

**Univerzita Karlova v Praze**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie  
Studijní obor: Obecná biologie



## **Optimalizace data porodu u jelenovitých**

Optimization of delivery date in cervids

**Bakalářská práce**

Adriana Schnebergerová

Vedoucí závěrečné práce: RNDr. Adam Dušek, Ph.D.

Konzultanti: prof. Ing. Luděk Bartoš, DrSc., doc. RNDr. Daniel Frynta, Ph.D.

Praha, 2015

**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, 14.8. 2015

Podpis

## **Poděkování**

Tato bakalářská práce vznikla díky podpoře mého školitele Dr. Adama Duška. Tímto bych mu chtěla poděkovat za cenné rady, připomínky a metodické vedení mé práce. Dále bych chtěla poděkovat mým konzultantům Prof. Lud'kovi Bartošovi a Doc. Danielovi Fryntovi.

## **Abstrakt**

Samice savců přizpůsobují datum porodu aktuálním podmínkám prostředí a své aktuální kondici, aby tak maximalizovaly svou reprodukční zdatnost. Optimálním načasováním porodu se matky snaží maximalizovat nejen svou vlastní fitness ale také fitness svých potomků. Cílem mé bakalářské práce bylo zdokumentovat optimalizaci data porodu u jelenovitých (*Cervidae*), tj. načasování porodu, které samici zajišťuje úspěšnou reprodukci. Tato čeleď je díky velkému areálu výskytu ideálním taxonem pro studium optimalizace data porodu. 40 druhů a 200 poddruhů ji činí jednou z druhově i početně nejbohatších skupin sudokopytníků (*Artiodactyla*). Obecně lze faktory, které ovlivňují načasování data porodu, rozdělit na ekologické, behaviorální, reprodukční, fyziologické a genetické. Patří mezi ně například sezonalita, dostupnost a kvalita potravy, kondice, sociální postavení a věk samice, přítomnost samce a pohlaví potomka. Samice jelenovitých mohou v závislosti na aktuálních podmínkách prostředí porod uspíšit nebo naopak oddálit a tím maximalizovat šance na přežití svého potomka. Další významnou strategií je synchronizace porodů, která snižuje pravděpodobnost predace nově narozených potomků. Mezi mechanismy, které se na těchto procesech podílí, patří načasování pohlavní aktivity, opožděná implantace a přizpůsobení délky březosti.

## **Klíčová slova:**

reprodukční optimalizace; načasování porodu; evoluce; jelenovití; Cervidae

## **Abstract**

Female mammals adjust their birth date according to actual environmental conditions and their own condition to maximize their reproductive fitness. Optimizing of birth date allows the mothers to maximize not only their own fitness but also the fitness of their offspring. The aim of my bachelor`s thesis is to document the optimization of the delivery date in the deer family (*Cervidae*), i.e. timing of delivery whereby females can attain successful reproduction. This family is thanks to world-wide areal an ideal taxon for the study of optimization of the delivery date. 40 species and 200 subspecies renders this family one of the most diversified and the most numerous of even-toed ungulates (*Artiodactyla*). In general, factors that affect the timing of the delivery date are: ecological, behavioral, reproductive, physiological and genetic. These factors include, for example, seasonality, availability and quality of food, condition, social rank and age of the female, the presence of the male and the sex of the offspring. Depending on actual environmental conditions, female deer may either hasten or, on the contrary, delay the delivery date and thus maximize the chances of survival of their offspring. The synchronization of the birth date is another important strategy which allows females to reduce the probability of successful predation of their offspring. The mechanisms underlying these processes involve the timing of sexual activity, delayed implantation and adjustment of the pregnancy length.

## **Key words:**

reproductive optimization; delivery date; evolution; deer; Cervidae

## Obsah

1. Úvod .....	7
2. Sezonalita.....	8
3. Synchronizace.....	8
4. Mezidruhov variabilita.....	9
5. Faktory ovlivnující datum porodu.....	9
5.1. Ekologick faktory.....	9
5.1.1. Zemepisn šířka.....	9
5.1.2. Fotoperioda.....	11
5.1.3. Predtoři.....	12
5.1.4. Hustota populace.....	12
5.2. Fyziologick faktory.....	13
5.2.1 Potrava.....	13
5.2.2 Kondice matky.....	14
5.3. Reprodukn a behaviorln faktory.....	15
5.3.1. Sociln postaven matky.....	15
5.3.2. Vek matky.....	16
5.3.3. Pítomnost samce.....	16
5.3.4. Pohlav mldete a porodn hmotnost mldete.....	17
5.3.5 Opožden implantace.....	19
6. Zaver.....	19
7. Použit literatura.....	20

## 1. Úvod

Samice savců přizpůsobují svoji reprodukci aktuálním podmínkám prostředí a své aktuální kondici, aby tak maximalizovaly svou reprodukční zdatnost. Jejich reprodukční strategie, včetně načasování data porodu, byly formovány životním prostředím, ve kterém se daný druh vyvinul (Lindsay 1996). Optimálním načasováním porodu se matky snaží maximalizovat nejen svou vlastní fitness, ale také fitness svých potomků (Rutberg 1987, Côté & Festa-Bianchet 2001, Coulson et al. 2003). Obecně lze faktory, které ovlivňují načasování data porodu, rozdělit na ekologické, behaviorální, reprodukční, fyziologické a genetické (Price, Kirkpatrick & Arnold 1988, Stearns 1992). Cílem mé bakalářské práce je zdokumentovat optimalizaci data porodu u jelenovitých (*Cervidae*), tj. načasování porodu, které samici zajišťuje úspěšnou reprodukci.

Tato čeleď je díky velkému areálu výskytu ideálním taxonem pro studium optimalizace data porodu (Geist 1998, Whitehead 1972). 40 druhů a 200 poddruhů ji činí jednou z druhově i početně nejbohatších skupin sudokopytníků, *Artiodactyla* (Geist 1998). Protože areál jejich výskytu zahrnuje širokou škálu stanovišť a klimatických pásem, od tropů až po arktické pásmo, tato čeleď je skvělou ukázkou toho, jaký vliv mělo klima a předvídatelnost růstu rostlin na evoluci životních historií savců (Whitehead 1972, Geist 1998). Navíc je tato skupina charakteristická relativně velkou variabilitu v sociálním systémech. Menší druhy žijí v malých skupinách (např. jelenec ušatý, *Odocoileus hemionus*: Mackie 1970), v párech (např. mazama červený, *Mazama americana*) nebo samotářsky (např. muntžak sundský, *Muntiacus muntjak*: Odden 2007). Výjimku v pravidle, že menší druhy žijí v malých skupinách tvoří například los evropský *Alces alces*, který žije také soliterně (Berg & Phillips 1972). Větší druhy, jako je například jelen evropský (*Cervus elaphus*) a sob polární (*Rangifer tarandus*), žijí zpravidla ve stádech (Clutton-Brock et al. 1982) nebo srnec (Geist 1998). Reprodukčním systémem těchto druhů je polygynie, pro kterou je charakteristická velká míra pohlavního dimorfismu, kdy samci jsou výrazně větší než samice (Weckerly 1998). U těchto druhů jelenovitých žijí obě pohlaví během většiny roku odděleně a setkávají se pouze v průběhu reprodukční sezóny (Berger et al 2001). Načasováním data porodu je tak ovlivněno i načasování data páření. Optimalizace data porodu má zásadní vliv také na mateřské chování a úspěšnost přežití mláďat (Rutberg 1987).

## 2. Sezonalita

Klíčovým faktorem prostředí pro načasování data porodu a přežití mláďat je sezonalita, tj. sezónní změny klimatu a dostupnosti potravy (Linclon & Short 1980, Scott et al. 2008). V sezónních oblastech mohou samice načasovat porod na dobu, kdy je menší riziko úmrtnosti mláďat (Stearns 1992). Vegetace zde roste jen v krátkém období, a proto samice jelenovitých, kteří žijí v těchto oblastech, musí optimalizovat datum porodu tak, aby se strefily do tohoto pro reprodukci příznivého období (Rutberg 1987). V porovnání s pozdně narozenými mláďaty těžší časně narozená mláďata z relativně delší vegetační sezóny (Feder et al. 2008). Na druhou stranu příliš brzy narozená mláďata mohou být vystavena nepříznivým podmínkám během rané vegetační sezóny, což může vést k jejich úhynu (Wilson et al. 2005). Lze proto očekávat, že v sezónních oblastech byly samice jelenovitých vystaveny silnému selekčnímu tlaku na optimální datum porodu (Plard et al. 2014).

Sezonalita a s ní spojená sezónní dostupnost potravy vznikly přibližně před 250 milióny let na superkontinentu Pangea (Crowley 1994). K sezonalitě došlo v důsledku oteplování vcelku vlhkého klimatu (Crowley 1994). V mírném a v arktickém pásu probíhá páření většinou na podzim a porod v létě (Lincoln 1985, Lincoln 1998), proto většina velkých býložravců v oblastech mírného pásu projevuje vysokou sezonalitu (Bronson, 1989). Některé druhy jelenovitých se fyziologicky přizpůsobily sezónním změnám prostředí (Lincoln, 1985). Mezi tyto adaptace patří i biorytmy (Zucker 2001).

## 3. Synchronizace

Samice sociálních druhů sudokopytníků, včetně jelenovitých, mohou synchronizovat datum porodu. Tato reprodukční strategie je charakteristická pro ty druhy, které se vyznačují tzv. „follower“ mateřskou strategií (mláďata následují matku téměř ihned po narození: Rutberg 1987). Ukázkovým příkladem takového druhu je sob polární, u kterého bylo zaznamenáno 90% porodů během 19 dní (Eloranta & Nieminen 1986). Ims (1990a, b) předpokládal, že hlavní funkcí synchronizace data porodu je snížení predace novorozených mláďat. Kromě predace však synchronizace porodů mohla vzniknout také v důsledku sezonality prostředí (Rutberg 1984, Ims 1990a, b).

Synchronizace může ochránit před predátory mnoha způsoby (Rutberg 1987). Větší počet mláďat může vést k „přesycení“ predátora. Tato strategie je důležitá především jako

anti-predační taktika proti predátorům specialistům (Ims 1990a). Více mláďat také může ztížit predátorovi výběr kořisti při lovu.

#### **4. Mezidruhová variabilita**

Načasování páření, délka březosti a tedy i datum porodu se u jelenovitých liší vnitrodruhově i mezidruhově (Bianchi et al. 1994, Evtushevskiy 1974, Maruyama et al. 1975, Chapman & Dansie 1984). U jelena evropského (*Cervus elaphus*) bylo opakovaně prokázáno, že samice mohou adaptivně přizpůsobit délku březosti (Garcia et al. 2006, Clements et al. 2011). Pomocí této strategie překonávají nepříznivé podmínky prostředí (Garcia et al. 2006). Například u srnce (*Capreolus capreolus*) bylo zdokumentováno, že samice rodí sezónně a synchronně (Plard et al. 2014). Rodí v dubnu až v červnu (Gaillard 1993), z toho 92 % porodů probíhá v květnu, přičemž k 80 % porodů dochází mezi 5. a 27. květnem (Plard et al. 2014). U soba polárního (*Rangifer tarandus*) trvá březost 211 až 229 dnů (průměr je 221. dnů) (Mysterud et al. 2009). Porody se lišily mezi roky 1970-1984 (první rok: 27.4. - 15.5. a další rok 22.5. - 5.6.). V rámci jednoho roku však byly poměrně synchronizované (Eloranta & Nieminen 1986). Březost losa evropského (*Alces alces*) trvá 226-246 dní (samice rodí na přelomu května a června (Peterson 1955, Markgren 1969). Samice muntžaka malého (*Muntiacus reevesi*) jsou březí 210 dní (Chapman 1991) a rodí celoročně (Chapman & Dansie 1984), nejvíce mláďat se rodí v květnu a v červnu (Allen 1940).

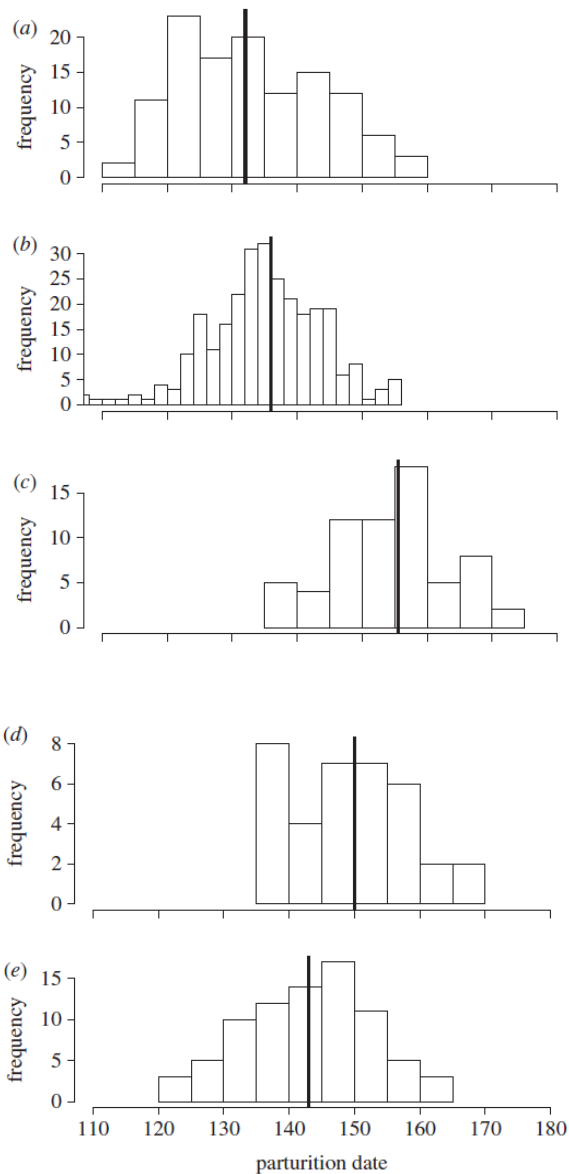
#### **5. Faktory ovlivňující datum porodu**

##### **5.1. Ekologické faktory**

###### **5.1.1. Zeměpisná šířka**

Zeměpisné rozšíření druhu velmi úzce souvisí s dalšími faktory, jako je fotoperioda a dostupnost potravy. V tropických a subtropických oblastech se jelenovití rozmnožují a rodí spíše celoročně (Bronson 1989), zatímco v mírném pásu synchronizují páření a porody (Bronson 1989), a rozmnožují se cyklicky, tj. na podzim ovulují a páří se, a na jaře rodí.

Plard (2013) studoval populace srnce obecného ve Švédsku, Norsku a Francii a zjistil, že ve Francii rodí srny dříve (začátek května) a nejpozději rodí ve Švédsku (začátek června). Ve všech zemích porodily srny během jednoho měsíce, takže na synchronizaci zeměpisná poloha neměla vliv, jak je patrné z obrázku 1 a samice rodily každý rok přibližně ve stejné době.



Obrázek 1 - Data porodů u srnce obecného (*Capreolus capreolus*) z oblastí: (a) Aurignac, Francie (2007–2012), (b) Trois Fontaines, Francie (1985–2010), (c) Bogesund, Švédsko (2001–2006), (d) Grimso, Švédsko (2000–2009) a (e) Storfosna, Norsko (1991–1994) od nejnižších po nejvyšší zeměpisné šířky. Průměrná hodnota je vyobrazena černou svislou přímkou. Převzato z Plard et al. (2013).

Li et al. (2001) testovali, zda zeměpisná poloha ovlivňuje datum porodu u samic jelena milu (*Elaphurus davidianus*). Zjistili, že samice chované v Londýně (mírný pás) přichází do říje v červnu až červenci, zatímco samice chované v Číně (subtropie) v květnu. U jelena evropského bylo dokonce zjištěno, že datum porodu se liší i v rámci Skandinávského poloostrova (ve Švédsku rodí laně o měsíc dříve než v Dánsku a Norsku: Ahlén 1965). K podobným výsledkům dospěli i Loe et al. (2005), kteří ukázali, že říje a porody jelena evropského se odehrávaly později v Norsku než ve Francii, protože je tam větší zima a rostliny rostou později. Ve Francii rodily laně během května a června, v Norsku na konci května a v červenci. Porody byly méně synchronizované v Norsku, ve Francii porodily během 13 dnů a v Norsku během 22-23 dnů. Vliv zeměpisné polohy na načasování porodů byl zaznamenán i u soba polárního (Eloranta & Nieminen 1986). Podle Loe et al. (2005) vzhledem k tomu, že vegetační období začíná v severních zeměpisných šířkách později, lze očekávat i pozdější nástup reprodukce. Krátké vegetační období v silně sezónním prostředí v severních zeměpisných šířkách tak má zásadní vliv na načasování reprodukce u velkých druhů savců, včetně jelenovitých (Stearns 1992).

### 5.1.2. Fotoperioda

Dalším faktorem, který ovlivňuje datum porodu a úzce souvisí se zeměpisným rozšířením druhu, je fotoperioda. Ta ovlivňuje endogenní rytmy, které řídí reprodukční cykly (Karsch & Wayne 1988). Klíčovým faktorem, který má vliv na rozmnožování, je melatonin. Ten je produkován šišinkou během noci (Bittman et al. 1983). Využívá tak délky dne k načasování sezónních změn ve fyziologii (např. ukládání tuku) a rozmnožování. Šišinka přeposílá signál neuroendokrinním systémem o hladinách melatoninu v krvi do mozku (Goldman 2001). U některých zvířat je změnou fotoperiody, tedy změnami v délce dne a noci, vyvolán podnět k rozmnožování nebo naopak k jeho útlumu. Tento jev se nazývá sezonalita reprodukce. Během pozdního léta a podzimu navozuje zkracování dne pohlavní aktivitu (Lincoln & Short 1980). Změna délky dne je signálem pro přípravu na důležitou sezónní změnu klimatu a zdrojů potravy (Goldman 2001). Dlouhé dny mají krátké noci a tedy méně melatoninu, takže je rozmnožování utlumeno, naopak krátké dny mají dlouhé noci, a tedy větší sekreci melatoninu, která navozuje rozmnožování (Goldman 1999).

Pokusy se samicemi jelena evropského, které byly experimentálně vystaveny působení endogenního melatoninu, jsou důkazem jeho funkce. Tyto samice zabřezly dříve (během

prvního estrálního cyklu) a měly více synchronizovanou říji (Asher et al. 2011). Tyto samice byly drženy na území dvou ostrovů Nového Zélandu. Větší tělesná hmotnost a hladina melatoninu zvyšují pravděpodobnost zabřeznutí.

Fotoperioda ovlivňuje nejen datum porodu, ale také ovulaci. Ta je řízena sekrecí hormonů (např. gonadotropní hormon, GnRH), které jsou regulovány neuroendokrinními dráhami. Ty vnímají fotoperiodicitu (melatonin stimuluje spuštění GnRH) a přesouvají signál do mozku, který povoluje sekreci těchto hormonů (Bronson 2009), a tím i sekreci luteotropního a folikulstimulujícího hormonu. Oba tyto hormony regulují nástup říje a ovulace (Malpaux et al. 2001, Bronson 2009, Darío Acuña-Castroviejo et al. 2014).

### **5.1.3. Predátoři**

Jak již bylo uvedeno výše, predace byla jedním z klíčových selekčních tlaků na optimalizaci data porodu u jelenovitých. Predátoři nejvíce ohrožují mláďata bezprostředně po porodu. Riziko predace mláďat se snižuje, pokud se jejich porody synchronizují (Ims, 1990a, b). Adaptivní reprodukční strategií však může být i zpoždění porodu, díky němuž se můžou samice vyhnout tomu, že by se jejich časně narozené mládě stalo první dostupným potravním zdrojem pro predátory (Garcia et al. 2006). Murphy et al. (1994) zjistili, že největší šanci na přežití měla ta mláďata, která alespoň šest hodin po porodu zůstala spolu.

### **5.1.4. Populační hustota**

Populační hustota jelenů evropských se zvyšuje s množstvím dostupné potravy. Přímý vliv na to má i načasování data porodu. Čím dříve samice porodí, tím větší jsou šance na přežití jejich mláďat v zimě, což určí budoucí hustotu populace. Na druhou stranu, tam kde je vyšší hustota populace, je riziko mortality mláďat vyšší (Coulson 1997). Větší hustota populace vede k opoždění ovulace, ale také k větší synchronizaci samic. Hustota populace tak ovlivňuje ovulaci laní až do středního věku života (samice ve věku 3-13 let). Opožděná ovulace znamená pozdější porody. Efekt hustoty na ovulaci samic prvorodiček se dá vysvětlit paralelním poklesem tělesné hmotnosti se zvyšující se populační hustotou (Langvatn et al. 2004).

## 5.2. Fyziologické faktory

### 5.2.1. Potrava

Velký vliv na datum porodu má také dostupnost potravy, tomu se děje hlavně, ale nejen, v mírném pásu. Kvalita potravy (obsah vlákniny) a její kvantita se mění s fenologickou fází rostlin (Bryant et al. 1983). S klesající dostupností zdrojů se průměrné datum porodu značně odkládá, což znamená, že délka doby březosti se zvyšuje spolu se špatnou výživou během březosti (Andersen & Linnell 1998). To dokazuje, že kvalitní potrava je velmi důležitá, hlavně v poslední třetině březosti a během laktace (Verme 1963, Oftedal 1985, Clutton-Brock et al. 1989, Asher et al. 2005). Nerovnováha ve výživě v posledním trimestru březosti má negativní vliv na prenatální růst plodu, což může samice kompenzovat prodloužením délky březosti (Asher et al. 2005). Pouze samice s hojnou a energeticky kvalitní potravou mohou porodit dříve (Nilsen 2004). Samice, které porodí později, mohou snížit šanci na přežití mláďat, z důvodu nedostatku času na jejich růst do zimy (Holland 2006). Z různých důvodů může dojít k opoždění data porodu po vrcholu vegetační sezóny, což může snížit šance na přežití mláďate (Hogg et al. 1992). Samice soba polárního si osvojily strategii zkrácení délky březosti, pomocí níž dokáží kompenzovat opoždění početí (Holland 2006).

Samice soba polárního, které porodily později, mohou kojit kratší dobu, a tedy nemají takový energetický výdaj jako ty, co porodily dříve a kojily déle, a tak se jim zvýšily zásoby do další reprodukční sezóny (Holland 2006).

Hlavními náklady na rozmnožování jsou u velkých býložravých savců náklady spojené s kojením (Clutton-Brock et al. 1989). Proto samice usilují o to, aby načasovaly datum porodu na dobu, kdy budou mít co nejvíce kvalitní potravy (Holland 2005). Protože množství mléka závisí na dostupnosti potravy (Sadleir 1987), samice jelenovitých se snaží o synchronizaci data porodu s růstem vegetace.

Garcia et al. (1999) ukázali, že den porodu nemá vliv na složení a produkci mléka. Pozdější studie (Landete-Castillejos et al., 2001, 2004, 2005) však dospěly k opačnému zjištění, že později narozená mláďata dosahují nižší hmotnosti. Příčinou tohoto stavu je skutečnost, že samice, které rodí později, mají málo proteinů v mléce a nahrazují je tukem.

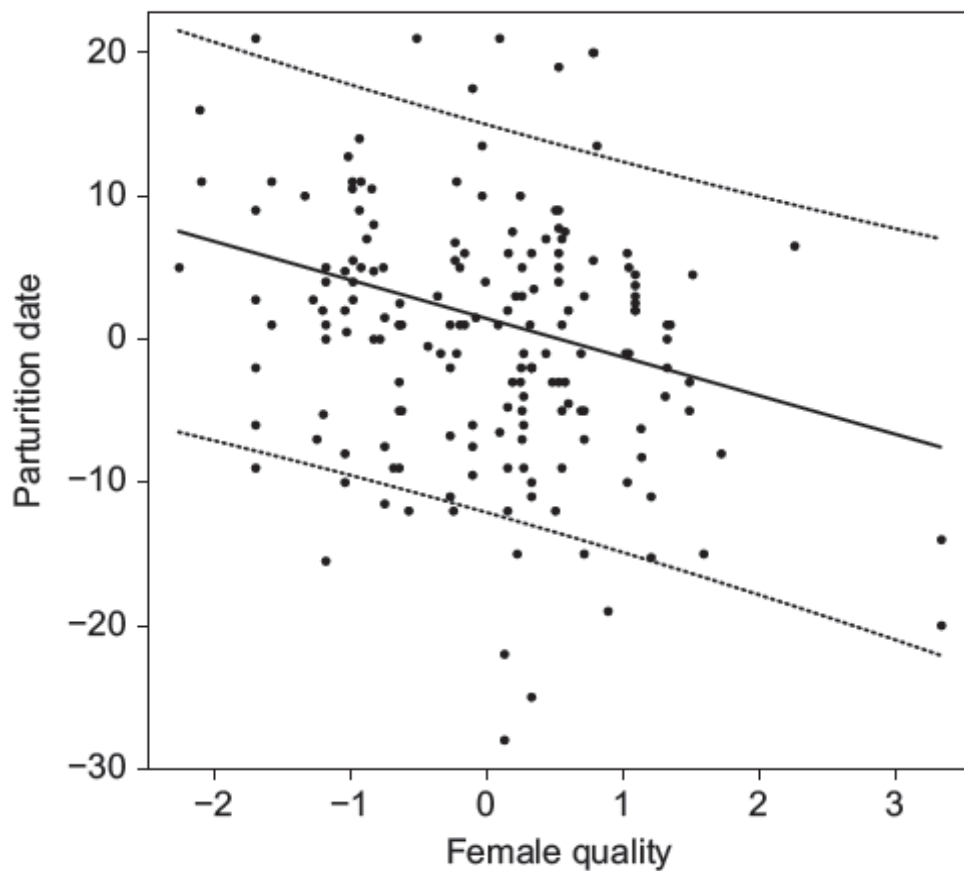
Takže samice, které porodí na vrcholu růstu zdrojů, mají vyšší fitness (Festa-Bianchet 1988). Tato strategie byla zdokumentována například u soba polárního (Skogland 1989) a srnce obecného (Andersen & Linnell 1998).

### **5.2.2. Kondice matky**

Klíčovým faktorem pro optimalizaci data porodu je kondice matky. Samice v dobré kondici rodí dříve, čímž si můžou zvýšit svou vlastní reprodukční fitness. Za samice v dobré kondici lze považovat ty, které mají větší tělesnou hmotnost a dožívají se většího věku (Gaillard et al. 2000). Tyto samice mohou lépe odolávat nemocem a zhoršeným přírodním podmínkám (Plard et al. 2014). Aby ale mohly rodit dříve, musí se také dříve zabřeznout (Mysterud et al. 2009, Plard et al. 2014). Samice v špatné kondici mohou svou reprodukci odložit kvůli nákladům z předchozích reprodukčně úspěšných sezón (Langvatn et al. 2004). Samice srnce obecného rodí každý rok přibližně ve stejnou dobu, jak je znázorněno na obrázku 2 (Plard et al. 2014).

U prvorodiček srnce obecného může být načasování porodu také ovlivněno jejich kondicí při početí (Langvatn 2004, Loe et al. 2005). Prvorodičky v špatné kondici rodí později než ty v dobré kondici (Langvatn 2004).

Dobrym ukazatelem kondice je tělesná hmotnost matky (Mysterud et al. 2001). U samic srnce obecného má zásadní vliv na životaschopnost mláďete (Andersen & Linnell 1998). Pravděpodobnost úhynu je větší u kolouchů s nižší tělesnou hmotností matky. Samice s větší tělesnou hmotností byly pravděpodobně v lepší kondici a dokázaly si udržet laktaci i během doby, kdy byl snížený přístup k potravě (Andersen & Linnell 1998). U srnce těžší a starší matky rodí dříve (Andersen & Linnell 1998, Feder et al 2008) a dokonce se i páří dříve (Mysterud et al. 2009). Tělesná hmotnost matky nemá vliv jen na datum porodu, ale i na četnost porodů a pohlaví mláďat.



Obrázek 2 - Vliv kvality samice srnce obecného (*Capreolus capreolus*) na datum porodu v populaci v Trois Fontaine, ve Francii. Předpovídané vztahy jsou vyznačené černou čarou a 95% interval spolehlivosti přerušovanou čarou. Převzato z Plard et al. (2014).

### 5.3 Reprodukční a behaviorální faktory

#### 5.3.1 Sociální postavení matky

S kondicí matky souvisí také její sociální postavení ve skupině. Obvykle v čím lepší kondici samice je, tím výše je hierarchicky postavená (Eloranta & Nieminen 1986). Například u soba polárního a srnce obecného se zvyšujícím se věkem samice zvyšuje její sociální postavení (Espmark 1964, Clutton-Brock et al., 1986, Thouless & Guinness 1986, Holand et al. 2004). U sociálních druhů jelenovitých si samice udržují své hierarchické postavení prostřednictvím tzv. agonistického chování (Jackson 1985, Thouless & Guinness 1986, Bebié & McElligott 2006). U srnce dochází k nárůstu agresivního chování samic v době jejich ovulace (Bebié &

McElligott 2006). Samice jelena milu si své hierarchické postavení utvrzují agonistickými interakcemi (Li et al. 2001). Podle Thoulesse a Guinnessové (1986) se u samic srnce obecného jejich úspěšnost v agonistických interakcích s věkem nezvyšuje. Samice se jen zřídka pokusí narušit ustálenou sociální hierarchii, takže starší jedinci si dokáží uhájit své dominantní postavení ve skupině.

Sociální postavení matky může ovlivnit jak načasování říje, tak porodu (Dušek et al. 2007, Moyes et al. 2011). U jelena evropského (Dušek et al. 2007), srnce obecného (Clutton-Brock et al., 1984, 1986) a soba polární (Kojola 1997) rodí dominantní matky dříve než submisivní. U dominantních samic jelence pampového (*Ozotoceros bezoarticus*) také dochází dříve k ovulaci než u submisivních (Alvarez 2003), mají rovněž lepší přístup k samcům (Bebié & McElligott 2006).

### **5.3.2. Věk matky**

Věk matky je dalším důležitým faktorem, který ovlivňuje datum porodu (sob polární: Adams & Dale 1998, srnec obecný: Nussey et al. 2006, jelenec pampový, *Ozotoceros bezoarticus*: Morales-Pineyrua et al. 2014). Sobi samice prvoroďičky rodí v průměru o 5 dní později než samice ve středním věku (Eloranta & Nieminen 1986), a také ovulují později než starší samice (Langvatn 2004, Plard et al. 2014). Pravděpodobnost zabřeznutí je nejvyšší u samic soba polárního ve středním věku života (3.- 4. rok, Eloranta & Nieminen 1986). U srnce obecného starší samice a samice v dobré kondici rodí dříve než mladší samice a samice ve špatné kondici (Plard et al. 2014). Důvodem tohoto vztahu může být trade-off mezi reprodukční investicí a tělesným růstem (Skogland 1983, Sand 1996).

### **5.3.3. Přítomnost samce**

U některých druhů jelenovitých (například jelen milu, *Elaphurus davidianus*) může přítomnost samce vyvolat ovulaci samice (Li et al. 2001). Jeho přítomnost může zajistit synchronizaci ovulace, početí nebo porodu jednotlivých samic. K tomuto jevu dochází především u druhů, u nichž žijí samci a samice odděleně a setkávají se pouze během období páření (Short 1980). Mezi tyto druhy patří například jelen evropský, sob polární nebo srnec obecný (Clutton-Brock et al. 1982, Geist 1998).

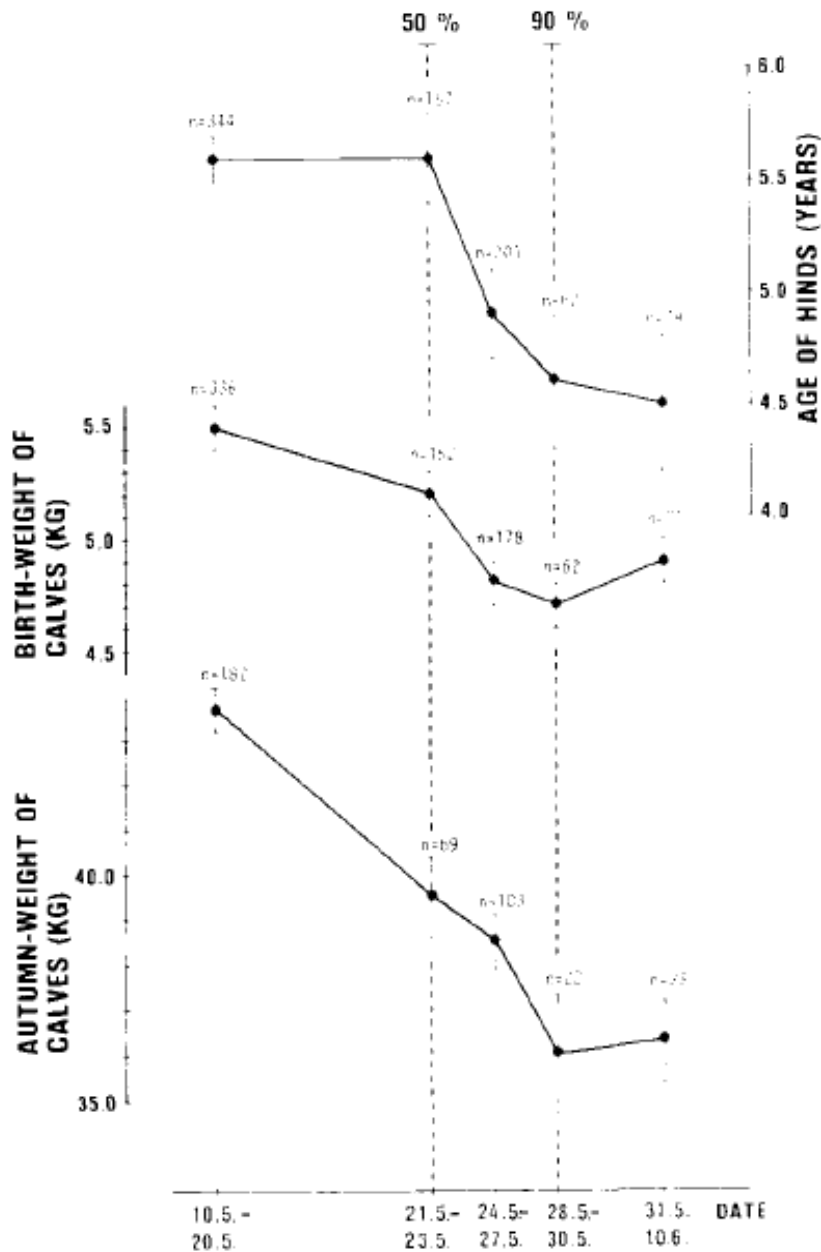
#### 5.2.4. Pohlaví a porodní hmotnost mláděte

U některých druhů jelenovitých byla prokázána souvislost mezi datem zabřeznutí a charakteristikami vrhu. Samice, které zabřezly dříve, nosily více embryí, z nichž převažovali potomci samčího pohlaví (Veeroja et al. 2010). Lze předpokládat, že samice vysoce polygynních a pohlavně dimorfních druhů, které zabřeznou dříve, budou mít více synů než ty, které zabřeznou později (Kruuk et al. 1999). Tato domněnka byla podpořena pokusem na sobu polárním z Finska (Holand et al. 2006). U srnce obecného však bylo datum porodu na pohlaví mláděte nezávislé (Plard et al. 2014).

U jelena evropského bylo zaznamenáno, že k porodům dvojčat dochází spíše dříve během sezóny než k porodům jedináček (Fennessy et al. 1991). Dřívější porod může zvýhodnit mládě během jeho prvního roku života a ovlivnit tak jeho budoucí reprodukční úspěch (Festa-Bianchet 1988, Kruuk 1999, Langvatn 2004, Holland et al. 2006). Toto vše je lépe využito u samců než u samic narozených dříve. Ty samice, které jsou v celkově horší kondici, mají nižší sociální postavení ve skupině, a proto mají těžší přístup k potravě a samcům. Z tohoto důvodu také zabřeznou a rodí později (Holland et al. 2006). Samci mohou více získat z toho, když se narodí dříve během sezóny (Hewison & Gaillard 1999). Souvislost mezi datem porodu a pohlavím mláděte byla prokázána i u jelence pampového, u něhož se samičí mlád'ata rodila o 21 dní dříve než samčí mlád'ata (Morales-Pineyrua et al. 2014). Clutton-Brock et al. (1982) předpokládali, že samice jelena evropského dokáží přizpůsobit délku březosti pohlaví plodu (březost s potomkem samčího pohlaví trvá déle než březost se samičím potomkem).

Porodní hmotnost potomka je dalším reprodukčním parametrem, který může být ovlivněn datem jeho narození. Zpravidla mlád'ata, která se narodila dříve během sezóny, jsou těžší než ta, která se narodila později (Eloranta & Nieminen 1986, Dušek et al. 2007), jak je znázorněno na obrázku 3. Tato mlád'ata bývají také těžší při odstavu (Eloranta & Nieminen 1986). To podporuje hypotézu Triverse a Willarda (1973), která předpokládá pozitivní korelaci mezi kondicí matky a kondicí potomka. Datum porodu a porodní hmotnost mláděte mají zásadní vliv na úspěšnost přežití mláděte během první zimy (těžší a dříve narozená mlád'ata mají větší šanci na přežití než lehčí a později narozená: Moyes et al. 2011). Zlepšení podmínek během zimy a jara může urychlit tempo růstu plodu (Asher 2007). Porod je částečně pod kontrolou potomka a může být vyvolán dosažením „cílové“ velikosti a hmotnosti (Asher 2007). Porodní hmotnost potomka se tak může zvyšovat s délkou březosti.

K tomu přispívají i další okolnosti, jako například to, že porodní hmotnost mláďete pozitivně koreluje s hmotností a věkem jeho matky, nebo to, že se jedná o potomka samčího pohlaví (Mysterud et al. 2009).



Obrázek 3 - Na ose y je znázorněna porodní hmotnost mláďat soba polárního (*Rangifer tarandus*), jejich hmotnost na podzim a věk jejich matky. Na ose x je datum narození mláďat. Vrchol porodů je 22. května (tento den se narodilo 50% mláďat) a průměrné datum porodů je 29. května (90% narozených mláďat). Převzato z Eloranta and Nieminen (1986).

### 5.2.6. Opožděná implantace

U srnce obecného se vyskytuje jev známý jako opožděná implantace. Tento jev byl poprvé popsán Zieglerem (1843) a Bischoffem (1858). To znamená, že den porodu se neodvíjí ode dne páření, ale ode dne implantace blastocysty (Aitken 1981). Záhy po početí embryo zastaví svůj vývoj a jeho implantace je opožděna o pět měsíců. Ve Francii, kde je kontinentální klima a studené zimy, se srnci páří v průběhu července a srpna. Embryonální vývoj se obnoví později během prosince nebo brzy v lednu, tj. v době kdy se délka dne prodlužuje (Semperé 1993).

## 6. Závěr

- \* Optimalizace data porodu umožňuje samicím jelenovitých maximalizovat reprodukční fitness.
- \* Mezi mechanismy, které se na tomto procesu podílí, patří načasování pohlavní aktivity, opoždění implantace a přizpůsobení délky březosti.
- \* V sezónních oblastech, ve vysokých zeměpisných šířkách, spadají porody do maxima vegetační sezóny. Sezonnost jelenovití vnímají pomocí změn fotoperiody, prostřednictvím produkce melatoninu v nočních hodinách.
- \* Synchronizace porodů není jen odpovědí na aktuální podmínky prostředí, ale hlavně se jedná o anti-predační strategii, pomocí níž samice zvyšují šance na přežití svých mlád'at. A to tak, že buď dojde k přesycení predátora nebo jeho zmatení.
- \* Studium optimalizace data porodu, a tedy i sledování načasování říje (ovulace), může mít zásadní význam nejen pro záchranu ohrožených druhů jelenovitých (Ceballos & Ehrlich 2002), ale i pro úspěšnou asistovanou reprodukci u farmově chovaných druhů (Asher et al. 1992, Lindsay 1996).

## **Použitá literatura:**

- Acuña-Castroviejo, D., Escames, G., Venegas, C., Díaz-Casado, M. E., Lima-Cabello, E., López, L. C., Rosales-Corral, S., Dun-Xian Tan & Reiter, R. J.** 2014. Extrapineal melatonin: sources, regulation, and potential functions. *Cellular and Molecular Life Sciences*. 71: 2997-3025.
- Adams, L. G. & Dale, B. W.** 1998. Timing and synchrony of parturition in Alaskan caribou. *Journal of Mammalogy* 79: 287–294.
- Ahlén, I.** 1965. Studies on the red deer, *Cervus elaphus L.*, in Scandinavia. *Swedish Wildlife Research*, 3: 177–376
- Aitken, R. J.** 1981. Aspects of delayed implantation in the roe deer, *Capreolus capreolus*. *Journal of reproduction and fertility*. Supplement. 29: 83–95.
- Allen, G. M.** 1940. The mammals of China and Mongolia. Natural history of Central Asia XI, Part 2. New York: American Museum of Natural History.
- Alvarez, L., Martin, G.B., Galindo, F. & Zarco, L.A.** 2003. Social dominance of female goats affects their response to the male effect. *Applied Animal Behaviour Science*. 8: 119–126.
- Andersen, R. & Linnell, J. D. C.** 1998. Ecological correlates of mortality of roe deer fawns in a predator-free environment. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*. 76: 1217–1225.
- Asher, G.W.** 2007. Gestation length in red deer: genetically determined or environmentally controlled? *Society for Reproduction and Fertility Supplement*. 64: 255–260.
- Asher, G.W., Archer, J.A., Ward, J.F., Scott, I.C. & Littlejohn, R.P.** 2005. Reproductive performance of pubertal red deer, *Cervus elaphus* hinds: effects of genetic introgression of wapiti subspecies on pregnancy rates at 18 months of age. *Animal Reproduction Science*. 90: 287–306.
- Asher, G.W., Archer, J.A., Ward, J.F., Scott, I.C., Littlejohn, R.P.** 2011. Effect of melatonin implants on the incidence and timing of puberty in female red deer, *Cervus elaphus*. *Animal Reproduction Science*. 124: 202–209.
- Asher, G.W. Morrow, C.J., Jabbour, N., Mulley, R.C. Veldhiusen, F.A. & Langridge, M.** 1992. Laparoscopic intra-uterine insemination of fallow deer with frozen-thawed or fresh semen after synchronisation with CIDR devices. *N2. Veterinary Journal*. 40: 8–14.
- Bebié, N. & McElligott, A.G.** 2006. Female aggression in red deer: does it indicate competition for mates? *Mammalian Biology*. 71: 347–355.
- Berg, W.E., & Phillips, R.L.** 1972. Winter spacing of moose in northwestern Minnesota. In *Proc. North American Moose Conf. Workshop*. 8: 166–176.
- Berger, J., Cain, S. Dulamtseren, S., Enkkhbileg, D., Lichtman, P., Namshir, Z., Wingard, G. & Reading, R.** 2001. Back-casting sociality in extinct species: new perspectives using mass death assemblages and sex ratios. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*. 268:131–139.
- Bianchi, M. , Le Be1, S., Hurlin, J. C., Hurnblot, P., Chardonnet, P. & Tibier, M.** 1994. *Proc Third Inter Congress on the Biology of Deer*, Edinburgh, Scotland, in press.
- Bischoff, Th. L. W.** 1854. *Entwicklungsgeschichte des Rehes*. J. Ricker's Buchhandlung, Giessen.

- Bittman, E.L., Dempsey, R.J. & Karsch, F.J.** 1983. Pineal melatonin drives the reproductive response to daylength in the ewe. *Endocrinology*. 113: 2276–2283.
- Bronson, F.H.** 1989. *Mammalian reproductive biology*. University of Chicago Press, Chicago & London.
- Bronson, F. H.** 2009. Climate change and seasonal reproduction in mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 364: 3331–3340.
- Bryant, J.P., Chapin, F.S., III, & Klein, D.R.** 1983. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos*. 40: 357–368.
- Ceballos G., Ehrlich P.R.** 2002. Mammal population losses and the extinction crisis. *Science*. 296: 904–907.
- Chapman D. I., Chapman Norma G., Dansie O.** 1984. The periods of conception and parturition in feral Reeves' muntjac, *Muntiacus reevesi* in southern England, based upon age of juvenile animals. *Journal of Zoology*. 204: 575–578.
- Chapman, N. G.** 1991. Chinese muntjac, *Muntiacus reevesi*. In *The handbook of British mammals*. 3rd edition: 526–532.
- Clements, M. N., Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D., Pemberton, J. M. & Kruuk, L. E. B.** 2011. Gestation length variation in a wild ungulate. *Functional Ecology*. 25: 691–703.
- Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D. & Guinness, F.E.** 1986. Great expectations: dominance, breeding success and offspring sex ratios in red deer. *Animal Behavior*. 34: 460–471.
- Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D. & Guinness, F.E.** 1989. Fitness costs of gestation and lactation in wild mammals. *Nature*. 337: 260–262.
- Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D. & Guinness, F.E.** 1984. Maternal dominance, breeding success and birth sex ratios in red deer. *Nature*. 308: 358–360.
- Clutton-Brock, T.H., Guinness, F.E. & Albon, S.D.** 1982. *Red Deer: Behavior and Ecology of Two Sexes*. University of Chicago Press, Chicago.
- Coulson, T., Albon, S., Guinness, F., Pemberton, J., & Clutton-Brock, T.** 1997. Population substructure, local density, and calf winter survival in red deer, *Cervus elaphus*. *Ecology*. 78: 852–863.
- Coulson T., Kruuk L. E. B., Tavecchia G., Pemberton J. M. & Clutton-Brock T. H.** 2003. Selection on neonatal traits in red deer. *Evolution*. 57: 2879–2892.
- Côté S. D. & Festa-Bianchet M.** 2001. Birthdate, mass and survival in mountain goat kids: effects of maternal characteristics and forage quality. *Oecologia*. 127: 230–238.
- Crowley, T. J.** 1994. Pangean climates. In *Pangea: paleoclimate, tectonics and sedimentation during the accretion, zenith and breakup of a supercontinent*. Special Papers. Geological Society of America. 288: 25–55.
- Dušek, A., Bartoš, L., & Švecová, L.** 2007. The effect of a mother's rank on her offspring's pre-weaning rank in farmed red deer. *Applied Animal Behaviour Science*. 103: 146–155.
- Eloranta, E. & Nieminen, M.** 1986. Calving of the experimental reindeer herd in Kaamanen during 1970 - 85. - *Rangifer*, Special Issue No. 1: 115–121.

- Espmark, Y.**, 1964. Studies in dominance-subordination relationship in a group of semi-domestic reindeer, *Rangifer tarandus*. *Animal Behavior*. 12: 420–426.
- Evtushevsky N. N.** 1974. Reproduction of *Cervus nippon hortulorum* SW. under conditions of the middle Dnieper area. *Vestnik Zoologii*. 7:23–28.
- Feder, C., Martin, J.G.A., Festa-Bianchet, M., Bérubé, C. & Jorgenson, J.** 2008. Never too late? Consequences of late birth date for mass and survival of bighorn lambs. *Oecologia*. 156: 773–781.
- Fennessy, P.F., Mackintosh, C.G., Shackell, G.H., & Whaanga, A.J.** 1991. Artificial insemination and synchronised natural breeding in red deer. *Proceedings of the New Zealand Society of Animal Production*. 51: 245–148.
- Festa-Bianchet, M.** 1988. Birthdate and lamb survival in bighorn lambs, *Ovis canadensis*. *Journal of Zoology*. 214: 653–661.
- Gaillard, J. M., Delorme, D., Jullien, J. M. & Tatin, D.** 1993. Timing and synchrony of birth in roe deer. *Journal of Mammalogy*. 74: 738–744.
- Gaillard, J. M., Festa-Bianchet, M., Delorme, D. & Jorgenson, J.** 2000. Body mass and individual fitness in female ungulates: bigger is not always better. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 267: 471–477.
- García, A. J., Landete-castillejos, T., Carrión, D., Gaspar-lópez, E. & Gallego, L.** 2006. Compensatory extension of gestation length with advance of conception in red deer, *Cervus elaphus*. *Journal of Experimental Zoology Part A: Comparative Experimental Biology*. 305: 55-61.
- Garcia, A., Landete-Castillejos, T., Molina, A., Albiñana, B., Fernández, C., Garde, J. & Gallego, L.** 1999. Lactation curves in captive Iberian red deer, *Cervus elaphus hispanicus*. *Journal of animal science* 77: 3150–3155.
- Geist, V.** 1998. *Deer of the world. Their evolution, behavior and ecology.* Stackpole Books.
- Goldman, B.D.** 1999. The circadian timing system and reproduction in mammals. *Steroids*. 64:679-685.
- Goldman, B.D.** 2001 Mammalian photoperiodic system: formal properties and neuroendocrine mechanisms of photoperiodic time measurement. *Journal of Biological Rhythms*. 16: 283–301.
- Hewison, A. M. & Gaillard, J. M.** 1999. Successful sons or advantaged daughters? The Trivers–Willard model and sex-biased maternal investment in ungulates. *Trends in Ecology & Evolution*. 14: 229–234.
- Hogg, J. T., Hass, C.C. & Jenni, D.A.** 1992. Sex-biased maternal expenditure in Rocky Mountain bighorn sheep. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 31: 243–251.
- Holand, Ø., Mysterud, A., Røed, K.H., Coulson, T., Gjostein, H., Weladji, R.B. & Nieminen, M.** 2006. Adaptive adjustment of offspring sex ratio and maternal reproductive effort in an iteroparous mammal. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 273: 293–299.
- Holand, Ø., Weladji, R. B., Gjostein, H., Kumpula, J., Smith, M. E., Nieminen, M. & Roed, K. H.** 2004. Reproductive effort in relation to maternal social rank in reindeer, *Rangifer tarandus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 69–76.
- Ims, R. A.** 1990a. The ecology and evolution of reproductive synchrony. *Trends Ecol. Evol.* 5: Trends in Ecology & Evolution 135–140.

- Ims, R.A.** 1990b. On the adaptive value of reproductive synchrony as a predator-swamping strategy. *The American Naturalist*. 136: 486–498.
- Jackson, J.** 1985. Behavioural observations on the Argentinean pampas deer, *Ozotoceros bezoarticus* celer Cabrera, 1943. *Z. Säugetierkd.* 50: 107–116.
- Karsch, F. J. & Wayne, N.L.** 1988. Interplay of endogenous rhythms and environmental cues in organizing the seasonal reproductive cycle of the ewe. *Proc. 1th Int. Congr. Animal Reproduction & AI*, Dublin. 221–227.
- Kojola, I.** 1997. Social status and physical condition of mother and sex ratio offspring in cervids. *Applied Animal Behaviour Science*. 51: 267–274.
- Kruuk, L.E.B., Clutton-Brock, T.H., Rose, K.E. & Guinness, F.E.** 1999. Early determinants of lifetime reproductive success differ between the sexes in red deer. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 266: 1655–1661.
- Landete-Castillejos, T., Garcia, A. & Gallego, L.** 2001. Calf growth in captive Iberian red deer, *Cervus elaphus hispanicus*: Effects of birth date and hind milk production and composition. *Journal of Animal Science*. 79: 1085–1092.
- Landete-Castillejos, T., Garcia, A., Gomez, J. A., Berruga, M. I. & Gallego, L.** 2004. Lactation under induced five-month delay reproduction in Iberian red deer, *Cervus elaphus hispanicus*. *Journal of Experimental Zoology Part a-Comparative Experimental Biology*. 301A: 261–265.
- Landete-Castillejos, T., García, A., López-Serrano, F. R. & Gallego, L.** 2005. Maternal quality and differences in milk production and composition for male and female Iberian red deer calves, *Cervus elaphus hispanicus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 57: 267–274.
- Langvatn, R., Mysterud, A., Stenseth, N. C. & Yoccoz, N. G.** 2004. Timing and synchrony of ovulation in red deer constrained by short northern summers. *American Naturalist*. 163: 763–772.
- Li, C., Jiang, Z., Jiang, G. & Fang, J.** 2001. Seasonal Changes of Reproductive Behavior and Fecal Steroid Concentrations in Père David's Deer. *Hormones and Behavior*. 40: 518–525.
- Lincoln, G. A.** 1985. Seasonal breeding in deer. In: Fennessy PF, Drew KR, editors. *Biology of deer production biology of deer production*. Wellington: The Royal Society of New Zealand. 165–179.
- Lincoln, G. A.** 1998. Photoperiod-melatonin relay in deer. *Acta Veterinaria Hungarica*. 46: 341–356.
- Lincoln, G. A. & Short, R. V.** 1980. Seasonal breeding: nature's contraceptive. *Recent Progress in Hormone Research*. 36: 1–53.
- Lindsay, D. R.** 1996. Environment and reproductive behaviour. *Animal Reproduction Science*. 42: 1–12.
- Loe, L. E., Bonenfant, C., Mysterud, A., Gaillard, J. M., Langvatn, R., Klein, F., Calenge, C., Ergon, T., Pettorelli, N. & Stenseth, N. C.** 2005. Climate predictability and breeding phenology in red deer: timing and synchrony of rutting and calving in Norway and France. *Journal of Animal Ecology*. 579–588.
- Mackie, R. J.** 1970. Range ecology and relations of mule deer, elk and cattle in the Missouri River breaks, Montana. *Wildlife Monographs*. 20:1–79.
- Malpaux, B., Migaud, M., Tricoire, H. & Chemineau, P.** 2001. Biology of mammalian photoperiodism and the critical role of the pineal gland and melatonin. *Journal of Biological Rhythms*. 16: 336–347.

- Markgren, G.** 1969. Reproduction of moose in Sweden. *Viltrevy*. 2:127-299.
- Maruyama, N., Sugimori, F., Totake, Y. & Miura S.** 1975. The snorting voice of the sika deer in relation to its spacing distribution. *J. Mamm. Soc. Japan*, 6:155-162.
- Morales-Pineyrua T., Ciappesoni J. & Ungerfeld R. G.** 2014. Social rank and reproductive performance of pampas deer females (*Ozotoceros bezoarticus*, Linnaeus, 1758). *Behavioural Processes*. 105: 49-52.
- Moyes, K. Nussey, D. H., Clements, M. N., Guinness, F. E., Morris, A., Morris, S., Pemberton, J. M., Kruuk, L. E. B. & Clutton-Brock, T. H.** 2011. Advancing breeding phenology in response to environmental change in a wild red deer population. *Global Change Biology*. 17: 2455–2469.
- Mumby, H. S., Courtiol, A., Mar, K. U. & Lummaa, V.** 2013. Birth seasonality and calf mortality in a large population of Asian elephants *Ecology and Evolution*. 3: 3794–3803.
- Murphy, P.M., Lindsay, D.R. & Purvis, I.W.** 1994. The importance of the birthsite on the survival of Merino lambs. *proceedings of the Australian Society of Animal Production*. 20: 251–254.
- Mysterud, A., Yoccoz, N. G., Stenseth, N. C. & Langvatn, R.** 2001. The effects of age, sex and density on body weight of Norwegian red deer: evidence of densitydependent senescence. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 268: 911–919.
- Mysterud, A., Røed, K. H., Holand, Ø., Yoccoz, N. G. & Nieminen, M.** 2009. Age-related gestation length adjustment in a large iteroparous mammal at northern latitude. *Journal of animal ecology*.78: 1002–1006.
- Nilsen, E. B., Linnell, J. D. & Andersen, R.** 2004. Individual access to preferred habitat affects fitness components in female roe deer, *Capreolus capreolus*. *Journal of Animal Ecology*, 73: 44-50.
- Nussey, D. H., Kruuk, L. E. B., Donald, A., Fowlie, M. & Clutton-Brock, T.H.** 2006. The rate of senescence in maternal performance increases with early-life fecundity in red deer. *Ecology Letters*. 9:1342–1350.
- Odden, M. & Wegge, P.** 2007. Predicting spacing behavior and mating systems of solitary cervids: a study of hog deer and Indian muntjac. *Zoology*. 110: 261–270.
- Oftedal O. T.** 1985. Pregnancy and lactation. In: Huson R, White RG, editors. *Bioenergetics of wild herbivores*. Boca Raton, FL: CRC Press. 215–238.
- Peterson, R. L.** 1955. *North American moose*. University of Toronto Press. 380.
- Plard, F., Gaillard, J.-M., Bonenfant, C., Hewison, A. J. M., Delorme, D., Cargnelutti, B., Kjellander, P., Nilsen, E. B., Coulson, T.** 2013 Parturition date for a given female is highly repeatable within five roe deer populations. *Biology Letters*. 9: 20120841.
- Plard, F., Gaillard J.-M., Coulson, T., Hewison, A.J.M., Delorme, D., Warnant, C., Nilsen, E.B. & Bonenfant C.** 2014. Long-lived and heavier females give birth earlier in roe deer. *Ecography*. 37: 241–249
- Price T., Kirkpatrick M. & Arnold S. J.** 1988 Directional selection and the evolution of breeding date in birds. *Science* 240: 798–799.
- Rutberg, A. T.** 1987. Adaptive hypotheses of birth synchrony in ruminants: an interspecific test. *American Naturalist*. 130: 692–710.
- Sadleir, R. M. F. S.** 1987. Reproduction of female cervids. In: Wemmer CE, editor. *Biology and management of the Cervidae*. Washington: Smithsonian Institution Press. 123–144.

- Sand, H.** 1996. Life history patterns in female moose, *Alces alces*: the relationship between age, body size, fecundity and environmental conditions. *Oecologia*. 106: 212–220.
- Scott, I. C., Asher, G. W., Archer, J. A. & Littlejohn, R. P.** 2008. The effect of conception date on gestation length of red deer, *Cervus elaphus*. *Animal Reproduction science*. 206–217.
- Sempré, A.J., Mauget, R., Blanvillain, C. & Chemineau, P.** 1993. The role of photoperiod in the sexual cycle in female roe deer. In: N. Ohtaishi and H.I. Sheng (Editors), *Deer of China*. Elsevier, Amsterdam. 364–371.
- Short, R.V.** 1980. Sexual selection: the meeting point of endocrinology and sociobiology. In: I.A. Cumming, J.W. Funder and F.A.O. Mendelsohn (Editors), *Endocrinology Proc. VI Int. Congress on Endocrinology*, Melbourne, Australia. Australian Academy of Science, Canberra. 49–58.
- Skogland, T.** 1983. The effects of density dependent resource limitation on size of wild reindeer. *Oecologia*. 60: 156–168.
- Skogland, T.** 1989. Comparative social organization of wild reindeer in relation to food, mates and predator avoidance. *Advances in Ethology*. 29: 1–71.
- Stearns, S.** 1992. *The evolution of life histories*. New York: Oxford University Press.
- Thouless, C.R. & Guinness, F.E.** 1986. Conflict between red deer hinds: the winner always wins. *Animal Behavior*. 34: 1166–1171.
- Trivers, R.L. & Willard, D.E.** 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science*. 179: 90–92.
- Veeroja, R., Kirk, A., Tilgar, V., Sade, S., Kreitsberg, M. & Tonisson, J.** 2010. Conception date affects litter type and foetal sex ratio in female moose in Estonia. *Journal of Animal Ecology*. 79: 169–175.
- Verme, L. J.** 1963. Effect of nutrition on growth of white-tailed deer fawns. Michigan Department of Conservation, Game Division.
- Whitehead, G.K.** 1972. *Deer of the World*. Constable, London.
- Weckerly, F.W.** 1998. Sexual size dimorphism: influence of mass and mating systems in the most dimorphic mammals. *Journal of Mammalogy* 79:33–52.
- Wilson, A. J., Pilkington, J. G., Pemberton, J. M., Coltman, D. W., Overall, A. D. J., Byrne, K. A. & Kruuk, L. E. B.** 2005. Selection on mothers and offspring: whose phenotype is it and does it matter? *Evolution*. 52: 451–463.
- Ziegler, L.** 1843. *Beobachtungen Uber die Brunst und den Embryo der Rehe*. Helwing'sche Hofbuchhandlung, Hannover.
- Zucker I.** 2001. Circannual rhythms. In *Handbook of behavioural neurobiology* (eds S. Takahashi, F. W. Turek & R. Y. Moore). New York, NY: Kluwer Academic Publishers/Plenum Press. 12: 509–528.