klisen jsme zohlednili například jejich věk a paritu. Očekávali jsme zjištění konkrétních vzorců chování v rámci námluv či páření v závislosti na individuálních charakteristikách klisny. Tyto behaviorální vzorce by mohly sloužit například pro zvýšení šance na úspěšnost reprodukce jedinců v člověkem kontrolovaných chovech.

## 3.2 Hypotézy

Předpokládáme, že:

- námluvy budou mít v rámci konkrétních párů podobný průběh
- iniciátorem prvního kontaktu v rámci páru bude častěji hřebec (neboť hřebec počtem páření v rámci jedné reprodukční sezóny zvýší počet svých potomků, kdežto klisna nikoliv)
- námluvy mezi hřebcem a starší klisnou budou kratší než námluvy mezi hřebcem a mladší klisnou
- pokud bude klisna během námluv vykazovat vůči hřebci agresivní chování, námluvy svým odchodem či útekem ukončí
- pokud u hřebce během námluv nebude pozorována erekce, tak interakci ukončí svým odchodem

## 3.3 Metodika

### 3.3.1 Subjekty

Pro účely této diplomové práce byla k dispozici 4 stáda semi-ferálních koní a jedno stádo koní domácích, u kterých docházelo k sestavení harému pouze po část roku, konkrétně v období žádané reprodukce. Hřebec byl ve společnosti klisen volně po dobu dvou měsíců, díky čemuž byl přítomen u více jejich estrálních cyklů, což umožňovalo větší šíři behaviorálních projevů v rámci námluv a případného následného páření, a to bez lidského zásahu. V prvním semi-ferálním stádě jsme měli k dispozici konkrétně 12 klisen a 1 hřebce (tab. 1), v druhém stádě 14 klisen a 1 hřebce (tab. 2), ve třetím stádě 4 klisny a 1 hřebce (tab. 3), ve čtvrtém stádě 5 klisen a 1 hřebce (tab. 4) a v pátém stádě domácích koní taktéž 5 klisen a 1 hřebce (tab. 5). Co se týče plemenného zařazení koní v jednotlivých stádech, první čtyři stáda se skládala z koní plemene exmoorský pony (obr. 2 a obr. 3), což je plemeno původem z Velké Británie a také nejprimitivnější pony plemeno ze všech původních na Britských ostrovech (Gates, 1979; Hovens & Rijkers, 2013). Páté stádo bylo složeno z koní plemene merénský kůň, tedy plemene původem z Francie (Leroy et al., 2009) (obr. 4 a obr.

5). V každém ze stád se spolu s klisnami a hřebcem vyskytovala hříbata narozená v minulých letech. Všichni pozorovaní jedinci byli v dobré kondici.



Obrázek 2 - Hřebec plemene exmoorský pony. Foto: Adéla Boušková



Obrázek 3 - Klisna plemene exmoorský pony s hříbětem. Foto: Michal Köpping



Obrázek 4 - Hřebec plemene merenský kůň. Foto: Tereza Huclová



Obrázek 5 - Klisna plemene merenský kůň s hříbětem. Foto: Tereza Huclová

Tabulka 1 - Údaje o klisnách a hřebci z lokality Milovice

Jméno koně	Pohlaví	Datum narození	Počet porodů
Burrowhill Hell's Angel	F	1. 1. 2003	4 (2006, 2016, 2017, 2018)
Cillechuimen Kylin	F	1. 1. 2006	5 (2010, 2011, 2016, 2017, 2018)
Fidelia	F	1. 1. 2006	5 (2010 <sup>+</sup> , 2012, 2016, 2017, 2018)
Greensclough Fancy Day	F	1. 1. 2009	2 (2016 <sup>+</sup> , 2018)
Hirondelle Myrtle	F	1. 1. 2009	2 (2016, 2019)
Knightoncombe Acanthis	F	1. 1. 2002	2 (2016, 2018)
Knightoncombe Curlew II	F	1. 1. 2005	5 (2009, 2011 <sup>+</sup> , 2016, 2017, 2018)
Knightoncombe Ruby Tiger	F	1. 1. 2005	5 (2009, 2011, 2016, 2017, 2018)
Millie of Blackbanks	F	1. 1. 2010	3 (2016, 2017, 2018)
Northcroft Firestarter	M	1. 1. 2008	–
Tawbitts Fanny	F	1. 1. 2010	3 (2016, 2017, 2018)
Tawbitts Tammy	F	1. 1. 2010	3 (2016, 2017, 2018)
Woton Diacia	F	1. 1. 2001	0

Tabulka 2 - Údaje o klisnách a hřebci z lokality Benátky nad Jizerou

Jméno koně	Pohlaví	Datum narození	Počet porodů
Anchor Appletizer	F	1. 1. 2005	3 (2009, 2017, 2018)
Anchor Foxglove	F	1. 1. 2010	2 (2017, 2018)
Ashtonfarm Diane	F	1. 1. 2011	1 (2018)
Ashtonfarm Hazel	F	1. 1. 2011	3 (2017, 2018, 2019)
Ashtonfarm Jenny	F	1. 1. 2011	1 (2018)
Ashtonfarm Niki	F	1. 1. 2012	0
Burrowhill Fillippa	F	1. 1. 2012	3 (2015, 2017, 2018)
Coedywern Oleander	F	1. 1. 2005	1 (2017)
Foxtrot	F	1. 1. 2009	4 (2015, 2016, 2017, 2018)
Hawkwell Compact Pussycat	F	1. 1. 2010	1 (2018)
Spritzer	F	1. 1. 2001	7 (2005†, 2006, 2007, 2008, 2009†, 2012†, 2018)
Tawbitts Jasmine	F	1. 1. 2005	3 (2011, 2017†, 2018)
Tawbitts Mystic Merlin	M	1. 1. 2008	–
Thuja	F	1. 1. 2009	4 (2013†, 2016, 2017, 2018)
Waltersgay Pussy Willow	F	1. 1. 2002	4 (2010, 2011†, 2017, 2018†)

Tabulka 3 - Údaje o klisnách a hřebci z lokality Havraníky

Jméno koně	Pohlaví	Datum narození	Počet porodů
Danelaw Tivoli	F	1. 1. 2009	0
Godsgrace Red Champion	F	1. 1. 2011	1 (2017)
Grisi	M	1. 1. 2014	–
Hardicott Twix	F	1. 1. 2008	2 (2013, 2017)
Waltersgay Rosebud	F	1. 1. 2004	3 (2008, 2011, 2015)

Tabulka 4 - Údaje o klisnách a hřebci z lokality Mašovice

Jméno koně	Pohlaví	Datum narození	Počet porodů
Burrowhill Blonde Rose	F	1. 1. 2012	0
Burrowhill Serpentine	F	1. 1. 2013	0
Burrowhill Sharolais	F	1. 1. 2013	0
Galaxy Cassiopia	F	1. 1. 2002	3 (2009, 2015, 2016)
Hardicott Troy	M	1. 1. 2008	–
Tawbitts Diana	F	1. 1. 2011	0

Tabulka 5 - Údaje o klisnách a hřebci z lokality Chrastiny

Jméno koně	Pohlaví	Datum narození	Počet porodů
Jacaranda d'Autet	F	11. 3. 1997	8 (2004, 2007, 2008, 2009, 2010, 2013, 2015, 2016)
Perly	F	20. 4. 2003	8 (2008, 2009, 2010, 2012, 2013, 2015, 2016, 2017)
Ramountcho d'Olmes	M	29. 3. 2005	–
Tosca	F	1. 5. 2007	5 (2012, 2013, 2014, 2016, 2017)
Touha	F	8. 4. 2007	5 (2012, 2013, 2014, 2016, 2018)
Unika	F	7. 5. 2008	1 (2016)

### 3.3.2 Prostory, podmínky, význam

Dvě stáda koní plemene exmoorský pony se nacházejí ve Středočeském kraji. První z nich v Milovicích v okrese Nymburk v ohrazeném výběhu, který v době pozorování zabíral území o rozloze 40 ha, následně byl rozšířen na 115 ha (50.2330194N, 14.8907406E), druhé v Benátkách nad Jizerou v okrese Mladá Boleslav ve výběhu o rozloze 120 ha (50.2874072N, 14.8683781E). První z výše uvedených stád se ve výběhu vyskytuje i se stádem turů (*Bos promigenius f. taurus*), kteří vznikli procesem zpětného šlechtění s cílem co nejvíce se podobat již vyhynulým praturům (*Bos primigenius*). Druhé výše zmíněné stádo sdílí svůj ohrazený prostor se stádem zubrů evropských (*Bison bonasus bonasus*). Další dvě stáda koní plemene exmoorský pony se nacházejí v Jihomoravském kraji. První z nich v Havraníkách v okrese Znojmo ve výběhu o rozloze 25 ha (48.8056592N, 15.9886758E), druhé v Mašovicích ve stejném okrese ve výběhu o rozloze 10 ha (48.8464906N, 15.9633767E). Tato stáda se prostřednictvím spásání vegetace podílí na záchraně řady ohrožených druhů rostlin a živočichů (Dostál et al., 2014). Stádo koní plemene merénský kůň se nachází v Chrastinách v okrese Písek v Jihočeském kraji ve výběhu o rozloze 10 ha (49.3155211N, 14.2120339E). Všechna stáda koní plemene exmoorský pony jsou chována v semi-ferálních podmínkách, tedy jedinci nejsou dokrmováni, jsou chováni v ohrazeném prostoru, stáda jsou sestavována uměle a hříbata jsou z nich odebírána, nedochází zde k veterinární péči a koně jsou každoročně sháněni z důvodu jejich čipování a zápisu do plemenné knihy.

### 3.3.3 Pozorování

Pro účely pozorování jsem měla navržených několik vzorců. Prvním z nich byl vzorec využívaný při pozorování stád v Milovicích a Benátkách nad Jizerou, kdy každá klisna byla pozorována v období pravděpodobného výskytu poporodní říje, tedy 7.–14. den po porodu, vždy po dobu 8 hodin denně. Další vzorec jsem aplikovala na stáda v Havraníkách a Mašovicích. V těchto lokalitách jsem pozorovala chování koní, kteří byli pohromadě poprvé, tedy jsem pozorovala nově vytvořená stáda, a to opět po dobu 8 hodin denně. Třetí a poslední pozorovací vzorec jsem aplikovala na stádo v Chrastinách, kde jsem sledovala interakce koní ve stádě sestaveném z hřebce a klisen, se kterými se ve stádě již dříve vyskytoval, byly pro něj tedy známé. Pozorování probíhalo v prvních pěti dnech po sestavení stáda, tedy v den vypuštění hřebce do skupiny klisen a pak čtyři následující dny, a to stejně jako v předchozích případech po dobu 8 hodin denně. Veškeré interakce mezi fokální klisnou a hřebcem byly natáčeny na videokameru (Panasonic SDR-S50). Taktéž byly natáčeny interakce mezi hřebcem a jinou než fokální klisnou, tedy předmětem zájmu byly interakce spojené nejen s poporodní, ale i klasickou říjí. Celkový počet pozorovacích dní byl 30, celková doba pozorování byla 240 hodin (88 hodin Benátky nad Jizerou, 96 hodin Milovice, 8 hodin Havraníky, 8 hodin Mašovice, 40 hodin Chrastiny).

Z časového hlediska byly zaznamenávány tyto interakce:

- čas první interakce mezi hřebcem a klisnou
- čas skoku hřebce na klisnu
- čas průniku hřebce do klisny
- čas seskoku hřebce z klisny

Z hlediska chování pak interakce následující:

- před námluvami – iniciátor kontaktu, forma prvního kontaktu (vokalizace, následování, močení, flémování, nastavení zádě, dávání ocasu na stranu, blýskání), úspěšnost/neúspěšnost prvního kontaktu
- v samotném průběhu námluv – ze strany hřebce – olizování, očichávání, jemné okusování; ze strany klisny – pozitivní – podupávání, ržání, negativní – hrozba,

kopnutí, vzájemné – doteky nozdrami; reakce klisny na naskočení hřebce – stání, popocházení, utíkání, kopnutí

- po reprodukci – ze strany klisny – klid, hrozba, kopnutí, odchod; ze strany hřebce – klid, flémování, močení, odchod, ejakulace ano/ne

Při stanovování typů chování a jejich definic jsem vycházela z článků Asa et al, 1979, Clayton et al., 1981 a Crowell-Davis, 2007.

### 3.3.4 Zkratky chování a jeho charakteristika

K – iniciátor kontaktu klisna: Klisna, která se za pomoci optického, zvukového či pachového signálu pokouší o kontakt s hřebcem za účelem budoucí reprodukce.

H – iniciátor kontaktu hřebec: Hřebec, který se za pomoci optického, zvukového či pachového signálu pokouší o kontakt s klisnou za účelem budoucí reprodukce.

V – vokalizace: Zvukové navození kontaktu s druhým jedincem prostřednictvím ržání.

1 – následování klisna: Klisna následuje hřebce v reakci na jeho optické, zvukové či pachové signály.

2 – následování hřebec: Hřebec následuje klisnu v reakci na její optické, zvukové či pachové signály.

M – močení: Močení klisny během námluv s typickým postojem zahrnující zdvižení ocasu.

B – blýskání: Rytmické otevírání klitorisu (obr. 6).



Obrázek 6 - Blýskání. Foto: Adéla Boušková

Z – nastavení zádě: Klisna otáčí své tělo tak, aby její zadní nohy směřovaly směrem k hřebci.

T – ocas na stranu: Klisna dává ocas na stranu, aby hřebec mohl vidět její hráz.

E – erekce: Ztopoření hřebcova penisu v důsledku vizuální stimulace ze strany klisny.

F – flémování: Nasávání pachů klisniny hráze nebo moči hřebcem, přičemž má hřebec zdviženou hlavu a ohrnutý horní pysk.

O – olizování: Hřebec se dvoří klisně prostřednictvím olizování částí jejího těla.

C – očichávání: Hřebec očichává vnější genitály klisny za účelem zjištění informací o její reprodukční připravenosti (obr. 7).



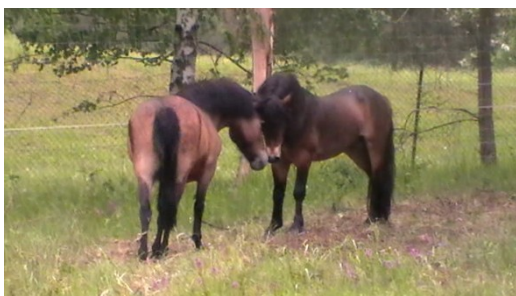
Obrázek 7 - Očichávání. Foto: Adéla Boušková

G – okusování: Hřebec se dvoří klisně prostřednictvím jemného okusování částí jejího těla.

X – podupávání: Receptivní klisna podupává v reakci na hřebcovy námluvy.

Y – ržání: Receptivní klisna ržá v reakci na hřebcovy námluvy.

D – doteky nozdrami: Klisna s hřebcem se v průběhu námluv vzájemně dotýkají nozdrami (obr. 8).



Obrázek 8 - Doteky nozdrami. Foto: Adéla Boušková

Q – stání: Klisna hřebci usnadňuje naskočení klidným stáním na místě.

P – popocházení: Klisna hřebci komplikuje naskočení popocházením z místa na místo.

U – utíkání: Klisna hřebci znemožňuje naskočení utíkáním pryč.

+ – odchod/útěk hřebec: Hřebec po hrozbě ze strany klisny či z důvodu nezájmu odejde či odběhne.

L – hrozba: Klisna hřebci hrozí stažením uší dozadu nebo náznakem případného kopnutí zdvižením zadní nohy.

A – kopnutí/kousnutí: V případě neúspěšnosti hrozby klisna hřebce kopne jednou nebo oběma zadními nohama nebo ho kousne (obr. 9).



Obrázek 9 - Kopnutí. Foto: Tereza Huclová

N – naskočení: Naskočení hřebce na klisnu za účelem reprodukce (obr. 10).



Obrázek 10 - Naskočení: Foto: Adéla Boušková

R – průnik: Vsunutí hřebcova ztopořené penisu do klisniny vagíny.

S – seskočení hřebce: Seskočení hřebce z klisny.

J – ejakulace: Vypuzení spermatu ze ztopořené penisu hřebce do vagíny klisny.

I – klid: Hřebec/klisna klidně stojí nebo se pase vedle jedince, se kterým se páří/a.

W – odchod klisna: Klisna (po reprodukci) od svého sexuálního partnera odejde.

? – odchod hřebec: Hřebec (po reprodukci) od svého sexuálního partnera odejde.

\* – žádná aktivita

### 3.3.5 Statistická analýza dat

Videozáznam byl zpracován v programu The Observer XT. Opakovatelnost chování během námluv byla analyzována pomocí ICC (Intraclass Correlation Coefficient) pro každý pár, který byl společně pozorován více než jednou. ICC vyjadřuje míru spolehlivosti odvozenou z jednocestné ANOVY (Bartko, 1966). Tento postup lze použít jako odhad opakovatelnosti mezi rozdílnými pozorováními (Bartoš et al., 2007; Allen-Arave et al., 2008; Stanley & Dunbar, 2013; Ceacero et al., 2014). Spearmanovým koeficientem (Spearman's rho) byla testována korelace mezi vypočtenou opakovatelností chování pro každou dvojici

a věkem dotyčných klisen a hřebců a také mezi věkem klisny (roky) a délkou trvání námluv (sekundy). Studentův T-test byl použit k nalezení rozdílů v opakovatelnosti chování každého páru a přítomnosti či nepřítomnosti předchozí pářící zkušenosti klisny (ano/ne), stejně tak přítomnosti či nepřítomnosti pokusů o námluvy v době poporodního estru.

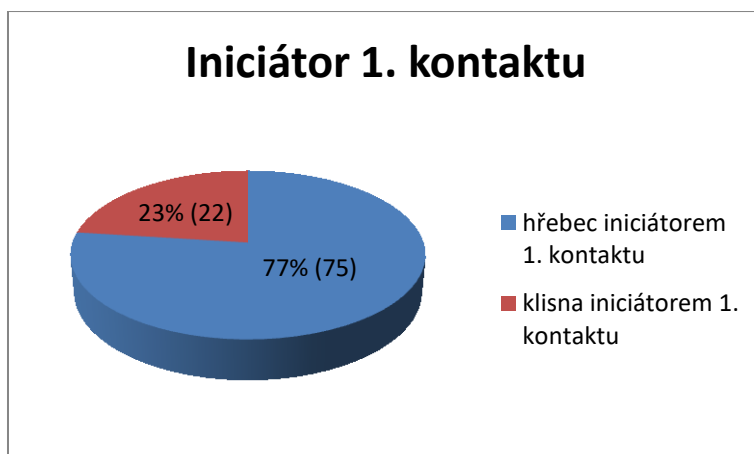
Poté byly provedeny  $\chi^2$  testy za účelem zjištění vzorců chování během námluv v souvislosti s iniciátorem prvního kontaktu (hřelec nebo klisna), identitou iniciátora konce interakce (hřelec, klisna, jiná klisna), a formou ukončení námluv (kdo – klisna vs. hřelec, jak – odchod vs. útěk). Mann-Whitney U test a Kruskal Wallis test byly použity za účelem detekování rozdílů mezi zmíněnými kategoriemi a délkou námluv, časem stráveným vzájemným očíháváním a délkou trvání naso-nasálního kontaktu.

Určité chování klisny (například okusování, blýskání, nastavování zádě, dávání ocasu na stranu, kopání/kousání, stání a utíkání) bylo zaznamenáno, avšak nebylo testováno, a to z důvodu jeho nízkého výskytu.

## 4. Výsledky

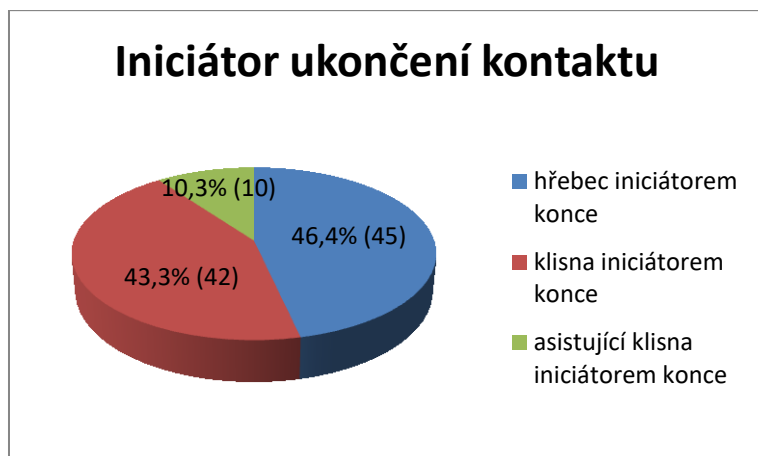
### 4.1 Výsledky popisné

Celkem bylo analyzováno 97 videí. Počet klisen figurujících v těchto videích byl 19 a počet hřebců 5. Z 97 videí obsahujících námluvy mezi hřelcem a klisnou zahrnovalo 6 páření. V 75 případech byl iniciátorem prvního kontaktu hřelec, ve 22 případech jím byla klisna (graf 1).



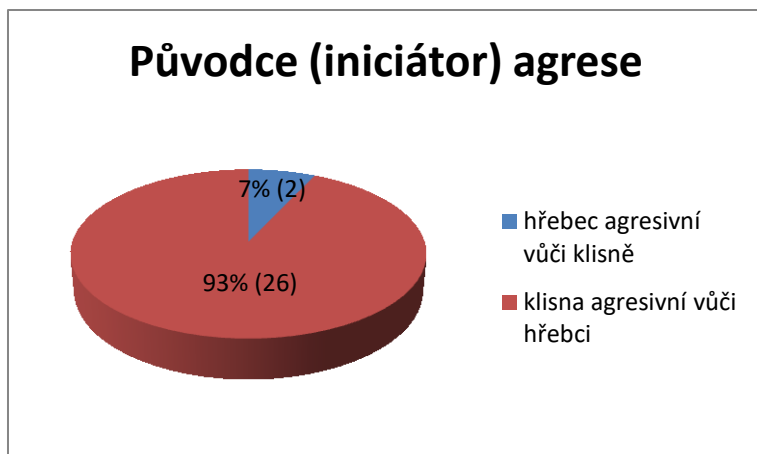
Graf 1 - Znárodnění poměru iniciace 1. kontaktu

Vokalizace během prvního kontaktu byla zaznamenána 22krát. Iniciátorem konce kontaktu mezi hřebcem a klisnou byl v 45 případech hřebec, ve 42 případech jím byla klisna a v 10 případech jím byla asistující klisna (klisna nacházející se v bezprostřední blízkosti namlouvajícího či rozmnožujícího se páru) (graf 2).



Graf 2 - Znárodnění poměru iniciace ukončení kontaktu

Co se týče bližší specifikace chování hřebců, celkem bylo natočeno 13 erekcí, 45 očíhávání klisny hřebcem, v 5 případech hřebec klisnu okusoval, 40krát během námluv či páření vokalizoval, jednou hřebec klisnu kousnul a jednou kopnul, 11krát bylo zaznamenáno naskočení a ve stejném počtu seskočení, 6krát byl v rámci páření zaznamenán průnik hřebcova penisu do klisniny pochvy. Pozorované chování klisen během námluv a páření je následující. Ve 28 případech klisna během námluv močila, ve 2 případech blýskala (definice tohoto chování viz. kapitola 3.3.4), 6krát bylo u receptivní klisny zaznamenáno nastavení zádě směrem ke hřebci a ve stejném počtu i dávání ocasu na stranu. Podupávání v reakci na hřebcovu přítomnost bylo pozorováno celkem 14krát, 20krát klisna hřebci hrozila, ve 4 případech ho kopl a ve 2 kousla. Iniciátorem agrese byla tedy častěji klisna, a to ve 26 případech z celkových 28 (graf 3).



Graf 3 - Znáznornění poměru iniciace agrese

2krát klisna hřebce okusovala, pokaždé však bylo toto chování vzájemné, tzv. mutual grooming (definice viz. kapitola 2.2). 25krát klisna v průběhu námluv ržála, v 5 případech v reakci na hřebcovo naskočení stála, ve 4 popocházela a ve 4 utíkala. V 11 případech byla ze strany klisny pozorována vůči hřebci netečnost. Ke vzájemným dotekům nozdrami došlo 38krát a ve 2 případech vedle sebe po páření hřelec s klisnou zůstali klidně stát.

## 4.2 Výsledky statistické

V programu IBM® SPSS® Statistics bylo analyzováno 94 namlouvacích interakcí v rámci 15 párů hřelec–klisna. Byla zjištěna vysoká variabilita v opakovatelnosti behaviorálních vzorců (ICC od 0,235 do 0,832). Pozorovaný index opakovatelnosti neměl souvislost s věkem klisny ( $\rho = -0,194$ ,  $p = 0,472$ ) nebo hřebce ( $\rho = -0,119$ ,  $p = 0,661$ ). Podobně, ani pářicí zkušenost klisny ( $t = 0,569$ ,  $p = 0,578$ ) nebo námluvy během poporodního estru ( $t = -0,070$ ,  $p = 0,945$ ) neměly vliv na index opakovatelnosti. Délka trvání námluv nebyla ovlivněna věkem klisny ( $\rho = -0,056$ ,  $p = 0,591$ ).

Pokud byl iniciátorem námluv hřelec, přítomnost erekce byla mnohem častější oproti situaci, kdy byla iniciátorem námluv klisna (18,1 % vs. 0 %) ( $\chi^2 = 4,610$ ,  $p = 0,032$ ), stejně tak pravděpodobnost, že klisna bude podupávat (8,3 % vs. 31,8 %;  $\chi^2 = 7,799$ ,  $p = 0,005$ ) nebo ržát (19,4 % vs. 45,5 %;  $\chi^2 = 5,996$ ,  $p = 0,014$ ) se snižovala. Naopak, pravděpodobnost projevení lhostejnosti vůči hřebci ze strany klisny se zvyšovala (13,9 % vs. 0 %;  $\chi^2 = 5,996$ ,  $p = 0,014$ ). Naskakování mělo taktéž tendenci být častější v případě, že byl iniciátorem námluv hřelec (15,3 % vs. 0 %;  $\chi^2 = 3,807$ ,  $p = 0,051$ ). Navíc, byť ne signifikantně, bylo zřetelně

pravděpodobnější, že interakce skončí pářením, pokud byla interakce iniciována hřebcem (8,3 % vs. 0 %;  $\chi^2=1,958$ ,  $p=0,162$ ). Prekopulační vokalizace, vokalizace v průběhu námluv, močení nebo hrozba ze strany klisny, identita ukončovatele a forma ukončení (kdo odešel – klisna vs. hřebec, jak – odchod vs. útěk) nebyla ovlivněna identitou iniciátora námluv. Co se týče aktivit měřených v čase, očichávání trvalo déle ( $U=466,5$ ,  $p=0,002$ ) a naso-nasální kontakt byl kratší ( $U=492,5$ ,  $p=0,002$ ) v případě, že byly námluvy iniciovány hřebcem.

V rámci analýzy vzorců chování spojených s identitou iniciátora ukončení interakce se iniciátor interakce, výskyt vokalizací před nebo během interakce, podupávání, ržání a lhostejnost vůči hřebci ze strany klisny, páření a délka námluv neukázaly být signifikantní. V případě, že u hřebce nastala erekce, bylo vysoce pravděpodobné ukončení námluv klisnou. Tento fakt neměl spojitost s ukončením námluv hřebcem nebo jinou klisnou (30 %, 2,3 %, 0 %, v tomto pořadí;  $\chi^2=15,313$ ,  $p<0,001$ ). Podobně, pokud došlo k naskakování, bylo pravděpodobnější ukončení námluv klisnou (25 %, 2,3 %, 0 %;  $\chi^2=11,957$ ,  $p=0,003$ ). V případě močení namlouvající se klisny byly námluvy často přerušovány další klisnou (zatímco 27,5 % námluv ukončených klisnami a 22,7 % námluv ukončených hřebci zahrnovalo močení, pokud byly námluvy ukončeny další klisnou, zahrnovaly tyto námluvy močení v 70 % případů ( $\chi^2=8,880$ ,  $p=0,012$ ). Pokud klisna hrozila hřebci během námluv, převážně také pak námluvy ukončila (84,2 %, 5,3 %, 10,5 %,  $\chi^2=18,492$ ,  $p<0,001$ ). Očichávání trvalo déle v případě, že byly námluvy ukončeny hřebcem a další klisnou, a bylo kratší v případě, že byly námluvy ukončeny klisnou ( $H=8,424$ ,  $p=0,015$ ). Naso-nasální kontakt byl nejkratší v případě, že byly námluvy ukončeny další klisnou ( $H=7,249$ ,  $p=0,027$ ).

Hřebec odešel z místa námluv pokaždé, když on sám či další klisna ukončila interakci. Pokud však byly námluvy ukončeny klisnou, hřebec odešel ve 40 % případů, zatímco klisna odešla v 60 % případů ( $\chi^2=43,509$ ,  $p<0,001$ ). Pokud byl pár vyrušen další klisnou, ten, kdo odešel, v 70 % případů utíkal, zatímco pokud byly námluvy ukončeny klisnou či hřebcem, ten, kdo místo opustil, odešel (62,5 % vs. 75 %) ( $\chi^2=7,418$ ,  $p=0,025$ ). Pokud měl hřebec erekci, klisna odešla v 92,3 % případů, pokud neměl, odešel hřebec v 86,4 % případů ( $\chi^2=37,568$ ,  $p<0,001$ ). Pokud došlo k naskočení, klisna odešla v 90,9 % případů, pokud nedošlo, byl tím, kdo poté odešel, hřebec, a to v 84,3 % případů ( $\chi^2=29,757$ ,  $p<0,001$ ). V případě, že došlo k páření, klisna nakonec odešla v 83,3 % případů, pokud nedošlo, hřebec odešel v 79,9 % případů ( $\chi^2=12,017$ ,  $p=0,001$ ). Hřebec odcházal od klisny obecně častěji

(v 75,5 % případů) a tato četnost byla ještě posílena hrozbami klisny během námluv (94,7 %,  $\chi^2=4,752$ ,  $p=0,029$ ).

## 5. Diskuze

Prvním z cílů práce bylo objasnit hypotézu předpokládající podobný průběh námluv v rámci konkrétního páru. Zjistili jsme naopak velkou variabilitu námluv v rámci párů. Věk klisny, výskyt poporodního estru, ani předchozí reprodukční zkušenost klisny na ni neměla vliv. Námi stanovená hypotéza se tedy nepotvrdila. Dle mého názoru by variabilita mohla být způsobena rozdílným stádiem estru dané klisny nebo její momentální preferencí pro určité namlouvací chování hřebce, jakým je například jemné okusování či očichávání. Fusani et al. (2007) se ve své studii zabývali zkoumáním individuální variability námluv u samců pipulky zlatokrké (*Manacus vitellinus*). Zjistili značnou variabilitu v délce trvání jednotlivých prvků namlouvacího chování, stejně jako Finley et al. (1983) u kachny divoké (*Anas platyrhynchos*).

Pozorování páření prováděná u koňovitých žijících v přírodě poukazují na mnohem významnější roli samice v rámci lokace páření, stimulace samce a aktuálního načasování páření, než je obvykle předpokládáno nebo umožněno u páření pod lidskou kontrolou. Co se týče konkrétně koní, je prokázáno, že chování klisny více než chování hřebce iniciuje interakce a udává čas páření (McDonnell, 2000), avšak z námi pozorovaných 97 sexuálních interakcí bylo 77 % (75) iniciováno hřebcem. Takové interakce zahrnovaly erekci, lhostejnost klisny vůči hřebci, nízký výskyt podupávání či ržání ze strany klisny, zvyšovaly četnost naskakování hřebce na klisnu a navíc, byť ne signifikantně, zvyšovaly i pravděpodobnost páření. Naše pozorování je ve shodě s Heitor et al. (2006), v jejichž studii prováděné u domácích koní plemene Sorraia chovaných v ohrazených výběžích bylo z 50 pozorovaných sexuálních interakcí 76 % (38) iniciováno hřebcem. McDonnell (2000) ve své studii pozorovala opačný jev, a to iniciování téměř všech sexuálních interakcí klisnou. Příčinou tohoto chování u daných klisen byl výskyt raného stádia estru. Jak estrus postupoval, zvyšovala se míra iniciace kontaktu ze strany hřebce. Přesto bylo téměř 88 % všech prekopulačních interakcí vedoucích k úspěšné kopulaci iniciováno klisnou. Výsledky však mohou být značně zkresleny pozorováním stáda sestávajícího z 13 klisen a 13 hřebců, což je uskupení stáda naprosto neodpovídající tomu, které je možné pozorovat v přirozených

podmínkách (Florence & McDonnell, 2006). Většinová iniciace sexuálních interakcí samicemi byla pozorována například i u volně žijících goril horských (*Gorilla beringei*), které mají podobné sociální uspořádání jako koně (harém s nejméně jedním dospělým samcem a 2 až 4 samicemi s jejich potomky), a to v 76 % případů (Fossey, 1982). Iniciování sexuálních interakcí samicemi je u goril běžné, naopak u šimpanzů jsou sexuální interakce iniciovány převážně samci (Harcourt et al., 1980).

Dále jsme předpokládali, že námluvy mezi hřebcem a starší klisnou budou kratší než námluvy mezi hřebcem a mladší klisnou. Tato hypotéza se nepotvrdila, neboť míra korelace byla zanedbatelná. Literatura zkoumající korelaci věku klisny a délky námluv se nevyskytuje. V jedné studii byl korelován věk samce s délkou trvání námluv, a to u dvou druhů octomilek (*Drosophila pseudoobscura* a *Drosophila persimilis*). Výsledkem byla zkracující se doba námluv s rostoucím věkem samce (Spiess, 1970). Ostatní autoři se ve svých studiích zabývali pouze vztahem mezi délkou námluv a velikostí samice, a to u členovců. Délka námluv se v jejich studiích s rostoucí velikostí samice prodlužovala (Lefranc & Bundgaard, 2000; Cooper, 2017).

Dalším cílem bylo vysvětlit roli tzv. asistujících klisen při námluvách a páření. Celkem jsme pozorovali 10 případů odehnání hřebce od klisny, se kterou se namlouval. 7krát hřebec v důsledku odehnání utekl a 3krát odešel. Námluvy po hřebcově útěku či odchodu ani v jednom případě nepokračovaly. Všechny pozorované pokusy o přerušení námluv byly tedy úspěšné. V jiných studiích byla role tzv. asistujících klisen vysvětlena následovně. V případě, že se ve stádě vyskytne najednou více klisen v říji, v hierarchii výše postavené klisny začnou aktivně narušovat sexuální interakce mezi hřebcem a klisnami v hierarchii postavenými níže (Powell, 2008). Stejné chování ze strany klisen dominantních vůči klisnám jim podřízeným bylo pozorováno Pluháčkem et al. (2006) u zeber Burchellových chovaných v zajetí. V práci Powella (2008), která se zabývala námluvami a pářením ferálních koní, bylo přerušení námluv mezi hřebcem a podřízenou klisnou ze strany klisny dominantnější úspěšné v 7 z 8 případů. Chování, kterým dominantní klisna narušovala sexuální interakce daného páru, mělo formu agresivních ataků od vytlačování, odhánění, až po kousání a kopání (Powell, 2008). Agresivní ataky v rámci našeho pozorování zahrnovaly taktéž vytlačování, odhánění s ušima sklopenýma dozadu a kopání, navíc ještě hrozbu zadníma nohama, naopak kousání během našeho pozorování zaznamenáno nebylo. Wilson (1981) při studiu makaka

rhesuse (*Macaca mulatta*) v zajetí také sledoval časté zásahy v hierarchii vysoce postavených samic do sexuálních interakcí samce s níže postavenými samicemi, tyto zásahy však nebyly z hlediska zabránění pokračování interakce účinné. Schilder (1990), stejně jako autoři výše uvedených studií, pozoroval narušování sexuálních interakcí daného páru cizí klisnou, a to u zeber Böhmových a Chapmanových chovaných v zajetí, avšak nedokázal ho korelovat s dominantním postavením klisen. My jsme rovněž jako studie výše pozorovali toto chování, ale nebyli jsme schopni dát ho do spojitosti s dominantním postavením jednotlivých klisen, neboť jsme v daném stádě neměli informace o jejich hierarchii.

Následujícím cílem bylo popsat chování potomků klisen během námluv a páření. Klapání čelistí (tzv. snapping) hříbete během námluv matky s hřebcem bylo pozorováno 4krát, 1krát bylo pozorováno během samotné reprodukce matky s hřebcem. Co se týče četnosti klapání ve vztahu k pohlaví hříbete, Crowell-Davis et al. (1985) žádný rozdíl v míře klapání v závislosti na pohlaví nepozorovali. V rámci našeho pozorování byla klapajícím hříbete ve všech případech klisna, nicméně sledované chování jsme zaznamenali pouze 5krát, výsledek tedy může být ovlivněn malým vzorkem dat. Vokalizace byla zaznamenána 1krát v případě námluv matky s hřebcem a 1krát během jejich reprodukce. Ve všech případech se hříbě nacházelo v těsné blízkosti páru, tedy ve vzdálenosti do 5 KD (koňských délek). Celkem jsme pozorovali hříbě v blízkosti své matky, která se právě namlouvala či pářila, ve 20 případech. Ve 12 z nich jím byla klisna, v 8 hřebec. Častěji tedy byly u námluv či páření hřebce se svou matkou přítomny mladé klisny. Věk daných hříbat se pohyboval v rozmezí od 3 do 44 dní, konkrétně jsme pozorovali 3 dny, 9 dní, 10 dní, 26 dní, 27 dní, 28 dní a 44 dní stará hříbata. Přítomnost potomků klisen u námluv a páření může být vysvětlena nízkým věkem hříbat a tedy jejich závislostí na matce, jak ukazuje studie Crowell-Davis (1986), ve které se hříbata nacházela ve vzdálenosti do 5 KD od matky během prvního týdne života v 99 % případů, s postupujícím časem se vzdálenost zvětšovala a během 21.–24. týdne věku hříbat byla tato vzdálenost pozorována jen v polovině případů. Výše zmíněné klapání čelistí u hříbat je pravděpodobně přeskokovým chováním, které je způsobeno přílišným emočním rozrušením (Crowell-Davis et al., 1985).

Zajímavým jevem relativně často popisovaným u samců koní a oslů je naskakování na klisnu bez přítomnosti erekce, jak popisuje například Henry et al. (1991, 1998), či Canisso et al. (2010) u oslů chovaných v lidské péči, McDonnell (2007) u domácích koní či

Feist a McCullough (1976) u koní ferálních. V naší prováděné studii však byla u naskakujícího hřebce vždy pozorována erekce. Naskakování bez erekce hraje u oslů a koní rozdílnou roli. U oslů je nepřítomnost erekce při naskakování na samici podstatným prvkem námluv, který funguje jako spouštěč sexuální stimulace ústí v erekci. Naopak u koní není toto chování tolik spjato s námluvami. Dochází k němu u mladých hřebců a hřebců s nízkým libidem. Díky tomu, že je jim umožněno naskočení bez erekce, dochází ke stimulaci a urychlení pářícího chování (McDonnell, 2000; McDonnell, 2007). V naší studii bylo naskakování provázené erekcí pozorováno u hřebců reprodukčně zkušených a starších 10 let, čímž může být vysvětlen fakt, že ve 100 % případů bylo spjato naskakování s erekcí.

Někteří hřebci v domácích chovech se dokážou úspěšně pářit i bez předchozího fyzického kontaktu s klisnou a bez možnosti klasických behaviorálních projevů, mezi které patří například očichávání klisniny moči, výkalů nebo urovaginální sekrece. To je pravděpodobně způsobené schopností velkého procenta hřebců reagovat na suboptimální stimuly. Nicméně, existují i hřebci, kteří pro úspěšnou reprodukci potřebují více interakcí s klisnami či více prekopulačního kontaktu s nimi (McDonnell, 2000). Větší přístup ke klisnám může u hřebců chovaných v lidské péči trpících sexuální dysfunkcí, která je častá u mladých jedinců bez předchozí reprodukční zkušenosti, vést k úspěšnému páření (McDonnell, 2000).

McDonnell (2000) ve své práci také zmiňuje prvky chování, které mohou zvýšit hřebcovu sexuální stimulaci. Například klisna přibližující se z dálky může hřebce stimulovat více než klisna, která je k němu přivedena. Umožnění klisně a hřebci přiblížit se k sobě hlavami a vzájemně se dotýkat nozdrami, stejně jako umožnění hřebci očichávat a olizovat klisnu v typickém sledu od hlavy, ke krku, rameni, boku, ocasu a hrázi, také hřebce a klisnu stimuluje více než pouhý přímý a cílený přístup hřebce k zadní části klisny. Během našeho pozorování jsme zaznamenali 45 případů očichávání klisny hřebcem, olizování u nás pozorováno nebylo, avšak navíc od McDonnell (2000) jsme pozorovali 5 případů jemného okusování klisny hřebcem. Vzájemné doteky nozdrami jsme zaznamenali celkem 38krát. Fyzický kontakt mezi hřebcem a klisnou je tedy zřetelně velice důležitý. Silným pozitivním stimulem pro většinu hřebců může být také přirozený pohyb klisny dopředu a dozadu o krok či o dva, nebo rychlý obrat z polohy, ve které mají oba jedinci hlavy k sobě do polohy, ve které nastaví k hřebcově hlavě boky. Dovolení klisně otočit hlavu ke svému břichu nebo přirozeně ohnout přední nohy do strany blíže k hřebci, tedy přirozené chování klisny

vybízející hřebce k naskočení, také zvyšuje hřebcův sexuální zájem. Vystavení hřebce klisně, která je během prvního setkání s ním mírně agresivní nebo ambivalentní, stejně jako je tomu v přirozených podmínkách, může taktéž u většiny hřebců stimulovat sexuální odezvu (McDonnell, 2000). Z našeho pozorování dále vychází jako chování klisny stimulující hřebce časté močení, dávání ocasu na stranu a nastavování zádě směrem k hřebci.

Jak vyplývá z výše uvedeného, významným chováním při námluvách může být hřebcovo naskakování na klisnu i při absenci erekce, neboť toto chování hřebce sexuálně stimuluje a vede k vyvolání erekce, dále poskytnutí dostatečného prostoru klisně, aby mohla realizovat prvky chování stimulující hřebce. Mezi ty patří například nastavení zádě směrem ke hřebci.

## **6. Závěr**

Tato diplomová práce popisuje a analyzuje námluvy u semi-ferálních a domácích koní. Byla zjištěna velká variabilita námluv nejen mezipárová, ale i vnitropárová. Námluvy byly v 77 % případů iniciovány hřebcem, což vedlo ke zvyšování četnosti naskakování hřebce na klisnu a také, i když nesignifikantně, díky malému vzorku, k vyšší pravděpodobnosti páření. Nezaměřovali jsme se jen na chování namlouvajícího se páru, ale i na význam tzv. asistujících klisen, které jsou často klisnami dominantními a jejichž role je značná, neboť v důsledku narušení námluv těmito klisnami došlo ve 100 % k jejich ukončení. Naše zjištění mohou sloužit k rozšíření znalostí o specifitě námluv a reprodukce u kopytníků a pomoci v záchranných chovech (kůň Převalského, zebry) prostřednictvím kladení většího důrazu na umožnění konkrétním párům realizovat přirozené prvky namlouvacího chování, které zahrnují olizování a očichávání klisny, močení a nastavování zádě ze strany klisny a vzájemné doteky nozdrami, a taktéž pářicího chování, mezi které patří opakované naskakování hřebce na klisnu bez přítomnosti erekce a reakce klisny na naskakování, tedy stání, popocházení či utíkání. Další studie by se do budoucna mohly zaměřit na sledování vlivu dominance klisny na úspěšnost námluv a reprodukce, dále by bylo dobré prostudovat míru variability námluv v rámci párů a její příčiny a také se zabývat vztahem mezi věkem klisny a délkou námluv.

## 7. Seznam použité literatury

\* Feist, J. D., & McCullough, D. R. (1975). Reproduction in feral horses. *Journal of reproduction and fertility. Supplement*, (23), 13-18.

\* Ginther, O. J. (1979). Reproductive biology of the mare-basic and applied aspects. *Reproductive biology of the mare-basic and applied aspects*.

\* Mackler, S. F., & Dolan, J. M. (1980). Social structure and herd behavior of *Equus przewalskii* Poliakov, 1881 at the San Diego Wild Animal Park. *Equus*, 2(1), 55-69.

\* Nishikawa, Y. (1959). Studies on reproduction in horses. Singularity and artificial control in reproductive phenomena. *Studies on reproduction in horses. Singularity and artificial control in reproductive phenomena*.

Allen-Arave, W., Gurven, M., & Hill, K. (2008). Reciprocal altruism, rather than kin selection, maintains nepotistic food transfers on an Ache reservation. *Evolution and Human Behavior*, 29(5), 305-318.

Asa, C. S., Goldfoot, D. A., & Ginther, O. J. (1979). Sociosexual behavior and the ovulatory cycle of ponies (*Equus caballus*) observed in harem groups. *Hormones and behavior*, 13(1), 49-65.

Asa, C. S., Goldfoot, D. A., & Ginther, O. J. (1983). Assessment of the sexual behavior of pregnant mares. *Hormones and behavior*, 17(4), 405-413.

Asa, C. S., Goldfoot, D. A., Garcia, M. C., & Ginther, O. J. (1980). Sexual behavior in ovariectomized and seasonally anovulatory pony mares (*Equus caballus*). *Hormones and behavior*, 14(1), 46-54.

Aurich, C. (2011). Reproductive cycles of horses. *Animal reproduction science*, 124(3), 220-228.

Bartko, J. J. (1966). The intraclass correlation coefficient as a measure of reliability. *Psychological reports*, 19(1), 3-11.

Bartoš, L., Bahbouh, R., & Vach, M. (2007). Repeatability of size and fluctuating asymmetry of antler characteristics in red deer (*Cervus elaphus*) during ontogeny. *Biological Journal of the Linnean Society*, 91(2), 215-226.

Bartoš, L., Bartošová, J., Pluháček, J., & Šindelářová, J. (2011). Promiscuous behaviour disrupts pregnancy block in domestic horse mares. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(8), 1567-1572.

- Beach, F. A. (1976). Sexual attractivity, proceptivity, and receptivity in female mammals. *Hormones and behavior*, 7(1), 105-138.
- Bebié, N., & McElligott, A. G. (2006). Female aggression in red deer: Does it indicate competition for mates?. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*, 71(6), 347-355.
- Benhajali, H., Ezzaouia, M., Lunel, C., Charfi, F., & Hausberger, M. (2014). Stereotypic behaviours and mating success in domestic mares. *Applied Animal Behaviour Science*, 153, 36-42.
- Berger, J. (1989). Female reproductive potential and its apparent evaluation by male mammals. *Journal of Mammalogy*, 70(2), 347-358.
- Berglund, A., & Rosenqvist, G. (1993). Selective males and ardent females in pipefishes. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 32(5), 331-336.
- Bos, H., & Van der Mey, G. J. W. (1980). Length of gestation periods of horses and ponies belonging to different breeds. *Livestock Production Science*, 7(2), 181-187.
- Bouman, J. (1977). The future of Przewalski horses *Equus przewalskii* [Plate 10] in captivity. *International zoo yearbook*, 17(1), 62-68.
- Bowling, A. T., & Touchberry, R. W. (1990). Parentage of Great Basin feral horses. *The Journal of Wildlife Management*, 424-429.
- Bristol, F. (1982). Breeding behaviour of a stallion at pasture with 20 mares in synchronized oestrus. *Journal of reproduction and fertility. Supplement*, 32, 71-77.
- Burley, N., & Moran, N. (1979). The significance of age and reproductive experience in the mate preferences of feral pigeons, *Columba livia*. *Animal Behaviour*, 27, 686-698.
- Cameron, E. Z., Linklater, W. L., Stafford, K. J., & Minot, E. O. (2000). Aging and improving reproductive success in horses: declining residual reproductive value or just older and wiser?. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 47(4), 243-249.
- Canisso, I. F., Carvalho, G. R., Morel, M. D., Guimarães, J. D., & McDonnell, S. M. (2010). Sexual behavior and ejaculate characteristics in Pêga donkeys (*Equus asinus*) mounting estrous horse mares (*Equus caballus*). *Theriogenology*, 73(1), 56-63.
- Ceacero, F., Landete-Castillejos, T., Bartošová, J., García, A. J., Bartoš, L., Komárková, M., & Gallego, L. (2014). Habituating to handling: Factors affecting preorbital gland opening in red deer calves. *Journal of animal science*, 92(9), 4130-4136.
- Clayton, H. M., Lindsay, F. E. F., Forbes, A. C., & Hay, L. A. (1981). Some studies of comparative aspects of sexual behaviour in ponies and donkeys. *Applied Animal Ethology*, 7(2), 169-174.

- Cooper, M. I. (2017). The effect of female body width on copulation duration in *Centrobolus inscriptus* (Attems). *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 5(1), 732-733.
- Côté, S. (2000). Dominance hierarchies in female mountain goats: stability, aggressiveness and determinants of rank. *Behaviour*, 137(11), 1541-1566.
- Crowell-Davis, S. L. (1986). Spatial relations between mares and foals of the Welsh pony (*Equus caballus*). *Animal behaviour*, 34(4), 1007-1015.
- Crowell-Davis, S. L. (2007). Sexual behavior of mares. *Hormones and behavior*, 52(1), 12-17.
- Crowell-Davis, S. L., Houpt, K. A., & Burnham, J. S. (1985). Snapping by foals of *Equus caballus*. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 69(1), 42-54.
- Cunningham, E. J. A., & Birkhead, T. R. (1998). Sex roles and sexual selection. *Animal behaviour*, 56(6), 1311-1321.
- Daels, P. F., Hughes, J. P., & Stabenfeldt, G. H. (1991). Reproduction in horses. *Reproduction in domestic animals*, 413-444.
- Darwin, C. (1872). *The descent of man, and selection in relation to sex* (Vol. 2). D. Appleton.
- Davies, N. B., Krebs, J. R., & West, S. A. (2012). *An introduction to behavioural ecology* (4th ed.). Chichester: Wiley-Blackwell. ISBN 978-1-4051-1416-5.
- Derix, R. R., & Van Hooff, J. A. (1995). Male and female partner preferences in a captive wolf pack (*Canis lupus*): specificity versus spread of sexual attention. *Behaviour*, 132(1), 127-149.
- Dostál, D., Konvička, M., Čížek, L., Šálek, M., Robovský, J., Horčíčková, E., Jirků, M. (2014). Divoký kůň (*Equus ferus*) a pratur (*Bos primigenius*): klíčové druhy pro formování české krajiny. Vydala Česká krajina o.p.s. Kutná Hora.
- Eberhardt, L. L., Majorowicz, A. K., & Wilcox, J. A. (1982). Apparent rates of increase for two feral horse herds. *The Journal of Wildlife Management*, 367-374.
- Feh, C. (2005). Relationships and communication in socially natural horse herds. *The domestic horse*, 83-93.
- Feh, C., & de Mazières, J. (1993). Grooming at a preferred site reduces heart rate in horses. *Animal Behaviour*, 46(6), 1191-1194.
- Feist, J. D., & McCullough, D. R. (1976). Behavior patterns and communication in feral horses. *Ethology*, 41(4), 337-371.
- Finley, J., Ireton, D., Schleidt, W. M., & Thompson, T. A. (1983). A new look at the features of mallard courtship displays. *Animal Behaviour*, 31(2), 348-354.

- Florence, L., & McDonnell, S. M. (2006). Hoof growth and wear of semi-feral ponies during an annual summer 'self-trimming' period. *Equine veterinary journal*, 38(7), 642-645.
- Fossey, D. (1982). Reproduction among free-living mountain gorillas. *American Journal of Primatology*, 3(S1), 97-104.
- Fusani, L., Giordano, M., Day, L. B., & Schlinger, B. A. (2007). High-speed video analysis reveals individual variability in the courtship displays of male golden-collared manakins. *Ethology*, 113(10), 964-972.
- Garrott, R. A., & Taylor, L. (1990). Dynamics of a feral horse population in Montana. *The Journal of wildlife management*, 603-612.
- Garrott, R. A., Eagle, T. C., & Plotka, E. D. (1991). Age-specific reproduction in feral horses. *Canadian Journal of Zoology*, 69(3), 738-743.
- Gates, S. (1979). A study of the home ranges of free-ranging Exmoor ponies. *Mammal Review*, 9(1), 3-18.
- Harcourt, A. H., Fossey, D., Stewart, K. J., & Watts, D. P. (1980). Reproduction in wild gorillas and some comparisons with chimpanzees. *Journal of reproduction and fertility. Supplement*, 59-70.
- Heitor, F., do Mar Oom, M., & Vicente, L. (2006). Social relationships in a herd of Sorraia horses: Part II. Factors affecting affiliative relationships and sexual behaviours. *Behavioural Processes*, 73(3), 231-239.
- Henry, M., Lodi, L. D., & Gastal, M. M. F. O. (1998). Sexual behaviour of domesticated donkeys (*Equus asinus*) breeding under controlled or free range management systems. *Applied Animal Behaviour Science*, 60(2-3), 263-276.
- Henry, M., McDonnell, S. M., Lodi, L. D., & Gastalt, E. L. (1991). Pasture mating behaviour of donkeys (*Equus minus*) at natural and induced oestrus. *J Reprod Fertil*, 44, 77-86.
- Holtan, D. W., Nett, T. M., & Estergreen, V. L. (1975). Plasma progestins in pregnant, postpartum and cycling mares. *Journal of animal science*, 40(2), 251-260.
- Haupt, K. A., & Keiper, R. (1982). The position of the stallion in the equine dominance hierarchy of feral and domestic ponies. *Journal of Animal Science*, 54(5), 945-950.
- Hovens, H. J., & Rijkers, T. A. (2013). On the origins of the Exmoor pony: did the wild horse survive in Britain?. *Lutra*, 56(2), 129-136.
- Isvaran, K. (2005). Variation in male mating behaviour within ungulate populations: patterns and processes. *Current Science*, 1192-1199.

- Kampmann, S., Hampson, B. A., & Pollitt, C. C. (2013). Population dynamics of feral horses (*Equus caballus*) following above-average rainfall in a semi-arid environment of Australia. *Australian veterinary journal*, *91*(11), 482-487.
- Keiper, R., & Houpt, K. (1984). Reproduction in feral horses: an eight-year study. *American Journal of Veterinary Research*, *45*(5), 991-995.
- Khalil, A. M., & Kaseda, Y. (1997). Behavioral patterns and proximate reason of young male separation in Misaki feral horses. *Applied Animal Behaviour Science*, *54*(4), 281-289.
- Klingel, H. A. N. S. (1974). A comparison of the social behaviour of the Equidae. *The behaviour of ungulates and its relation to management*, *1*, 124-132.
- Lefranc, A., & Bundgaard, J. (2000). The influence of male and female body size on copulation duration and fecundity in *Drosophila melanogaster*. *Hereditas*, *132*(3), 243-247.
- Leroy, G., Callède, L., Verrier, E., Mériaux, J. C., Ricard, A., Danchin-Burge, C., & Rognon, X. (2009). Genetic diversity of a large set of horse breeds raised in France assessed by microsatellite polymorphism. *Genetics Selection Evolution*, *41*(1), 5.
- Linklater, W. L., Cameron, E. Z., Minot, E. O., & Stafford, K. J. (2004). Feral horse demography and population growth in the Kaimanawa Ranges, New Zealand. *Wildlife Research*, *31*(2), 119-128.
- Linklater, W. L., Henderson, K. M., Cameron, E. Z., Stafford, K. J., & Minot, E. O. (2000). The robustness of faecal steroid determination for pregnancy testing Kaimanawa feral mares under field conditions. *New Zealand Veterinary Journal*, *48*(4), 93-98.
- Lloyd, P. H., & Rasa, O. A. E. (1989). Status, reproductive success and fitness in Cape mountain zebra (*Equus zebra zebra*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *25*(6), 411-420.
- McDonnell, S. M. (2000). Reproductive behavior of stallions and mares: comparison of free-running and domestic in-hand breeding. *Animal reproduction science*, *60*, 211-219.
- McDonnell, S. M. (2007). Starting a novice breeding stallion. *Clinical Techniques in Equine Practice*, *6*(4), 232-238.
- McKnight, T. L. (1959). The feral horse in Anglo-America. *Geographical review*, 506-525.
- Miller, R. M. (1995). The dominance hierarchy. *Journal of Equine Veterinary Science*, *15*(11), 467-468.
- Nagy, P., Huszenicza, G., Juhasz, J., Kulcsar, M., Solti, L., Reiczigel, J., & Abavary, K. (1998). Factors influencing ovarian activity and sexual behavior of postpartum mares under farm conditions. *Theriogenology*, *50*(7), 1109-1119.

- Nett, T. M., Holtan, D. W., & Estergreen, V. (1973). Plasma estrogens in pregnant and postpartum mares. *Journal of animal science*, 37(4), 962-970.
- Ostermann-Kelm, S. D., Atwill, E. A., Rubin, E. S., Hendrickson, L. E., & Boyce, W. M. (2009). Impacts of feral horses on a desert environment. *BMC ecology*, 9(1), 22.
- Perry, G. (2004). The bovine estrous cycle.
- Pluháček, J., Bartoš, L., & Čulík, L. (2006). High-ranking mares of captive plains zebra *Equus burchelli* have greater reproductive success than low-ranking mares. *Applied Animal Behaviour Science*, 99(3), 315-329.
- Powell, D. M. (2008). Female–female competition or male mate choice? Patterns of courtship and breeding behavior among feral horses (*Equus caballus*) on Assateague Island. *Journal of Ethology*, 26(1), 137-144.
- Rutberg, A. T., & Greenberg, S. A. (1990). Dominance, aggression frequencies and modes of aggressive competition in feral pony mares. *Animal Behaviour*, 40(2), 322-331.
- Ryder, O. A. (1993). Przewalski's horse: prospects for reintroduction into the wild. *Conservation Biology*, 7(1), 13-15.
- Salter, R. E., & Hudson, R. J. (1982). Social organization of feral horses in western Canada. *Applied Animal Ethology*, 8(3), 207-223.
- Samper, J. C. (2001). Management and fertility of mares bred with frozen semen. *Animal Reproduction Science*, 68(3-4), 219-228.
- Satoh, S., & Hoshi, S. (1933). A study of reproduction in the mare. *Journal of the Japanese Society of Veterinary Science*, 12(3), 200-223.
- Seal, U. S., & Plotka, E. D. (1983). Age-specific pregnancy rates in feral horses. *The Journal of Wildlife Management*, 422-429.
- Seligsohn, E. M. (1988). Dominance relationships and reproductive success within bands of feral ponies (Maryland).
- Schilder, M. B. (1990). Interventions in a herd of semi-captive plains zebras. *Behaviour*, 112(1-2), 53-83.
- Schilder, M. B., & Boer, P. L. (1987). Ethological investigations on a herd of plains zebra in a safari park: time-budgets, reproduction and food competition. *Applied Animal Behaviour Science*, 18(1), 45-56.
- Spieß, E. B. (1970). Mating propensity and its genetic basis in *Drosophila*. In *Essays in evolution and genetics in honor of Theodosius Dobzhansky* (pp. 315-379). Springer, Boston, MA.

Stanley, C. R., & Dunbar, R. I. M. (2013). Consistent social structure and optimal clique size revealed by social network analysis of feral goats, *Capra hircus*. *Animal Behaviour*, 85(4), 771-779.

Szykman, M., Engh, A. L., Van Horn, R. C., Funk, S. M., Scribner, K. T., & Holekamp, K. E. (2001). Association patterns among male and female spotted hyenas (*Crocuta crocuta*) reflect male mate choice. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 50(3), 231-238.

Trivers, R. (1972). *Parental investment and sexual selection* (Vol. 136, p. 179). Cambridge, MA: Biological Laboratories, Harvard University.

Tyler, S. J. (1972). The behaviour and social organization of the New Forest ponies. *Animal Behaviour Monographs*, 5, 87-196.

Wilson, M. E. (1981). Social dominance and female reproductive behaviour in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Animal behaviour*, 29(2), 472-482.

Winter, G. H. Z., Rubin, M. I. B., De La Corte, F. D., & Silva, C. A. M. (2007). Gestational length and first postpartum ovulation of Criollo mares on a stud farm in Southern Brazil. *Journal of equine veterinary science*, 27(12), 531-534.

Wolfe, M. L. (1986). Population dynamics of feral horses in western North America. *Journal of Equine Veterinary Science*, 6(5), 231-235.

Wolfe, M. L., Ellis, L. C., & MacMullen, R. (1989). Reproductive rates of feral horses and burros. *The Journal of wildlife management*, 916-924.