

**Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Zoologie



Mgr. et Mgr. Jakub Polák

Pohlavní dvojtvárnost velikosti a související jevy u kopytníků

Sexual size dimorphism and related phenomena in ungulates

Dizertační práce

Školitel: Doc. RNDr. Daniel Frynta, Ph.D.

Praha, 2014

Prohlášení:

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

V Praze, 26. května 2014

Poděkování

Na prvním místě bych rád poděkoval svému školiteli doc. RNDr. Danielu Frynta, PhD., který mi byl po celou dobu studií velkou inspirací, neocenitelným rádcem a trpělivým podporovatelem. Jeho široký rozhled v mnoha, nejen biologických oborech, kritické myšlení, takřka neutuchající energie, velká zvědavost a odvážné, neotřelé nápady přispěly velkou měrou ke vzniku této práce. To on mě přivedl ke studiu behaviorální a evoluční ekologie kopytníků, za což jsem mu vděčný. Chtěl bych mu poděkovat i za to, že to nikdy nevzdal, i když k tomu měl často dobrý důvod. Doufám, že jsem se z dlouholeté spolupráce s ním alespoň něčemu přiučil.

Děkuji také celé své rodině a blízkým za jejich neustálou podporu, neocenitelný optimismus a velkou trpělivost. I oni mají na vzniku této práce velký podíl.

Abstrakt

Pohlavní dvojtvárnost velikosti (SSD) definovaná rozdílnými tělesnými rozměry samce a samice stejného druhu je široce rozšířeným jevem v živočišné říši a kopytníci patří mezi nejdírnější savce. U naprosté většiny druhů jsou samci větším pohlavím, což se často vysvětluje pomocí rozdílných reprodukčních rolí obou pohlaví. Rodičovská investice je zcela přenechána samicím, které jsou proto selektivnějším pohlavím, zatímco samci musejí o přístup k receptivním samicím bojovat ve vzájemných soubojích, kde tělesná velikost, síla a kondice jsou rozhodující. Vztah mezi tělesnou velikostí a reprodukčním úspěchem samce je navíc ovlivněn typem reprodukčního systému a související mírou polygynie, kdy největšího SSD dosahují harémové a promiskuitní druhy.

Ačkoliv existují souhrnné studie SSD na kopytnících, systematický výzkum zaměřený na homogenní, specializovanou skupinu s detailní znalostí life-history znaků byl spíše ojedinělý. Já jsem se věnoval podčeleďi koz a ovcí (*Caprinae*) a turů (*Bovinae*) s cílem detailní analýzy SSD a jeho evolučních pochodů. Pomocí fylogenetických metod se mi podařilo zrekonstruovat ancestrální stav u divokých koz a ovcí, jejichž předek byl charakteristický střední úrovní SSD, ten se dále plasticky vyvíjel v závislosti na typu habitatu a reprodukčním systému daného potomka. Nejvíce dimorfní je homogenní větev divokých koz a ovcí, podobných hodnot dosáhli i divocí tuři, nejmenší SSD byl naopak zaznamenán u skupiny goralů a serauů (*Capricornis* a *Naemorhedus* spp.), kteří se od zbytku podčeleďi liší sociální organizací, nízkou mírou polygynie i prostředím. Dále jsme potvrdili výrazný pokles SSD související s domestikacním procesem, což podporuje hypotézu o vzniku SSD působením sexuální selekce. Na vnitrodruhové úrovni se nám navíc podařilo potvrdit platnost Renschova pravidla o alometrii SSD, tedy s rostoucí velikostí domácího plemene se zvětšoval i SSD.

Jelikož vznik pohlavních rozdílů v tělesné velikosti klade velké nároky na rychlý růst samců již v raných stádiích ontogeneze, jsou selektivní mateřské investice a adaptivní sekundární poměr pohlaví (SSR) zajímavou souvislostí SSD. Podle Trivers-Willardovy hypotézy by samice v dobré kondici měly produkovat více synů než dcer a naopak, protože tím zvýší svou inkusivní fitness. Na základě analýzy velkého souboru o poměrech pohlaví mláďat kozy domácí jsme sice objevili výrazný posun SSR ve prospěch samců, jeho distribuce v rámci jednotlivých kategorií vrhů však byla binomiální. Zároveň se nám nepodařilo najít výraznou podporu pro Trivers-Willardovu hypotézu, jediný signifikantní vliv v marginálním GEE modelu měl věk matky a sezóna zabřeznutí, ovšem jejich kumulativní efekt na SSR byl velmi malý. Alternativní příčiny variace SSR jsou proto dále diskutovány.

Abstract

Sexual size dimorphism (SSD) defined by differences in body size of a conspecific male and female are widespread phenomenon in the animal kingdom and ungulates belong among the most dimorphic mammals. In most species males are the larger sex which is often explained by differing sex-specific reproductive roles. While parental investment is predominantly left to females which are the selective sex, males have to fight for access to receptive mates in intensive combats where body size, strength, and condition are often critical. The relationship between male body size and reproductive success varies according to a mating system with the highest SSD being achieved by harem and promiscuous species.

Even though several compilation studies of SSD have been done on ungulates it is rare that systematic research is closely concentrated on a well-defined specialised homogenous group where detailed knowledge on its life-history traits is also available. I have focused on subfamily *Caprinae* and *Bovinae* with the objective to conduct a detailed analysis of their SSD and its evolutionary traits. Using advanced phylogenetic methods I could reconstruct the ancestral state in wild goats and sheep that was characterised by medium SSD which then took two different routes of evolution depending on a type of habitat and mating system the specific taxon adopted. The highest SSD has been recorded for a homogenous clade of wild goats and sheep, a similar value to the one of wild bovines, while the lowest SSD has been found among gorals and serows (*Capricornis* and *Naemorhedus* spp.). These species are known to deviate from the typical social organisation, polygynous reproductive system, and habitat type. Furthermore, we found significant decline in SSD following the domestication process which suggests the role of sexual selection in origins of SSD. We could also provide support for allometric Rensch's rule on the intraspecific level, i.e., SSD was positively correlated with a breed body size.

As the evolution of intersexual differences in body size put a lot of pressure on fast male body growth since birth, selective maternal investment and adaptive adjustment of secondary sex ratio (SSR) appears to be an interesting consequence of ungulate SSD. According to the Trivers-Willard hypothesis mothers in good body condition should produce higher proportion of sons because this would lead to inclusive fitness increase. Having analysed a large dataset on offspring sex ratio in domestic goats we found that SSR deviated significantly from the balanced ratio in favour of males. However, it fitted the binomial distribution. Moreover, based on GEE models we failed to find support for the Trivers-Willard hypothesis with only the maternal age and season of oestrus displaying significant but small-sized effect.

Obsah

1. Úvod.....	1
1.1. Úvod do problematiky	1
1.2. Zaměření a cíle práce	3
2. Taxonomie a fylogeneze kopytníků.....	6
3. Pohlavní dvojtvárnost	11
3.1. Základní vymezení.....	11
3.2. Ontogeneze pohlavní dvojtvárnosti.....	13
3.3. Evoluce SSD.....	16
3.4. Renschovo pravidlo.....	21
3.5. SSD a jeho life-history konsekvence	23
4. Poměr pohlaví mláďat a investice do potomstva.....	27
5. Shrnutí výsledků	36
6. Literatura.....	38
7. Seznam publikací.....	53
Prohlášení spoluautorů.....	54

1. Úvod

1.1. Úvod do problematiky

Následující dizertační práce skládající se ze dvou již publikovaných článků a jednoho rukopisu v současné době v recenzním řízení se zabývá vybranými okruhy z evoluční a behaviorální ekologie různorodé a druhově velmi početné skupiny savců, kopytníků. Svým zaměřením navazuje na mou diplomovou práci rovněž zpracovanou na katedře zoologie PřF UK a detailněji nahlíží na dva specifické, přesto úzce související biologické fenomény, a to pohlavní rozdíly ve velikosti těla a mateřské investice do potomstva, přesněji sekundární poměry pohlaví.

Studiu těchto jevů se věnovala značná pozornost zvláště v posledních několika desetiletích (Hardy, 2002; Fairbairn et al., 2007), počátky současného výzkumu však sahají mnohem dále do minulosti a je třeba je hledat ve viktoriánské Anglii 19. století. U zrodu současného zájmu stály myšlenky zakladatele evoluční teorie Charlese R. Darwina. Bylo to především díky jeho zcela inovativnímu vhledu do principů biologické evoluce (již formuloval společně s Alfredem R. Wallacem), že dnes nahlížíme na morfologii, ekologii i chování živočišných druhů novou perspektivou umožňující formulaci a testování provokativních hypotéz o jejich ultimátních příčinách (Krebs a Davies, 1997).

Jak se pokusím ukázat v následujícím textu, sexuální dimorfismus velikosti, definovaný jako rozdíl v tělesné velikosti samce a samice stejného druhu, není jen izolovaným morfologickým fenoménem, ale jsou s ním spojeny i další, a to poměrně významné aspekty biologie daného druhu. Rozdíly ve velikosti těla samců a samic totiž následně vedou k celé řadě pohlavně specifických ekologických nároků i life-history charakteristik (Isaac, 2005), tedy ovlivňují způsob života obou pohlaví od narození až do smrti. Nejenom v případě kopytníků platí, že samci sexuálně dimorfních druhů, kteří jsou větším pohlavím, jsou matkou častěji kojeni a odstavováni v pozdějším věku (Alley et al., 1995; Cassinello, 1996), liší se od samic v délce a rychlosti růstu (Festa-Bianchet et al. 1994, 1996), druhu i množství potravy, kterou musí zkonsumovat, aby vyhověly rozdílným energetickým požadavkům svých těl (Ruckstuhl a Neuhaus, 2002), velikosti areálu (O'Brien, 1984), typu habitatu (Villaret et al., 1997), toleranci klimatických podmínek (Bon et al., 2001) a v neposlední řadě i délce života (Loison et al., 1999a; Toïgo et al., 1997; Toïgo a Gaillard, 2003). Sexuální dimorfismus však také souvisí se sociálním uspořádáním a typem reprodukčního systému konkrétního zvířete (Pérez-Barbería et al., 2002), reprodukčními strategiemi obou pohlaví

(Dunbar et al., 1990) i dalšími vzorci chování a jejich časovým rozvrhem (Ruckstuhl a Kokko, 2002).

Domnívám se, že nám zmíněné širší souvislosti zřetelně připomínají fascinující komplexitu přírodního světa, ve kterém jsou jednotlivě studované jevy vzájemně provázané sítí složitých vztahů. Proto, jak už je mimochodem patrné z jejího názvu, nemůže být tato práce jen o pohlavních rozdílech ve velikosti těla. Samci i samice sexuálně dimorfních druhů žijící v polygynním systému se totiž výrazně liší reprodukční úspěšností (pro přehled viz Clutton-Brock, 1988), tedy počtem zplozených mláďat během celého života, a ten by měl být optimálně co nejvyšší. Evoluce je totiž výsledkem soupeření jedinců (popříadě genů) o co největší rozmnožení a kvalita individua se nejen v živočišné říši měří pouze počtem potomků v dalších generacích (Flegr, 2005). Podle jedné z hypotéz (Triver a Willard, 1973) je potom na základě sexuálně specifické reprodukční úspěšnosti možné předpokládat, že pokud se během evoluce vyvinula u samic schopnost cíleně manipulovat pohlavím potomků a množstvím do nich investovaných zdrojů, přírodní výběr by měl takové matky zvýhodnit. Podobný mechanismus by totiž v závislosti na konkrétních podmínkách vedl ke zvýšení inkluzivní fitness samice v podobě většího počtu vnuků a vnuček. A jsou to právě samice sexuálně dimorfních druhů, které by ze schopnosti měnit poměr pohlaví svých potomků výrazně profitovaly (Hewison a Gaillard, 1999).

Kopytníci se jeví jako ideální model pro výzkum zmíněných jevů. V rámci třídy savců se vedle ploutvonožců (*Pinnipedia*) jedná o skupinu s nejvýraznějšími pohlavními rozdíly ve velikosti těla (Weckerly, 1998; Lindenfors et al., 2007), ale stejně tak zde najdeme i monomorfní druhy (Glucksmann, 1974). Velké množství tvarově i velikostně diverzifikovaných forem obývá v současné době téměř všechny druhy suchozemských biotopů na Zemi od pouští až po velehory včetně arktické tundry (Nowak, 1999). Zároveň se u nich setkáváme s velkým množstvím sociálních uspořádání od soliterně žijících druhů, jako v případě serau malého (*Capricornis crispus*), až po milionová migrující stáda pakoňů žíhaných (*Connochaetes taurinus*). Různorodost obývaných habitatů, sociálních vzorců a způsobů života se odráží i ve značné proměnlivosti reprodukčních systémů kopytníků, kdy můžeme najít příklady monogamních, lekových, harémových, ale i promiskuitně žijících druhů (Estes, 1992).

1.2. Zaměření a cíle práce

V první části svého dizertačního projektu (**I**, **II**) jsem se zaměřil na charakteristiky pohlavního dimorfismu velikosti a jeho vnitro- i mezidruhový trend u dvou specializovaných, evolučně úspěšných podčeledí kopytníků v rámci čeledi turovitých (*Bovidae*), a to kozy a ovce (*Caprinae*) a tury (*Bovinae*). Podčeleď koz a ovcí je monofyletický taxon (Groves a Shields, 1996; Matthee a Davis, 2001; Bininda-Emonds et al., 2007), který prošel rychlou evolucí na přelomu třetihor a čtvrtohor (Ropiquet a Hassanin, 2005). Jedná se početnou skupinu středně velký forem přežvýkavých kopytníků dobře adaptovaných na život v horském biotopu od Asie přes Afriku až po Severní Ameriku.

Tuři naproti tomu zahrnují jedny z největších žijících forem kopytníků, například dobře rostlý býk gaura (*Bos gaurus*) může výjimečně vážit až 1500 kg, mnoho dalších druhů překračuje hranici 200 kg (Nowak, 1999). Z fylogenetického hlediska představuje tato podčeleď starší vývojovou větev turovitých (Janecek et al., 1996; Matthee a Davis, 2001), která se brzy odštěpila od hlavní linie před 25 miliony let na asijském kontinentu (Wall et al., 1992; Hassanin a Douzery, 1999). Spekuluje se, že to bylo právě chladné eurasijské klima, které vedlo ke zvětšení tělesné velikosti pozorované u dnešních turů (Hernández Fernández a Vrba, 2005).

Obě studované podčeledi se v porovnání s ostatními taxony kopytníků vyznačují výrazným sexuálním dimorfismem (Weckerly, 1998). U mnoha druhů není nijak neobvyklé, pokud průměrný samec dosáhne více než dvojnásobné velikosti samice, což v některých případech představuje absolutní rozdíl v řádu několika set kilogramů (Nowak, 1999). Zdá se tedy, že musely v evoluci těchto zvířat existovat obzvláště silné evoluční tlaky působící na zvětšování velikosti těla samců.

Zároveň zde najdeme druhy, které byly v minulosti vícekrát úspěšně domestikovány, v případě koz k tomu došlo již v raném neolitu před více než 10 000 lety (Zeder a Hesse, 2000) zdomácněním několika poddruhů kozy bezoárové (*Capra aegagrus*) (Mannen et al., 2001), což představuje jeden z vůbec nejstarších domestikacních pokusů člověka v historii. V současnosti žijí po celém světě kromě Antarktidy stovky geneticky blízce příbuzných, přesto však morfologicky rozrůzněných domácích plemen koz, ovcí i skotu (Porter, 1996, 2007), která se tvarově i velikostně liší více, než jejich divocí předci. Díky přítomnosti morfologicky velice pestrých forem domestikantů můžeme testovat obecnou platnost některých široce přijímaných evolučních hypotéz o vzniku sexuálního dimorfismu u kopytníků i schopnosti manipulovat poměrem pohlaví. Domácí plemena totiž představují

ideální kontrolní skupinu, která se díky člověku vymanila vlivu selekčních tlaků přirozeného výběru.

Ačkoliv existují souhrnné studie sexuálního dimorfismu kopytníků (Jarman, 1983; Loison et al. 1999b; Pérez-Barbería et al., 2002), jednotlivým homogenním taxonům se v tomto ohledu dosud nikdo systematicky nevěnoval. Já jsem se zajímal především o velikost tělesných rozdílů mezi samcem a samicí u jednotlivých divokých druhů i domácích plemen z obou podčeledí *Caprinae* a *Bovinae*. Porovnáním míry sexuálního dimorfismu u divokých předků a domestikovaných linií jsem se snažil objevit trendy potvrzující platnost evoluční hypotézy o vzniku pohlavní dvojtvárnosti kopytníků. Zajímal jsem také o to, zda jsou rozdíly ve velikosti těla mezi samcem a samicí v alometrickém vztahu a odpovídají obecně platnému Renschovu pravidlu (Rensch, 1950, 1959; Abouheif a Fairbairn, 1997). Konkrétně mým cílem bylo:

- 1) stanovit úroveň sexuálního dimorfismu velikosti divoce žijících druhů v rámci celé podčeledi *Caprinae* včetně jejich hlavních ekologicky dobře diferencovaných větví (kozy, ovce a kamzíci) **(I)** a *Bovinae* **(II)**
- 2) popsat velikost sexuálního dimorfismu u domácích plemen koz, ovcí **(I)** a skotu **(II)** a porovnat tyto hodnoty s jejich divoce žijícími příbuznými
- 3) otestovat soulad alometrických vztahů mezi velikostí samce a samice s Renschových pravidlem u divokých i zdomácnělých forem *Caprinae* **(I)** a *Bovinae* **(II)**
- 4) interpretovat dosažené výsledky v rámci lepšího porozumění ultimátním příčinám vzniku pohlavní dvojtvárnosti kopytníků

V navazující části dizertačního projektu **(III)** jsem setrval u podčeledi *Caprinae*, ale tentokrát se zaměřil na analýzu poměrů pohlaví u mláďat kozy domácí (*Capra hircus*). Jak už bylo dříve zmíněno, oba fenomény jsou spolu úzce provázány sítí kauzálních vztahů. Rozdíly ve velikosti těla samců a samic související s reprodukčním systémem a různou reprodukční úspěšností obou pohlaví by totiž měly vést k tomu, aby schopnost některých samic manipulovat poměrem pohlaví svých potomků byla zvýhodněna oproti matkám, které by tak nečinily a nechávaly rozhodnout o pohlaví mláďat náhodnou segregací pohlavních chromozomů. Domácí kozy jsou pro podobné studie vhodným modelem. Samci jsou totiž náročnější co se týče mateřských investic (Alley et al., 2005; Polák a Frynta, nepublikované výsledky) s čímž je zároveň spojena potenciálně vyšší reprodukční hodnota. Kvalitní samci mohou za život zplodit stovky mláďat, zatímco samice v nejlepší kondici zřídka porodí

více než 3 mláďata ročně a takto je schopna se rozmnožovat maximálně po dobu 10 let (Fantová, 2000).

Analýzou dat o sekundárních poměrech pohlaví u domácích koz jsem snažil zjistit, zda je zastoupení samců a samic ve vrzích rovnocenné, jak by odpovídalo Fisherově teorii o vyrovnaném poměru pohlaví (Fisher, 1930), anebo určitým směrem vychýlené, což by více svědčilo o potenciální schopnosti matek poměr pohlaví kontrolovat. Studium více nezávislých proměnných jsem pak testoval Triver-Willardovu hypotézu (1973) o selektivních mateřských investicích/manipulaci pohlavím mláďat. Mým hlavním cílem bylo:

- 1) stanovit průměrný poměr pohlaví u domácích koz
- 2) zjistit, zda je variance v poměru pohlaví vyšší, než by bylo možné předpokládat na základě binomického rozdělení dat
- 3) sledovat vztah mezi počtem mláďat ve vrhu a poměrem pohlaví
- 4) otestovat Trivers-Willardovu hypotézu pomocí analýzy vybraných nezávislých proměnných souvisejících s kvalitou matky jako je věk, velikost a dominance
- 5) určit vliv dalších proměnných vztahujících se k aktuální mateřské kondici (délka březosti, sezóna zabřeznutí, váha matky, plemeno, rohatost) na poměr pohlaví

V následující části úvodu dizertační práce představím dosažené výsledky zasazené do širšího rámce současného poznání sexuálního dimorfismu kopytníků a poměru pohlaví mláďat včetně souvisejících evolučních, ekologických a behaviourálních aspektů. Výsledkem by měl být ucelený přehled dané problematiky umožňující lepší pochopení předkládaných článků a manuskriptu. Ze všeho nejdříve se však pokusím taxonomicky vymezit skupinu kopytníků, jejíž klasifikace prošla především v posledních dvou desetiletích dramatickými změnami (Novacek, 1992; Springer et al., 1997) a podle Anděry a Červeného (2000) taxonomické postavení některých forem stále představuje jeden z nejsložitějších problémů současné zoologie, což se odráží i v nedávných přestavbách systematiky celé skupiny kopytníků (Groves a Grubb, 2011). Detailněji se pak zaměřím na hlavní charakteristiky čeledi *Bovidae* a fylogenetické vztahy jejích jednotlivých podčeledí.

2. Taxonomie a fylogeneze kopytníků

Taxonomické třídění živočišných forem do jednotlivých hierarchických jednotek zoologického systému je vždy závislé na sdílení společných znaků charakteristických pro určitou skupinu. Výběr kritérií, která budeme pro účely klasifikace živých forem považovat za důležitější než kritéria jiná, je však zcela arbitrární. Je potom tedy přirozené, že taxonomie prochází neustálým vývojem a je spíše výsledkem soupeření nejrůznějších názorů. To samozřejmě platí i v případě kopytníků, a tak odpovědět na otázku, co je to kopytník v pojetí zoologické systematiky a které druhy sem budeme řadit, není rozhodně nijak snadné a už vůbec ne definitivní.

Moderní linneovská taxonomie, stejně tak i fylogenetika, byla původně postavena na studiu morfologických a fosilních dat. Anatomie a paleontologie byly proto hlavními nástroji při klasifikaci a hledání příbuzenských vztahů mezi jednotlivými skupinami organismů. Na základě řady apomorfií, z nichž nejnápadnější byla přeměna nehtu v mnohdy masivní rohovitý útvar kryjící celý článek prstu a dále změny na kostře končetin vedoucí k unguligrádní chůzi, větší flexibilitě pohybu v kloubu a tedy delšímu a rychlejšímu kroku, byly dva tradičně rozeznávané savčí řády sloučené do jedné skupiny označované jako kopytníci. Sudokopytníci (*Artiodactyla*) a lichokopytníci (*Perissodactyla*) se vzájemně lišily, jak už název napovídá, především počtem prstů na noze a umístěním osy chodidla (Nowak, 1999).

Jelikož však přeměna nehtu v kopyto byla považováno za jeden z nejdůležitějších rozlišovacích znaků, bylo potřeba se vypořádat s otázkou evoluční afinity chobotnatců (*Proboscidea*), damanů (*Hyracoidea*) a sirén (*Sirenia*) ve vztahu ke kopytníkům. U všech tří řádů se totiž na končetině objevují ploché rohovité struktury kopytu podobné, a tak byly sloučeny do skupiny *Paenungulata* (= „téměř kopytníci“, někdy také známé jako *Subungulata*), považované za evoluční mezičlánek na cestě od drápu/nehtu ke kopytu. Původně byly *Paenungulata* umístěny na samé bázi fylogenetického stromu kopytníků, další výzkum však ukázal, že se jedná o specializovanou skupinu odvozenou od „pravých“ kopytníků (Prothero et al., 1988).

Na základě anatomických studií a fosilních nálezů byl objeven jediný společný předek všech pěti řádů, kterým byl v paleocénu (před 65 – 54,8 miliony let) žijící řád *Condylarthra*. Ten však dal vznik i dalším savcům, konkrétně hrabáčům (*Tubulidentata*) a kytovcům (*Cetacea*), a tak na základě předpokládaného společného původu byl pro všechny potomky *Condylarthra* vytvořen infrařád *Ungulata* (viz Obr. 1). Skupina kopytníků v širším slova

smyslu se tedy rozrostla z původních dvou na sedm řádů různého vzhledu, velikosti i způsobu života a obsahovala i druhy, které kopyta zcela postrádaly (Prothero et al., 1988).

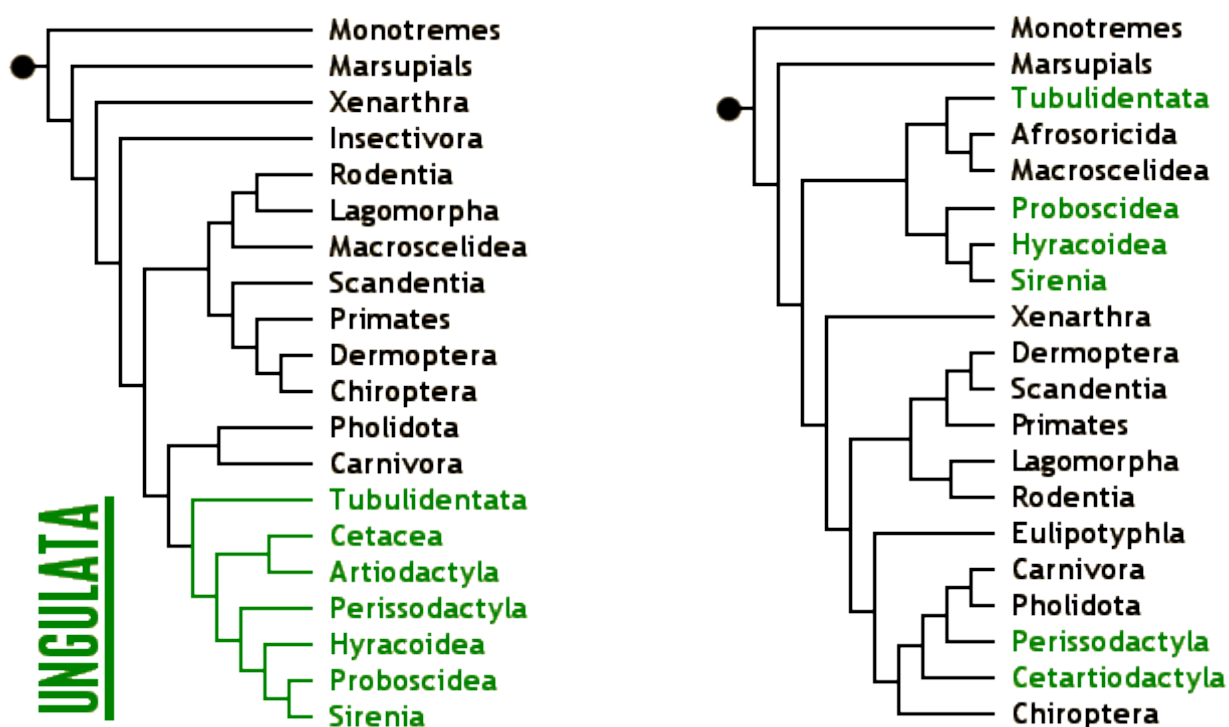
Zlom nastal až na začátku 90. let s pokroky na poli molekulární biologie, kdy celá systematika savců prošla dosud snad nejdramatičtějším vývojem. Na základě syntézy paleontologických, morfologických a zvláště molekulárních dat došlo k dnes již slavnému otřesení fylogenetickým stromem (Novacek, 1992; Springer et al., 1997; Jong, 1998). Následné mohutné taxonomické přestavby se týkaly i infrařádu *Ungulata*, který se rozpadl do několika evolučně vzdálených linií. Zaprvé, molekulární analýzy genetických markerů ukázaly na blízkou příbuznost sudokopytníků s kytovci, kteří začali být nově považováni za podskupinu řádu sudokopytníků (Murphy et al., 2001). Ten původně zahrnoval pouze suchozemské herbivorní formy, jejichž hlavním společným znakem byla ztráta prvního prstu na končetinách. Kytovci jsou však ve skutečnosti sesterskou skupinou hrochů (*Hippopotamidae*), což potvrdil i Lusseau (2003) na základě fylogenetické studie samčích soubojů u všech čeledích placentálních savců. Muselo tak dojít ke sloučení dvou dříve samostatných řádů do jednoho, nově označovaného jako *Cetartiodactyla*, který je sesterským taxonem lichokopytníků (Novacek, 1992; Murphy et al., 2001; Price et al., 2005). V tomto novém uspořádání se sudokopytníci stávají parafyletickým taxonem, protože v sobě nezahrnují kytovce.

Zadruhé, byly sice potvrzeny úzké evoluční vazby mezi chobotnatci, damany a sirénami, avšak celý infrařád *Paenungulata* již není považován za blízce příbuzný „pravým“ kopytníkům. Na základě molekulárních dat se zdá pravděpodobnější, že se společně s dalšími klady patřícími do skupiny *Afrotheria* odštěpil od hlavní linie v samých začátcích savčí divergence (Murphy et al., 2001). *Perrisodactyla* a *Cetartiodactyla* naproti tomu představují jedny z nejodvozenějších řádů placentálních savců (viz Obr. 1).

Vzhledem k rozporným výsledkům kladistických analýz založených na morfologických a molekulárních znacích není vůbec snadné rozhodnout, které druhy bychom měli považovat za „kopytníky“, jelikož tento termín dnes nemá žádný taxonomický význam. *Paenungulata* jsou nepřibuznou skupinou, a zdá se tedy validní je z této kategorie vyčlenit. Kytovci, i když blízce příbuzní sudokopytníkům, stále představují vysoce specializovanou skupinu savců adaptovanou na vodní prostředí. Z praktických důvodů se definice kopytníků vrátila ke svému původnímu, čistě deskriptivnímu účelu a dnes za ně považujeme pouze savce s kopytem, tedy parafyletický taxon „*Artiodactyla*“ (bez kytovců) a řád *Perissodactyla* (Groves a Grubb, 2011). Jedná se o poměrně snadno definovatelnou skupinu na základě určitých morfologických charakteristik, vnějšího habitu zvířat, ekologických nároků a

chování.

Obr. 1. Fylogenetický strom savců sestavený na základě morfologických (vlevo) a molekulárních dat (vpravo). Zeleně jsou zvýrazněny řády savců původně řazené do infrařádu *Ungulata* (převzato z www.ultimateungulate.com)



Moderní kopytníci zahrnují střední až velké savce našlapující na vrcholky posledních článků prstů krytých keratinizovaným *unguis*. Vůbec prvním kopytníkem byl pravděpodobně rod *Protungulatum*, primitivní placentální savec ze skupiny *Condylarthra* velikosti krysy žijící vedle posledních neptačích dinosaurů na území dnešního USA a Kanady před 66 miliony let. *Condylarthra* se postupně vyvinuly ve velké množství diversifikovaných forem, a tak se již od začátku kenozoika stali dominantními herbivory ve většině ekosystémů mimo Austrálii a Antarktiku (Theodor et al., 2007). I dnes patří naprostá většina velkých herbivorů na Zemi mezi kopytníky (Nowak, 1999).

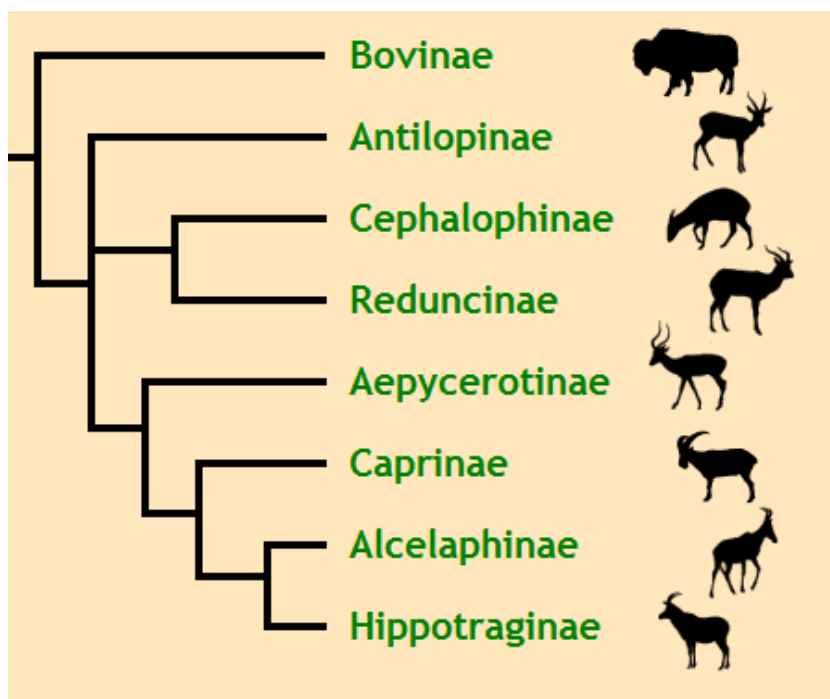
Ještě poměrně nedávno rozeznával Wilson a Reeder (2005) 257 recentních druhů kopytníků. Z nich nejméně 5 vyhynulo během posledních 300 let rukou člověka, mnoho dalších pak bylo, a stále je, na pokraji vyhynutí. Lichokopytníci představují poměrně malý řád, jsou zastoupeni pouze 17 druhy ze 3 čeledí: koňovití (*Equidae*), tapírovití (*Tapiridae*) a nosorožcovití (*Rhinocerotidae*). Zbýlých 240 druhů kopytníků potom připadá na skupinu

sudokopytníků z řádu *Cetartiodactyla* členěných do 10 čeledí: velbloudovití (*Camelidae*), prasatovití (*Suidae*), pekarovití (*Tayssuidae*), hrochovití (*Hippopotamidae*), kančilovití (*Tragulidae*), žirafovití (*Giraffidae*), vidlorohovití (*Antilocapridae*), kabarovití (*Moschidae*), jelenovití (*Cervidae*) a zdaleka nejpočetnější čeleď turovití (*Bovidae*).

V roce 2011 však klasifikace kopytníků prošla další masivní revizí, jejíž výsledkem bylo více než 450 distinktních druhů (Groves a Grubb, 2011). Málodky se taxonomie mění na úrovni celých řádů, a tak není divu, že tento počín je stále velmi diskutovaným tématem. Zatímco tradičně se při systematice užívá konceptu *biologického druhu*, který definuje samostatné druhy na základě existence reprodukčních bariér, Groves a Grubb (2011) aplikovali koncept *fylogenetického druhu*, který je založený na hodnocení příbuzenských vztahů mezi jednotlivými druhy. Druh je chápán jako nejmenší rozeznatelný soubor jedinců majících výlučného společného předka. Tato zásadní změna přístupu měla významný vliv na počet určených druhů kopytníků, zároveň však dramaticky klesl počet poddruhů.

Čeleď turovití, na které jsem se během postgraduálního studia zaměřil, jsou evolučně poměrně mladou skupinou, která prodělala před 23 mil. let mohutnou radiaci (Matthee a Davies, 2001). Poprvé se objevili v miocénu v Eurasii a Africe a teprve v pleistocénu (před 1-2 mil. let) v Severní Americe. V rámci kopytníků jsou nejpočetnější čeledí, dnes ji tvoří 143 druhů (to představuje 55% všech kopytníků), většina z nich žije v Africe a jižní a střední Asii (Nowak, 1999). Fylogenetické vztahy mezi jednotlivými podčeledmi turovitých schematicky znázorňuje Obr. 2.

Obr. 2. Fylogenetické vztahy uvnitř čeledi *Bovidae* (převzato z www.ultimateungulate.com).



Charakteristickými útvary jsou rohy, tvořené dutými výběžky kosti čelní a dále zrohovatělou škarou. Jsou přítomny u všech dospělých samců i samic téměř všech rodů. Většina druhů žije v travnatých nebo křovinatých krajinách, na poušti, někteří i v lese, bažinách nebo arktické tundře. Turovití jsou převážně sociální zvířata sdružující se v různě početných sexuálně segregovaných skupinách. V typickém případě je stádo tvořeno samicemi s mláďaty a dospělí samci žijí odděleně buď v mládeneckých skupinách nebo zcela soliterně (Nowak, 1999).

3. Pohlavní dvojtvárnost

3.1. Základní vymezení

Rozdíly ve fenotypu samce a samice jednoho druhu známé jako pohlavní dvojtvárnost (sexuální dimorfismus) se mohou projevit v celé řadě často velmi pozruhodných charakteristik. Ačkoliv přítomnost či absence pohlavních orgánů bývá hlavním a základním rozlišovacím prvkem, mnohem nápadnější bývají sekundární pohlavní znaky, jako jsou různé tělní struktury, tvarové odchylky, zbarvení, chování, ale především velikost těla. Pohlavní dvojtvárnost velikosti (sexual size dimorphism, SSD) je široce rozšířený fenomén v rámci celé živočišné říše. Jako první se mu systematicky věnoval již Darwin (1871) a od té doby byl intenzivně studován u nejrůznějších taxonů (savci: Glucksmann, 1974; Ralls, 1976, 1977; Weckerly, 1998; Lindenfors et al., 2007; Davis a Roth, 2008; ptáci: Székely et al., 2007; plazi: Cox et al., 2007; Starostová et al., 2010; obojživelníci: Kupfer, 2007; hmyz: Serrano-Meneses et al., 2008; Ribak et al., 2009).

Zatímco u naprosté většiny všech zvířecích druhů, tedy bezobratlých a poikilotermních obratlovců, jsou samice větším pohlavím (female-biased SSD), u ptáků a savců je situace opačná a samci obecně dorůstají větší velikosti než samice (male-biased SSD) (Abouheif a Fairbairn, 1997; Lindenfors et al., 2007; Székely et al., 2007), ačkoliv i zde můžeme najít četné výjimky (Ralls, 1976; Schulte-Hostedde et al., 2002). Rozdíly ve velikosti těla mohou být přitom strhující. Například samci mnoha druhů savců a ptáků jsou v mnoha případech 2-5krát větší než samice (Andersson, 1994; Lindenfors et al., 2007; Székely et al., 2007), u některých ryb, pavouků nebo mořských bezobratlých dorůstají samice sto až tisícinásobku těla samce (Blanckenhorn, 2005).

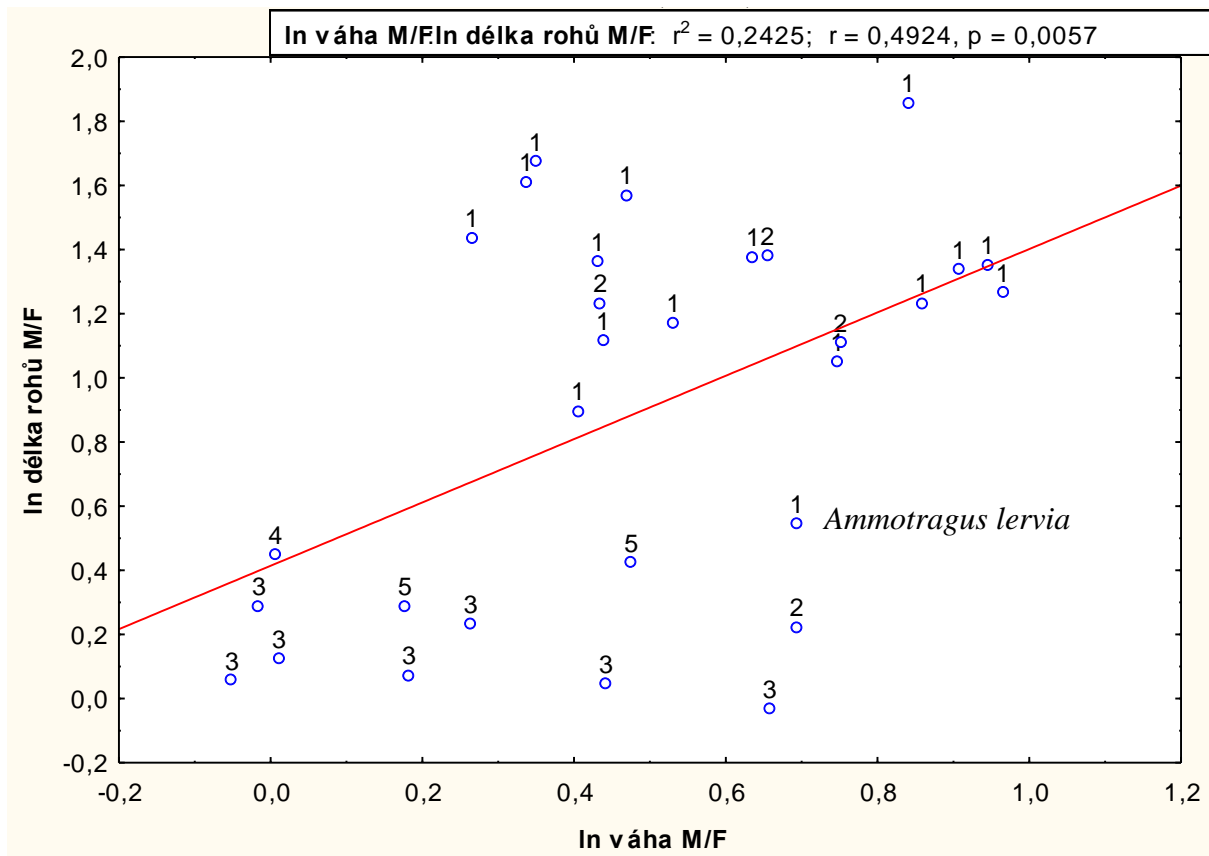
Kopytníci jsou jednou z nejdírnějších skupin v rámci třídy savců (Ralls, 1977; Weckerly, 1998) a v tomto směru se jim mohou vyrovnat pouze některé druhy primátů (*Primates*) (Lindenfors a Tullberg, 1998; Smith a Cheverud, 2002), klokanovitých (*Macropodidae*) (Weckerly, 1998), lasicovitých (*Mustelidae*) (Ralls, 1977; Fairbairn, 1997) a ploutvonožců (Lindenfors et al., 2002). Podle jedné komparativní studie zaměřené na pohlavní dimorfismus velikosti u celkem 100 druhů největšího nadřádu kopytníků, přežvýkavců (*Ruminantia*), kolísá SSD vyjádřený jako poměr velikosti těla samce k velikosti těla samice od 0,8 do 2,1. Pouze u 8 z celkového počtu 43 rodů byly samice větším pohlavím (Loison et al., 1999b). Weckerly (1998) uvádí pro přežvýkavce hodnotu SSD 1,37, dírnější jsou podle něj klokanovití (1,77), opice Starého světa (*Catirrhini*; 1,43), lachtanovití (*Otariidae*; 2,98), tuleňovití (*Phocidae*; 1,81), a slonovití (*Elephantidae*; 1,54).

Zatím nejnovější a zároveň i největší srovnávací analýza SSD u kopytníků uvádí pro lichokopytníky hodnotu 1,16 ($n = 8$) a 1,34 u sudokopytníků ($n = 115$) (Lindenfors et al., 2007).

V porovnání s výše uvedenými hodnotami se mnou zkoumané podčeledi *Caprinae* a *Bovinae* vyznačují výrazným sexuálním dimorfismem (**I**, **II**). Ten byl vyjádřen v podobě Lovich-Gibbonsova poměru (Lovich-Gibbons, 1992; tedy M/F v případě, že samci jsou větším pohlavím a 2 – F/M pro druhy, kde je tomu opačně, přitom M, F je průměrná tělesná váha samce a samice), výhody jeho využití uvádí např. Smith (1999). U 37 divoce žijících druhů/poddruhů koz a ovcí dosáhlo SSD hodnoty 1,61 (**I**), což bylo téměř srovnatelné s velikostí dimorfismu u 17 divokých druhů turů (SSD = 1,53; **II**). Ekologická i morfologická variabilita jednotlivých forem podčeledi *Caprinae* mi navíc umožnila detailnější analýzu SSD, ze které vyplývá, že vedle téměř monomorfního seraua a gorala (rod *Capricornis* a *Naemorhedus*, SSD = 0,95-1,20) zde najdeme i velmi dimorfní skupinu koz (rod *Capra*, *Ammotragus*, *Pseudois* a *Hemitragus jemlahicus*, SSD = 1,83) a ovcí (rod *Ovis* a *Hemitragus hylocrius*, SSD = 1,67).

Vedle intersexuálních rozdílů v tělesné velikosti je jedním z nápadných sekundárních pohlavních znaků i přítomnost parohů u jelenovitých a rohů u vidlorohovitých a turovitých (Nowak, 1999), jejichž velikost a tvar je výsledkem sexuální selekce (Caro et al., 2003). S jedinou výjimkou, kterou představuje sob polární (*Rangifer tarandus*), se parohy vyskytují pouze u samců. Rohy naproti tomu vyrůstají u obou pohlaví turovitých, rohy samců jsou však zpravidla větší a silnější (Fandos et al., 1989; Lauvergne et al., 1998). Granados et al. (1997) to názorně demonstrují na příkladu kozorožce iberského (*Capra pyrenaica*), kde rohy samců mohou dorůst až čtyřnásobné velikosti v porovnání s rohy samic (20 vs. 83 cm). Je přitom zajímavé, že ačkoliv představuje velikost těla a rohů poměrně nezávislé znaky s různou trajektorií ontogeneze (Côté et al., 1998; Lauvergne et al., 1998), a v případě suboptimálních podmínek prostředí může dokonce docházet k selektivní investici zdrojů do růstu těla na úkor rohů (Festa-Bianchet et al., 2004), u podčeledi *Caprinae* SSD pozitivně koreluje s dimorfismem velikosti rohů. Při mapování těchto znaků na fylogenetický strom *Caprinae* se ukázalo, že extrémní dimorfismus velikosti rohů se vyvinul u předka všech dnešních koz s výjimkou paovce hřivnaté (*Ammotragus lervia*) (**I**). Největší sexuální dimorfismus v délce rohů ve vztahu k dimorfismu velikosti těla se vyskytuje u větve divokých koz a ovcí (viz Obr. 3), které tak v tomto ohledu tvoří distinktní skupinu od zbylých druhů podčeledi, což je pravděpodobně způsobeno jejich typickým charakterem samčích soubojů a rolí, jakou hraje intersexuální selekce v reprodukci koz a ovcí (Alvarez, 1990; Caro et al., 2003).

Obr. 3. Sexuální dimorfismus velikosti rohů u vybraných skupin podčeledi *Caprinae* v závislosti na SSD. 1 - kozy (rod *Capra*, *Ammotragus* a *Pseudois* a *Hemitragus jemlahicus*), 2 - ovce (rod *Ovis* a *Hemitragus hylocrius*), 3 - asijské druhy podobné kamzíkům (rod *Capricornis* a *Naemorhedus*, *Oreamnos americanus* a *Ovibos moschatus*), 4 - takin (*Budorcas taxicolor*), 5 - evropská kamzíci (rod *Rupicapra*)



3.2. Ontogeneze pohlavní dvojtvárnosti

Při snaze o vysvětlení vzniku SSD pomocí proximálních příčin je především nutné stanovit růstové křivky pro obě pohlaví, komplexní analýza pak vyžaduje i určení míry pre- i postnatálních mateřských investic a life-history strategií obou pohlaví ve vztahu k růstu. To v ideálním případě vyžaduje pravidelné, opakované vážení stejných jedinců v průběhu několika let (Festa-Bianchet et al., 1996). Jelikož divoké druhy chované v zajetí mají zpravidla k dispozici stabilní zdroje potravy, žijí mimo dosah predátorů a procházejí tak zcela rozdílnou populační dynamikou, což vše následně ovlivňuje ontogenezi SSD, nejeví se jejich využití pro podobné studie jako obvlášť vhodné. Na druhou stranu jsou podobné metody ze zcela zřejmých příčin v terénu jen velice obtížně proveditelné, a tak není divu, že studií

zabývajících se ontogenezi SSD u jednotlivých druhů kopytníků je stále málo (Festa-Bianchet et al., 1996, LeBlanc et al., 2001).

Ačkoliv v přírodě existuje několik fyziologických mechanismů, jak asymptotickým růstem dosáhnout různé velikosti, ať už je to přítomností velikostních rozdílů již při narození nebo pomocí rychlejšího či delšího růstu jednoho pohlaví (Stamps, 1993; Isaac, 2005), u kopytníků se často setkáváme s tím, že SSD je výsledkem sexuálního bimaturismu, tedy rozdílné délky období růstu a zahájení pohlavního rozmnožování, které je u samců oddáleno až o několik let ve srovnání se samicemi (Festa-Bianchet et al., 1996; Festa-Bianchet et al., 2000). Samci narozdíl od samic pokračují v růstu, i když pomalejším tempem, i po dosažení pohlavní zralosti (Weckerly, 1998; Isaac, 2005). Vše je dáno reprodukční strategií obou pohlaví (LeBlanc et al., 2001) a intersexuálními rozdíly ve vztahu mezi velikostí těla a reprodukční úspěšností (Birgersson a Ekvall, 1997; Festa-Bianchet et al., 2000). Zatímco reprodukční úspěšnost samice, vyjádřená počtem zplozených mláďat, není tolik závislá na její tělesné velikosti, v případě samců je tento vztah mnohem silnější a je výsledkem reprodukčního systému (Pelletier a Festa-Bianchet, 2006). V polygyním uspořádání, kde sexuálně dimorfní samci kompetují o přístup k samicím v estru ve vzájemných soubojích, je velikost těla (spolu s velikostí rohů či parohů) rozhodující (Andersson, 1994; McElligot et al., 2001; cf. Vanpé et al., 2008).

Proto u mnoha druhů kopytníků samice po dosažení určité limitní velikosti nutné pro rozmnožování začnou investovat většinu metabolických zdrojů do reprodukce namísto růstu, který se tak zpomalí, či zcela zastaví (Birgersson a Ekvall 1997; Côté a Festa-Bianchet, 2001a). Zisk v podobě větší fitness díky dodatečnému růstu je totiž pravděpodobně menší, než zisk z reprodukce (LeBlanc et al., 2001). Samci jsou naopak selektováni na dlouhodobou alokaci co největšího množství dostupných zdrojů do co nejrychlejší tělesného růstu a s reprodukcí čekají až na moment, kdy dosáhnou maximální tělesné velikosti, která jim zajistí dominantní postavení v sociální hierarchii (Festa-Bianchet et al., 1996; Pelletier a Festa-Bianchet, 2006).

Jak už tedy bylo zmíněno, samci mnoha kopytníků mají podstatně delší období růstu, který dále pokračuje i po pohlavní zralosti (Festa-Bianchet et al., 1996), a začínají se rozmnožovat v pozdějším věku než samice (Houston et al., 1989). Samec ovce tlustorohé (*Ovis canadensis*) má zpravidla minimální reprodukční úspěch před dosažením věku 5-6 let (asymptotického růstu dosahuje okolo 7 let), zatímco primiparní samice jsou v průměru 2 roky staré (Festa-Bianchet et al., 1996). Navíc u některých druhů kopytníků se samci většími už rodí (Sánchez et al., 1994; Alley et al., 1995; Birgersson a Ekvall, 1997) a po narození i

rychleji rostou (Alley et al., 1995; Cassinelo a Gomendio, 1996; Giacometti et al., 1997; Birgersson a Ekvall, 1997; Birgersson et al., 1998; Côté a Festa-Bianchet, 2001a; cf. Andersen a Linell, 1997).

Asymptotická růstová křivka samců má tedy oproti samicím různý počátek a strmější sklon (Stamps, 1993), i když tento trend samozřejmě není univerzální. Například samci daňka evropského (*Dama dama*) přibírají po narození 191g denně, zatímco samice pouze 165g (Birgersson a Ekvall, 1997), ačkoliv SSD u blízce příbuzného kamzíka běláka (*Oreamnos americanus*) vzniká až ve věku 3-4 let, do té doby je tento druh monomorfní (Houston et al., 1989). Podobně je tomu i u blízce příbuzné ovce tlustorohé. Ačkoliv jsou samci tohoto druhu při narození pouze o 10% těžší než samice, v dospělosti mohou být až o 65% těžší. Festa-Bianchet et al. (1996) tedy shrnují, že většina dimorfismu se u ovce tlustorohé vyvine až po odstavu díky rychlejšímu růstu samců ve věku 1-2 let. Samci navíc mohou mít každoročně delší sezónu růstu, zatímco samice směřují roční zdroje do reprodukce.

Řada experimentálních studií zabývajících se plasticitou velikosti těla a SSD zjistila, že dimorfismus není determinován pouze geneticky, ale může být výrazně ovlivněn i dalšími faktory, z nichž nejdůležitější je pravděpodobně hustota populace a podmínky prostředí při narození související s dostupností potravy pro kojící matku i mláďata (Post et al., 1999; Toïgo et al., 1999; LeBlanc et al., 2001). Především samci, závislí na neustálém přísunu velkého množství potravy nutného pro rychlý růst, jsou výrazně ovlivněni hustotou populace v době narození. Omezený příjem zdrojů totiž může vést k tomu, že samci, kteří se narodí menší, již prakticky nemají možnost nijak tuto ztrátu dohnat a po celý život jsou tak znevýhodněni (LeBlanc et al., 2001). Samice ale oproti nim mají možnost volby. Mohou se rozhodnout, že při nedostatečném přísunu potravy způsobeném větší velikostí populace odloží reprodukci na příznivější období a raději alokují dostupnou energii do vlastního růstu (Festa-Bianchet a Jorgenson, 1998). V případě, že nastanou lepší podmínky, jsou potom schopny urychlit růst a vyrovnat tak dřívější ztráty způsobené limitními zdroji potravy (LeBlanc et al., 2001). Tento fenomén, známý jako kompenzační růst, proto může vést k poklesu SSD v případě nepříznivých podmínek během odstavu a dospívání (Toïgo et al., 1999; LeBlanc et al., 2001), a ačkoliv přináší samicím poměrně rychlou výhodu, je podle nedávných výzkumů spojen i s řadou pozdějších fyziologických a ekologických nákladů (Metcalf a Monaghan, 2001).

Vzhledem k odlišné reprodukční strategii pohlaví a selekci na rozdílné, pohlavně specifické mateřské investice do potomstva (Trivers a Willard, 1973), je růst samců více rigidní (existuje pro něj více evolučních omezení), a proto nejsou schopni kompenzačního

růstu. Z tohoto důvodu má kohorta (Toïgo et al., 1999) a populační hustota (LeBlanc et al., 2001) negativní vliv na velikost samců, jejichž hmotnost při odstavu koreluje s hmotností v dospělosti, ale nijak nepůsobí na samice, jejichž růst vykazuje větší fenotypickou plasticitu (Festa-Bianchet et al., 1996), protože u nich se podobná korelace neprokázala (Birgersson a Ekvál 1997; Festa-Bianchet et al., 2000).

Podobné závěry také poskytují klíč k poznání ekologických podmínek nutných pro evoluci SSD. Je totiž možné předpokládat, že sexuálně dimorfní strategie růstu se mnohem pravděpodobněji vyvinou v podmínkách nadbytku potravy, spíše než při jejím nedostatku (LeBlanc et al., 2001).

3.3. Evoluce SSD

Samci a samice stejného druhu společně sdílejí naprostou většinu genů a liší se pouze typem pohlavních chromozomů, jejich velikost by tak měla být podobná, ovlivněná především prostředím. Existence často signifikantních rozdílů v tělesné velikosti proto není vůbec triviální a během evoluce kopytníků musel existovat silný selekční tlak na vznik a zvětšování dimorfismu. Obecně se dá říci, že ke vzniku SSD dochází v případě, že na velikost samců a samic působí rozdílné selekční tlaky, jejichž účinky se vzájemně nevyruší a které tak postupně vedou k velikostnímu rozrůznění. V současnosti existují tři hlavní hypotézy vzniku SSD (jejich přehled podává Blanckenhorn, 2005), z nichž největší popularitu získala ta, jež vychází z teorie pohlavního výběru Charlese Darwina (1871) a obecného předpokladu, že obě pohlaví mají odlišné reprodukční role (Andersson, 1994).

Pohlavní výběr, neboli sexuální selekce, se většinou dělí na dva procesy, a to intrasexuální selekci, při které jedinci jednoho pohlaví (nejčastěji samci) kompetují o přístup k příslušníkům druhého pohlaví, a intersexuální (epigamickou) selekci, kdy si jedno pohlaví (nejčastěji samice) vybírá k páření mezi příslušníky opačného pohlaví (Darwin, 1971). V praxi však často nejde tyto dva aspekty od sebe oddělit a jak upozornil Fisher (1930), pokud je selektivní výhoda kompetujícího pohlaví spojena s výskytem určitého sekundárního pohlavního znaku, potom je pravděpodobné, že u druhého pohlaví dojde k simultánní selekci na preferenci tohoto znaku (Min, 1997).

Výhodou teorie sexuální selekce je, že dokáže vysvětlit vznik SSD oběma směry, tedy jak pro druhy s většími samci, tak i pro druhy, kde větší velikosti dorůstají samice. Vše totiž záleží na prostředí, ve kterém samci kompetují o přístup k samicím. Pokud ke skutečným

agresivním soubojům o dominantní postavení v sociální hierarchii či ritualizovaným předváděním samců dochází na zemi, je výhodné být co největší, protože větší samci jsou v těchto soubojích úspěšnější, páří se s více samicemi a mají tak větší reprodukční úspěch (Andersson, 1994; McElligot et al., 2001). Naopak velikost samice není tak rozhodující pro to, aby se spářila a zplodila mláďata (cf. Mainguy et al., 2008; Preston et al., 2005). Na druhou stranu ale existují i druhy, u nichž samci soupeří v prostředí, kde je důležitá ne tak velikost a síla, jako rychlost a mrštnost, proto jsou zvýhodněni menší a pohyblivější samci, pokud k soubojům dochází ve vzduchu (Serrano-Menses et al., 2008) či ve vodě (Lindenfors et al., 2002).

Původní koncepci teorie sexuální selekce dále rozšířil Trivers (1972), který navrhl, že klíčovým faktorem ovlivňujícím pohlavní výběr je ve skutečnosti rodičovská investice. Podle jeho modelu bude pohlaví, které vyvine menší rodičovské úsilí a investuje do potomstva méně zdrojů, soupeřit o jedince více investujícího pohlaví a stane se tak objektem sexuální selekce. Pokud lze tedy největší podíl variability SSD vysvětlit pomocí sexuální selekce, potom by měl zároveň stupeň SSD korelovat s relativními rodičovskými investicemi do potomstva. Tam, kde jsou mláďata náročná na péči ponechána na starosti pouze jednomu pohlaví (tedy v drtivé většině případů samicím), zatímco druhé pohlaví investuje do reprodukce pouze časem a energií při námluvách a páření (Forsyth et al., 2005), tam je podle Triverse (1972) možné očekávat výrazný stupeň SSD.

Zadruhé, SSD mohlo být tvarováno ekologickými procesy skrze diferenciaci potravních nik obou pohlaví. Pokud z jakýchkoliv důvodů dojde k omezení potravní nabídky ovlivňující šance na přežití a možnost investovat do růstu, dá se očekávat, že samci a samice začnou využívat odlišné zdroje, aby snížili či zcela zabránili vzájemné kompetici (Ralls, 1977). Toto rozdílné využívání zdrojů pravděpodobně povede v dlouhodobém horizontu k další morfologické diferenciaci (Mysterud, 2000). Nevýhodou této teorie je především fakt, že nedokáže predikovat směr SSD, tzn. že jak samci, tak i samice se mohou stát větším pohlavím (Serrano-Menses et al., 2008).

Konečně za třetí, vznik SSD je možné vysvětlit pomocí teorie fekunditní selekce (nebo také "Big mother theory"), která byla navržena pro druhy, kde samice jsou větším pohlavím (Andersson, 1994; Ralls, 1976). Existuje totiž předpoklad, že plodnost samice (definovaná jako velikost snůšky, vajec, počet a velikost mláďat) pozitivně koreluje s její tělesnou velikostí. Pokud by selekce na plodnost samic byla silnější, než sexuální selekce zvýhodňující velké samce, potom by mohlo dojít k převrácení SSD ve prospěch samic (Davis a Roth, 2008).

Ačkoliv se nemusí jednat o vzájemně se vylučující teorie a je možné, že u daného druhu působí v určité míře všechny uvedené selekční procesy najednou (Ralls, 1976) sexuální selekce se v současné době považuje za nejdůležitější faktor při evoluci SSD nejenom u kopytníků (Loison et al., 1999b), ale i dalších savců (Lindenfors a Tullberg, 1998; Weckerly, 1998; McElligot et al., 2001; Lindenfors et al., 2002; Pérez-Barbería et al., 2002; Lindenfors et al., 2007). Všechny uvedené studie potvrzují, že velikost pohlaví kompetujícího o zdroje v podobě pohlavně receptivních příslušníků opačného pohlaví je jednou z rozhodujících determinant reprodukcího úspěchu. Větší samci vítězí v soubojích s menšími samci, spáří se tak s více samicemi a zplodí v průměru více mláďat, kterým předají své geny pro tělesnou velikost, soutěživost a agresivitu (pro mikroevoluční následky sportovního lovu kopytníků selektujícímu proti tělesné velikosti viz Coltman et al., 2003). Vzhledem k tomu, že velikost samic je optimálně určena přírodním výběrem a tolik se nemění, dochází postupně ke vzniku SSD.

Rozsah SSD potom záleží na míře sexuální selekce, která se liší v rámci jednotlivých typů reprodukčních systémů a strategií. Mnohem intenzivnější bude sexuální selekce (především její intrasexuální složka - samčí souboje) v polygynním, spíše než monogamním uspořádání. Monogamní systém tolik nezvýhodňuje velké samce, a proto je dimorfismus pohlaví u těchto druhů velice nepatrný či vůbec žádný a pohlaví jsou monomorfní (Ochiai a Susaki, 2002). V polygynních systémech bude nejintenzivnější intrasexuální kompetice a tedy i největší SSD u kopytníků promiskuitních a tvořících harémy (Weckerly, 1998) ve srovnání s teritoriálními či lekovými druhy, které zase představují vysoký potenciál pro samčí výběr (Darwin, 1871; Andersson, 1994; Min, 1997; Loison et al., 1999b; Vanpé et al., 2008). Geist (1974), který se věnuje vztahům mezi ekologií a sociální evolucí u kopytníků, zase vyvozuje, že u kopytníků sdružujících se do velkých stád by bylo pro samce příliš energeticky náročné bránit ostatním v páření. Proto došlo u vysoce sociálních druhů jako je (*Bison bison*), buvol africký (*Syncerus caffer*), sob polární, antilopa skákavá (*Antidorcas marsupialis*), anilopa losí (*Taurotragus oryx*), ale i u přimorožců (*Oryx spp.*), gazel (*Gazella spp.*) a antilop (*Antilopinae*) k poklesu SSD.

Zvláště v posledních letech se však objevily pochybnosti o tom, zda je pohlavní výběr skutečně jedinou určující selekční silou zodpovědnou za existenci SSD. Jak uvádí Isaac (2005), byl u některých druhů kopytníků, např. ovce tlustorohé, pomocí molekulárních analýz zjištěn podíl menších samců na paternitě narozených mláďat až 50%. U kozy domácí zase 25% reprodukčního úspěchu připadá na alternativní reprodukční strategie mladších, méně dominantních samců (Saunders et al., 2005). V některých případech tedy pozorovaný

kopulační úspěch samce neodpovídá jeho reprodukčnímu úspěchu (tj. množství zplozených mláďat) a zdá se tedy, že výhoda velkého těla při reprodukci není tak jednoznačná, jak jsme si ještě donedávna mysleli.

Hypotézu o evoluci SSD u kopytníků vlivem sexuální selekce se pomocí srovnávacích fylogenetických metod rozhodli otestovat Pérez-Barbería et al. (2002) na několika desítkách druhů. Vycházeli přitom z myšlenek Jarmana (1974), který navrhl sérii vztahů mezi typem užívaného habitatu, rozmístěním potravy a sociálním chováním a hypotetizoval možný pochod mikroevolučních kroků vedoucích k SSD skrze pohlavní výběr u afrických antilop. Domníval se, že předci dnešních kopytníků žili ještě v paleocénu v uzavřených habitatech, jako byl les a křovinaté porosty. Byly to monogamní a monomorfní zvířata podobná dnešním antilopám živící se listím a okusováním větví a mladých výhonků.

V období oligocénu však začaly tropické a subtropické lesy pomalu vymírat a během miocénu byly vystřídány otevřenými travnatými plochami, na kterých jsou zdroje potravy nerovnoměrně distribuovány. V této souvislosti byli tehdejší kopytníci nuceni změnit skladbu své potravy a přeorientovat se na spásání travin. Ovšem její nerovnoměrné rozmístění a větší nebezpečí ze strany predátorů na otevřených plochách je donutilo k větší agregaci. A za takovéto situace, kdy se samice vyskytují ve skupinách, již začala být výhodnější spíše polygynie. Tím tak následně došlo ke změně reprodukčního systému. Od polygynie, která podporovala intrasexuální kompetici a výběr pohlavního partnera, stačil už jen malý evoluční krok vedoucí ke vzniku sexuálního dimorfismu, jelikož působil silný selekční tlak na zvětšování velikosti těla samců. Pérez-Barbería et al. (2002) prokázali, že nejpravděpodobnější scénář evoluce SSD vedl od změny typu habitatu k přechodu na polygynní systém rozmnožování, který následně zvýhodňoval větší růst těla samců a tedy vznik SSD. Přitom jak už bylo jednou uvedeno, čím větší byla míra polygynie, tedy poměr samců a samic účastnících se reprodukce, tím větší byl velikostní rozdíl mezi pohlavími (Weckerly, 1998; Loison et al., 1999b).

To potvrzují i výsledky mé práce (I), ze kterých vyplývají statisticky signifikantní rozdíly v SSD mezi skupinou koz a ovcí na jedné straně a jihovýchodoasijskými druhy goralů a serauů na straně druhé. Zatímco výrazně dimorfní kozy a ovce pravděpodobně představují původní stav, žijí v otevřeném skalnatém terénu a rozmnožují se v promiskuitním systému, který je charakteristický intenzivními agonostickými interakcemi samců v době říje (Schaller, 1977), u goralů a serauů došlo k sekundární ztrátě SSD. Oba rody se zdržují v částečně zalesněném biotopu, žijí soliterně, v párech či malých rodinných skupinách a souboje mezi samci buďto zcela chybí, nebo jsou velmi nenápadné (Smith a Xie, 1998; Nowak, 1999). Na

základě fylogenetické analýzy se mi také podařilo zrekonstruovat pravděpodobný stav SSD u předka podčeledi *Caprinae*, který byl s hodnotou Lovich-Gibbonsova poměru 1,56 blíže současným kozám a ovcím (**I**).

Větší velikost těla, vedle zisku v podobě většího reprodukčního úspěchu u polygynních druhů, ovšem představuje pro samce řadu nevýhod, především s ohledem na vyšší energetickou náročnost. V opačném směru než sexuální selekce tedy na velikost těla neustále působí síly přírodního výběru, který se ji snaží vrátit na úroveň pro daný druh optimální (Fairbairn, 1997). Silný selekční tlak na růst velikosti těla samců je tedy nutný nejenom pro vznik SSD, ale i jeho udržení v průběhu vývoje druhu (Blanckenhorn, 2005). Ověřit tuto hypotézu bohužel není příliš jednoduché. Pokud by však v přírodě existovaly původně dimorfní druhy polygynních kopytníků, u kterých změnou reprodukčního systému došlo k uvolnění sexuálně selekčních tlaků, jednalo by se o ideální kontrolní skupinu pro testování hypotézy o roli pohlavního výběru v evoluci SSD. V takovém případě by mělo dojít k poklesu SSD.

Domnívám se, že příkladem tohoto modelu umožňujícího ověřit validitu hypotézy o vzniku SSD pomocí sexuální selekce jsou domácí plemena koz, ovcí a skotu. Jak už jsem dříve uvedl, obě podčeledi *Caprinae* a *Bovinae* se vyznačují výrazným SSD, který je pravděpodobně výsledkem intenzivní samčí kompetice o přístup k samicím v estru. Zároveň byly obě podčeledi úspěšně domestikovány během neolitické revoluce (Zeder a Hesse, 2000) a posledních několik tisíc let mimo dosah selekčních tlaků pohlavního výběru. Porovnáním míry sexuálního dimorfismu u domácích plemen koz, ovcí a skotu a jejich divokých příbuzných jsem prokázal signifikantní pokles SSD vlivem domestikačního procesu. U domácích plemen koz klesl SSD z původní hodnoty Lovich-Gibbonsova poměru 1,83 až na 1,36, u domácích ovcí z 1,67 na 1,41 (**I**). Pouze u skotu nebyla změna SSD statisticky významná (pokles SSD z 1,53 na 1,48), což však může být způsobeno tím, že již samotná hodnota SSD u divokých turů není v porovnání s divokými druhy *Caprinae* příliš vysoká a blíží se hodnotě SSD pro jejich domestikované formy (**II**). Je také zajímavé, že nejméně dimorfní plemena všech studovaných druhů pochází z Afriky a jižní Asie, zatímco největší SSD je možné pozorovat u evropských plemen (**I**, **II**). To podle mého názoru poskytuje podporu tvrzením z předchozí kapitoly o závislosti SSD na podmínkách prostředí, jelikož existuje validní předpoklad, že ve zmíněných regionech s nejnižším SSD je zároveň i nejchudší nabídka potravy.

Závěrem je možné říci, že výše uvedené výsledky dosažené na domácích plemenech koz a ovcí jsou nepřímým důkazem vlivu intrasexuální kompetice samců na vznik SSD u kopytníků

a potvrzují tak původní Darwinovy myšlenky. Zároveň však platí, že sexuální selekce není pravděpodobně jediným zdrojem rozdílů ve velikosti těla samců a samic, protože na příkladu domestikantů můžeme vidět, že ani úplné odstranění samčích soubojů z reprodukce daného druhu nemusí nutně vést ke změně na monorfismus.

3.4. Renschovo pravidlo

Německý evoluční biolog Bernhard Rensch si jako první na základě pozorování ptáků povšiml, že SSD se v rámci skupiny příbuzných druhů mění s velikostí těla, a navrhl obecné pravidlo popisující charakter alometrických vztahů mezi tělesnou velikostí samce a samice. Renschovo pravidlo tak předpovídá, že SSD bude pozitivně korelovat s průměrnou velikostí (hyperalometrie) u taxonů, kde samci jsou větším pohlavím, tedy čím větší druh, tím větší bude relativní velikost samců v poměru k samicím. Opačný trend však nastane u taxonů, kde samice jsou větší než samci, zde bude SSD negativně korelovat s průměrnou velikostí těla (hypoalometrie), tzn. s rostoucí velikostí druhu bude SSD klesat (Rensch, 1950, 1959; Fairbairn, 1997).

Alometrie SSD, definovaná jako nerovnoměrnost či odchylka od geometrické podobnosti (Schmidt-Nielsen, 1984), se projeví při vynesení logaritmované váhy samce proti logaritmované váze samice. Pokud bude sklon regresní přímky $\beta > 1$, bude to znamenat, že velikost samců roste rychleji než velikost samic. S rostoucí velikostí těla tento trend povede k posunu SSD jež půjde v protichůdném směru v závislosti na tom, které pohlaví je u daného taxonu větší (Fairbairn, 1997; Abouheif a Fairbairn, 1997).

Obecným předpokladem pro vznik závislosti mezi velikostí těla a SSD v souladu s Renschovým pravidlem je existence větších evolučních omezení na velikost těla samice, jelikož změna velikosti těla samců je mnohem proměnlivější a dokáže vysvětlit největší podíl variability SSD (Davis a Roth, 2008). Pro vysvětlení vzniku sexuální alometrie velikosti již byla navržena řada funkčních hypotéz (pro přehled viz Fairbairn, 1997). Pro zjednodušení je možné je rozdělit do tří hlavních kategorií: 1) evoluční omezení, 2) přírodní výběr a 3) pohlavní výběr. Podle hypotézy evolučních omezení dochází k alometrickému trendu tím, že obě pohlaví reagují rozdílně na podobné selekční tlaky na velikost těla. Pokud by se samci a samice lišili v rozsahu genetické variance, potom by silnější evoluční odpověď pohlaví s větší aditivní genetickou variancí vedla k sexuální alometrii velikosti. Přírodní selekce v podobě intersexuální kompetice o zdroje zase předpovídá, že jestliže je zvětšující se velikost těla

spojena se snížením mezidruhové kompetice, potom pohlaví větších druhů si více vzájemně kompetují o zdroje kvůli vyšším potravním nárokům. Je tedy pravděpodobné, že u nich dojde k rozrůznění pohlaví do odlišných ekologických nik a tím i ke zvětšení SSD. A konečně za třetí, hypotéza o vzniku alometrických vztahů velikosti využívající teorie pohlavního výběru předpokládá, že sexuální selekční tlaky působící silněji na velikost těla samců vytvářejí vzájemně závislé, avšak mnohem slabší evoluční změny u velikosti těla samic (Fairbairn, 1997; Dale et al., 2007).

Vztah mezi SSD a velikostí těla v souladu s Renschovým pravidlem potvrdila již řada komparativních studií u různých taxonů od hmyzu (Fairbairn a Preziosi, 1994; Serrano-Meneses et al., 2008), přes plazi (Kratochvíl a Frynta, 2002, 2007; Cox et al., 2007; Stephens a Wiens, 2009; Frýdlová a Frynta, 2010) a ptáky (Colwell, 2000; Székely et al., 2007; Dale et al., 2007) až po savce (Weckerly, 1998; Smith a Cheverud, 2002; Lindenfors et al., 2007). Pozitivních výsledků je většinou dosaženo tam, kde samci jsou větším pohlavím (Abouheif a Fairbairn, 1997), zatímco skupiny druhů s female-biased SSD se zatím, až na pár výjimek (Davis a Roth, 2008; Stuart-Fox, 2009), Renschovu pravidlu většinou vzpírají (Webb a Freckleton, 2007). Jako nejpravděpodobnější příčina pozorovaných trendů SSD se často zmiňuje sexuální selekce (Fairbairn a Preziosi, 1994; Lindenfors a Tullberg, 1998; Dale et al., 2007, Lindenfors et al., 2007).

Je přitom zajímavé, že u kopytníků, velikostně velmi variabilní skupiny s často výrazným male-biased SSD, nebyl vztah mezi velikostí samce a samice signifikantně odlišný od isometrie (Alexander et al., 1979; Abouheif and Fairbairn, 1997; Lindenfors et al., 2007). Jedinou výjimku představuje komparativní práce Weckerleyho (1998), který pro přežvýkavce, nejpočetnější nadřád kopytníků, uvádí sklon regresní přímky 1,077, ačkoliv jeho data nebyla ošetřena proti vlivu fylogenetické příbuznosti transformací na nezávislé kontrasty, takže vztah mezi velikostí a SSD může být dán evoluční afiliací jednotlivých taxonů (Felsenstein, 1985)

Při detailní analýze SSD a alometrických vztahů mezi velikostí obou pohlaví u divokých druhů koz a ovcí se mi nepodařilo Renschovo pravidlo prokázat. Ačkoliv sklon regresní přímky závislosti logaritmovaných hmotností samce a samice byl nápadně větší než 1 u skupiny koz (1,319), ovcí (1,239), i goralů a serauů (1,138), stejně tak jako u celé podčeledi (1,028), žádný z těchto koeficientů se statisticky významně nelišil od isometrického vztahu se sklonem přímky $\beta = 1$ (**I**). Podobných výsledků bylo dosaženo i v případě, kdy jsme původní data v analýze nahradili nezávislými kontrasty pro odflitrování vlivu fylogenetické příbuznosti druhů (Felsenstein, 1985). Dokonce ani divoké druhy turů se sklonem regresní

přímky 0,98 nepodporují zdánlivě obecnou platnost Renschova pravidla (II).

Je však možné, že i přes existenci výrazných odchylek od isometrie je statistická neprůkaznost výsledků dána nedostatečným počtem analyzovaných druhů (viz ale Lindenfors a Tullberg, 2006). Když jsem se zaměřil na intraspecifický trend SSD u několika set domácích plemen koz, ovcí a skotu, alometrie velikosti těla samců a samic se ukázala jako statisticky průkazná a byla v souladu s předpoklady Renschova pravidla. Největšího sklonu dosáhla regresní přímka u domácího skotu (1,21) (II), následovaného plemeny ovcí (1,132) a kozy (1,101) (I). Zároveň jsem zjistil, že korelace nezávislých kontrastů SSD a tělesné velikosti samců (nikoliv však samic) divokých koz a ovcí téměř dosáhla hladiny statistické významnosti (I), čímž se potvrdila větší variabilita velikosti samců a naopak evoluční omezení velikosti samic, k podobným závěrům dospěl i Davis a Roth (2008). Tím se podařilo prokázat existenci alometrie SSD i na vnitrodruhové úrovni a zároveň i skutečnost, že variance SSD se dá lépe vysvětlit změnou velikosti samců než samic a tím podpořit platnost Renschova pravidla.

Ačkoliv se na základě množství kvantitativních důkazů Renschovo pravidlo často považuje za nejrozšířenější alometrický trend (Fairbairn, 1997), jeho obecná validita je stále sporná. Loison et al. (1999b) sice také zjistili srovnávací analýzou provedenou na 100 druzích kopytníků rostoucí SSD se zvětšující se velikostí těla, tuto závislost je však podle nich možné vysvětlit pouze na základě pozitivního korelace mezi velikostí druhu a míry polygynie, a proto se domnívají, že alometrie není pro utváření SSD u kopytníků vůbec důležitá. Určitou skepsi ohledně obecné platnosti alometrických vztahů velikosti zastávají i Blanckenhorn et al. (2006), podle nichž je v naprosté většině případů za zdánlivou přítomnost Renschova pravidla zodpovědná pouze systematická změna velikosti těla populací druhu s rostoucí latitudou odpovídající Bergmanovu pravidlu. Zůstává tedy otázkou, zda Renschovo pravidlo není pouze vedlejším produktem jiných faktorů.

3.5. SSD a jeho life-history konsekvence

Vedle již dříve probíraných rozdílů v reprodukčních rolích, reprodukčním úspěchu, růstových strategiích a rozdílné alokaci zdrojů samců a samic jednoho druhu je třeba připomenout, že SSD může mít významné důsledky na ekologii, chování, populační dynamiku a evoluci life-history znaků (Geist, 1974; Blanckenhorn, 2005). Současné studie provedené na savcích objevily vztahy mezi SSD a pohlavními rozdíly ve skladbě a rychlosti příjmu potravy (Pérez-

Barbería a Gordon, 2001), typem obývaného habitatu (Villaret a Bon, 1995; Villaret et al., 1997; Conradt et al., 1999; Bon et al., 2001; Ruckstuhl a Neuhaus, 2001; Weckerly et al., 2001; Ruckstuhl a Festa-Bianchet, 2001; Neuhaus a Ruckstuhl, 2002), latitudinální a sezónní variací (Isaac a Johnson, 2003) a nakonec i klimatickou odolností a mortalitou (Toïgo et al., 1997; cf. Toïgo a Gaillard, 2003).

Jedním z nejvíce studovaných důsledků SSD na ekologii a chování druhu je situace, kdy obě pohlaví žijí v dospělosti ve svých vlastních sociálních skupinách, což následně vede i k exkluzivnímu užívání rozdílných areálů často s různým typem habitatu (lišící se v množství biotických a abiotických zdrojů), tedy jev označovaný jako sexuální segregace (Bon et al., 2001). Tento fenomén, který je výsledkem postupného vzájemného oddělení obou pohlaví podél několika dimenzí, je mezi polygynními kopytníky téměř všudypřítomný (Weckerly et al., 2001; Ruckstuhl a Neuhaus, 2002). Sexuální segregace většinou trvá po celý rok mimo dobu rozmnožování (Shackleton a Shank, 1984; Villaret a Bon, 1995; Villaret et al., 1997). Současné hypotézy často spojují sexuální segregaci s fyziologickými a ekologickými důsledky SSD, včetně pohlavních rozdílů v časovém rozvrhu, charakteru pohybu a velikosti okusu (Ruckstuhl a Neuhaus, 2000).

Hypotéza vysvětlující segregaci pohlaví na základě SSD se někdy také nazývá „hypotéza selekce pastvy“ (Ruckstuhl a Neuhaus, 2001). Protože jsou samice kopytníků často mnohem menší než samci, potřebují se pást na mnohem kvalitnější potravě, metabolická účinnost totiž roste úměrně s tělesnou velikostí. Žaludek samců je větší a mají i delší střeva. Potrava tedy prochází trávicím traktem déle než u menších samic, a je tak mnohem lépe využita. Samci jsou tedy úspěšnější při spásání méně kvalitních travin chudých na dusičnany, zato s vyšším obsahem vlákniny. Takový výběr splňuje jejich energetické nároky na pastvu, která je sice nízké kvality, ale zato je vydatnější. Z těchto rozdílných nároků na potravu nakonec vyplývá sociální i místní segregace obou pohlaví (Ruckstuhl a Neuhaus, 2000). Vyšší potřeba kvalitnější potravy v období laktace je také dobrým podpůrným argumentem pro selekci pastvy. Pokud by se přece jen obě pohlaví pásala na stejné pastvě, musely v takovém případě samice zvýšit účinnost trávení pomocí intenzivnějšího zpracování potravy při žvýkání (Gross et al., 1995). Důkazy pro tuto hypotézu přinesla již řada experimentálních výzkumů na jednotlivých druzích kopytníků (Gross et al., 1995; Ruckstuhl et al., 2003) i celková srovnávací studie (Mysterud, 2000), ačkoliv výsledky nejsou vždy konsistentní (Pérez-Barbería a Gordon, 1999; Pérez-Barbería et al., 2008).

Clutton-Brock et al. (1987) rozšířili předpoklady o vztahu mezi SSD a sexuální segregací na „hypotézu nepřímé kompetice“. Podle ní jsou samci skrze nepřímou kompetici samicemi

vytlačeni do okrajových suboptimálních stanovišť s nekvalitní pastvou. Protože jsou samci celkově větší, mají tak i vyšší nároky na množství přijaté potravy. Buď musí pastvou strávit více času než samice, což je ovšem velmi nebezpečné, anebo mohou zrychlit její příjem. Rychlost příjmu potravy však závisí u herbivorů na dvou proměnných. Jednak na velikosti okusu a potom na vegetační biomase (výšce vegetace). Velikost okusu určená poloměrem zubního oblouku se však nezvyšuje s rostoucí velikostí těla tak rychle, jako metabolické nároky (Pérez-Barbería a Gordon, 2001), a samci proto potřebují vyšší minimální biomasu vegetace. Ovšem v období, kdy jsou traviny intenzivně spásány (například v zimě nebo při vysoké hustotě herbivorů v dané lokalitě), se výška vegetačního porostu výrazně sníží, a to až pod minimální množství biomasy, které by mohlo uspokojit energetické nároky sameců. Ti už pak nejsou schopni zajistit si optimální rychlost příjmu potravy, a tak jsou vlivem nepřímé kompetice ze strany samic, kterým nižší vegetační porost plně vyhovuje, vytlačeni na okrajová neobsazená teritoria s potravou, která je sice méně kvalitní, ale nesrovnatelná množstvím dostupné biomasy. Navzdory racionálním předpokladům a důmyslným pokusům se však Conradtovi et al. (1999) nepodařilo tuto hypotézu ověřit.

Při hledání příčin segregace pohlaví získala pravděpodobně největší podporu „hypotéza rozdílné aktivity“ podle které musí sexuální dimorfismus velikosti těla a energetických nároků nutně vést k rozdílům v aktivitě samců a samic, a to následně vyústí v segregaci pohlaví (Baumont et al., 2000). Synchronizovat chování tak, aby skupina mohla držet pohromadě, je energeticky náročnější v případě, kdy se skládá z jedinců s různým rozložením denní aktivity. A proto kopytníci raději tvoří sexuálně a někdy dokonce i věkově segregovaná stáda (Ruckstuhl a Neuhaus, 2001). Zastánců této hypotézy je v současné době opravdu mnoho (Mysterud, 1998; Ruckstuhl, 1998; Ruckstuhl a Neuhaus, 2001; Ruckstuhl a Neuhaus, 2002; Ruckstuhl a Kokko, 2002; Shi et al., 2003; Pelletier a Festa-Bianchet, 2004) a dnes se považuje za jednu z nejméně pravděpodobných (Neuhaus a Ruckstuhl, 2002).

Sexuální dimorfismus kopytníků má však i své další souvislosti s life-history charakteristikami. Někteří autoři zmiňují vyšší úmrtnost samců, která je způsobena větší citlivostí vůči okolním podmínkám (Loison et al., 1999a). Větší tělo s sebou nese i větší energetické nároky, a tak v období nedostatku potravy, způsobeném větší populační hustotou nebo horšími klimatickými podmínkami strádají mnohem více než samice (Post et al., 1999; Toïgo et al., 1999; LeBlanc et al., 2001). Mají i méně tukových rezerv, jelikož veškeré dostupné zdroje alokují do tělesného růstu (Festa-Bianchet et al., 2000). Pokud ke všemu ještě připočítáme energeticky velmi náročnou rozmnožovací sezónu (Forsyth et al., 2005), kdy může dojít i ke zraněním v soubojích, potom je vyšší mortalita samců již zcela intuitivní.

Navíc s vyšším dimorfismem by se měla mortalita samců v porovnání se samicemi zvyšovat (Isaac, 2005).

Navzdory těmto skutečnostem jsou určitým zklamáním výsledky Toigo a Gaillarda (2003), kteří při studiu 26 populací kopytníků různých druhů neobjevili žádný vztah mezi SSD a mortalitou samců (viz také Toigo et al., 1997). Ta bylo sice v suboptimálních podmínkách vyšší, než úmrtnost samic, ale nijak se nelišila v závislosti na dimorfismu druhu. Pravděpodobnost přežívání samců dokonce nebyla ovlivněna ani typem reprodukčního systému. Co je však pozoruhodné, v dobrých podmínkách se daří samcům dimorfnějších druhů lépe než těm méně dimorfním (Toigo a Gaillard, 2003).

4. Poměr pohlaví mlád'at a investice do potomstva

V následujícím textu se pokusím ukázat, že jedním z jevů souvisejících s SSD u kopytníků může být i variabilita poměru pohlaví mlád'at při narození (secondary sex ratio, SSR, nejčastěji vyjádřený jako počet samců/celkový počet mlád'at ve vrhu). Již v minulé kapitole jsem zmínil, jak ekologie daného druhu, zejména typ prostředí, jeho stabilita v čase, distribuce, množství a kvalita potravy nebo typ predátorů, ovlivnila jeho sociální evoluci (Geist, 1974), která určovala i typ reprodukčního systému. Sexuální selekce odrážející různé reprodukční role obou pohlaví následně vedla i k rozrůzněním růstových strategií samců a samic. Jelikož se u sociálních kopytníků žijících v polygynním systému stala velikost těla samců klíčovým znakem rozhodujícím o výsledku vzájemných soubojů, a tím i hlavní determinantou jejich reprodukční úspěšnosti, došlo ke vzniku silného evolučního tlaku na co nejrychlejší růst. Maximální možné přírůstky by měly začít co nejdříve, ideálně již v embryonálním stádiu, tak by totiž poskytly jedinci potřebný náskok proti ostatním samcům v populaci. Vznik SSD tím tak vytvořil i vyšší nároky na samice a jejich mateřské investice lišící se v závislosti na pohlaví potomků. Poměr pohlaví a rozdílné rodičovské investice do potomstva související s odlišnou reprodukční hodnotou samců a samic jsou tak jedním z dalších důsledků sexuálního dimorfismu kopytníků.

Jak už to tak bývá, prvním, kdo se zabýval fenoménem poměru pohlaví, byl Darwin (1871), ačkoliv nenabídl konkrétní vysvětlení, proč jsou v přírodě obecně počty samců a samic stejné. Této výzvy se chopil až Fisher (1930), když představil svou teorii o selekčním zvýhodnění rodičů, jež produkují v populaci vzácnější pohlaví, což časem vždy povede k ustálení poměru 1:1. Předpokládal totiž, že jestliže dojde z jakéhokoliv důvodu k vychýlení populačního poměru pohlaví jedním z obou směrů, selekce závislá na frekvenci poskytující reprodukční výhodu vzácnějšímu pohlaví nakonec vždy vrátí poměr do rovnováhy. Argumentoval tím, že rodiče produkující více mlád'at vzácnějšího pohlaví s větší šancí na reprodukci po sobě následně zanechají více vnoučat než jedinci produkující běžné pohlaví. Jejich geny pro produkci vzácnějšího pohlaví se tak budou šířit v populaci až do momentu, kdy se počet samců a samic vyrovná (Hardy, 1997).

Přísně vzato se Fisherův model zabýval vyrovnaným poměrem investic do pohlaví, spíše než numerickým poměrem samců a samic (Frank, 1990). Pokud je tedy např. na produkci samců potřeba dvojnásobného množství energie, měl by být jejich poměr k samicím 1:2 (Hardy, 1997). Za normální situace bude proto nevýhodné odchýlit se od rovnováhy a alokovat více zdrojů ve prospěch jednoho pohlaví na úkor druhého, protože tím okamžitě

vznikne selekční výhoda pro ostatní rozmnožující se jedince v populaci investující zdroje rovnoměrně (Fisher, 1930).

Jako hlavní výhodu Fisherovy teorie vyrovnaných investic zmínil Hardy (1997) skutečnost, že není sensitivní k některým life-history charakteristikám. Například není ovlivněna rozdílnou mortalitou pohlaví poté, co dojde k ukončení rodičovských investic, jelikož vyšší úmrtnost jednoho pohlaví je přesně vykompenzována zvýšeným reprodukčním úspěchem přeživších jedinců. Stejně tak jsou Fisherovy předpoklady nedotčeny reprodukčním systémem. Navzdory rozdílům ve varianci reprodukčního úspěchu samců a samic je průměrný reprodukční úspěch obou pohlaví vyrovnaný. Ačkoliv tedy samice produkující syny riskují, že tito se nikdy nerozmnoží, úspěšný syn s velkým reprodukčním příspěvkem jim tuto ztrátu vynahradí.

Je potřeba zdůraznit, že Fisherova teorie předpovídá průměrný poměr pohlaví v populaci, nic nám však neříká o distribuci SSR v rámci jednotlivých rodin (= variance SSR). Tu se snaží vysvětlit další vzájemně soupeřící evoluční hypotézy, jež od té doby vznikly (Trivers a Willard, 1973; Clark, 1978; Silk, 1983). Jejich společným předpokladem je adaptivní schopnost matky manipulovat poměrem pohlaví (Frank, 1990).

Konkrétní způsob, jakým by samice dokázaly měnit složení svých vrhů a tím upravovat SSR, zatím není příliš jasný (Clutton-Brock a Iason, 1986). U savců je totiž pohlaví mláďat určeno geneticky, tedy typem pohlavních chromozomů a záleží tak pouze na otci. Navíc na základě Mendelových zákonů náhodné segregace vede meióza u samic k vytvoření stejného počtu gamet nesoucích chromozom X a Y. Z toho vyplývá, že i pravděpodobnost vzniku určitého pohlaví by měla být 0,5 a poměr samic a samců by tak měl odpovídat binomickému rozložení. To klade ve srovnání s haplo-diploidním systémem či enviromentálním určením pohlaví značná omezení na kontrolu SSR. Klasickým důkazem pro toto tvrzení mohou být mnohé pokusy selektovat hospodářská zvířata na větší zastoupení samic ve vrzích, které skončily neúspěchem (Hardy, 1997). I přesto však již bylo v přírodě pozorováno několik příkladů vychýlení SSR z poměru 1:1 v rámci celé populace, i variace SSR větší než by odpovídalo binomickému rozdělení (Clutton-Brock a Iason, 1986).

V současné době se uvažuje o několika fyziologických či behaviourálních mechanismech pomocí kterých mohou samice kontrolovat SSR. Trivers a Willard (1973) se domnívají, že je to především cestou selekce spermií a rozdílné mortality v závislosti na pohlaví. Kontrola pohlaví potomků se tak může uplatnit již před oplodněním (pre-fertilizační kontrola), kdy samice dokáže ovlivnit, která spermie oplodní vajíčko (Krüger et al., 2005). Např. změnou vaginálního pH by bylo možné zabránit či naopak usnadnit průchodu spermií nesoucí určitý

pohlavní chromozom reprodukčním traktem (Krackow, 1995), samice však také může cíleně hubit spermie s nežádoucím typem heterochromozomu (Trivers a Willard, 1973). Objevují se však i důkazy, že načasování kopulace s ohledem na ovulaci může rovněž ovlivnit SSR u savců (Huck et al., 1990; pro přehled viz Krackow, 1995).

Stejně tak se může kontrola SSR uplatnit i po oplodnění v období rodičovské investice (post-fertilizační kontrola), ať už je to během embryonálního vývoje *in utero* pomocí rozdílného zahníždění zygoty, reabsorpce zárodků či selektivního potratu samčích embryí (Forsyth et al., 2004) nebo až po porodu odmítnutím mateřské péče nebo přímo infanticidou (Clutton-Brock a Iason, 1986). Převážně u druhů s dlouhou rodičovskou investicí může během výchovy mláďat dojít ke zhoršení kondice matky. V takovém případě by přírodní výběr zvýhodňoval matky schopné upravovat SSR v průběhu celé této periody pomocí rozdílné mortality samčích mláďat oproti samicím, které by dokázaly manipulovat SSR pouze na začátku mateřských investic (Trivers a Willard, 1973). Detailní přehled potenciálních mechanismů přizpůsobení SSR představil Krackow (1995), který je ovšem skeptický ohledně schopnosti samice měnit poměr pohlaví. Domnívá se, že ačkoliv pravděpodobně existuje několik fyziologických mechanismů manipulace SSR, nemáme v současnosti žádný důkaz o tom, že jsou v přírodě skutečně využívány. Krackow (1995) rovněž spekuluje, že tyto mechanismy nemusí být dostatečně přesné na to, aby s jejich pomocí bylo možné dosáhnout optimálního SSR.

I přes dosud trvající nejasnosti ohledně pravděpodobného mechanismu kontroly SSR inspirovaly provokativní myšlenky o adaptivním zvýhodnění schopnosti samic měnit poměr pohlaví potomků enormní zájem o studium tohoto fenoménu, kterému se zvláště v posledních třech desetiletích věnovalo neobvyklé usilí zaměřené na nejrozličnější organismy od bezobratlých až po savce. Bez ohledu na to, která evoluční hypotéza snažící se o vysvětlení variace SSR byla testována, pro každou z nich se dokázalo najít dostatečné množství důkazů, stejně jako práci danou teorii vyvracejících (pro přehled viz Clutton-Brock, 1986; Clutton-Brock a Iason, 1986; Hardy, 1997; Hardy, 2002; Sheldon a West, 2004).

Nejpopulárnější se stala hypotéza Triverse a Willard (1973), která tvrdí, že za určitých předem definovaných podmínek bude přírodní výběr zvýhodňovat systematické deviace od vyrovnaného SSR, tyto odchylky se však v rámci rozmnožující se populace vzájemně vyruší (cf. Frank, 1990, podle kterého má vychýlení SSR v rámci jednotlivých rodin vlivem Triver-Willardova efektu za následek i nerovnoměrný poměr v alokaci do pohlaví na populační úrovni). Předpokládejme, že: 1) tělesná kondice dospělých samic v populaci je variabilní a koreluje s kvalitou jejich potomků, tzn., že ke konci období rodičovských investic budou

nejzdravější, největší a nejsilnější mláďata patřit matkám v nejlepší kondici; 2) tělesná kondice mláďat před odstavem u nich přetrvává i do dospělosti; a konečně 3) rozdíly v kondici během dospělosti budou mít větší vliv na reprodukční úspěch samců než samic. Zvláště u druhů s polygynním reprodukčním systémem, kde pouze malá část samců si dokáže monopolizovat převážnou většinu kopulací, zatímco velké množství samců je vyřazeno z reprodukce (cf. Isaac, 2005; Mainguy et al., 2008), platí, že i malý rozdíl v tělesné kondici samce může mít velmi podstatný dopad na jeho reprodukční úspěch. Samice v lepší kondici je sice oproti průměru reprodukčně úspěšnější díky větší schopnosti investovat do potomstva, tento rozdíl je však v porovnání s variabilitou mezi samci mnohem menší (Clutton-Brock et al., 1988).

Za těchto podmínek je pak možné očekávat, že pro matku bude výhodné, pokud dokáže upravit SSR a přednostně produkovat takové pohlaví, které má za daných okolností větší šanci být reprodukčně úspěšnějším. Pokud je samice ve srovnání s ostatními samicemi v populaci v lepší tělesné kondici, má přístup k dostatečnému množství zdrojů a dokáže tak svým mláďatům zajistit ideální podmínky pro růst, bude pro ni výhodnější mít syna. Ten se v dospělosti stane velkým dominantním samcem a zanechá jí větší počet přeživších vnoučat, čímž zvýší její inkusivní fitness více, než by dokázala dcera (Clutton-Brock et al., 1984; Wolff, 1988; Cassinello and Gomendio, 1996). Platí totiž, že reprodukční hodnota nadprůměrného samce, vyjádřená jako pravděpodobné množství zplozených potomků, je daleko větší, než reprodukční hodnota nadprůměrné samice. Naopak matka v horší kondici (s menším množstvím dostupných zdrojů) udělá lépe, pokud porodí dceru, na kterou nebude mít menší velikost a pomalejší růst tak podstatný vliv. Díky ní po sobě zanechá více vnoučat, než podobná samice, která má syna. Je to z toho důvodu, že i dcera samice v suboptimální kondici se rozmnoží a bude mít za život několik mláďat, reprodukční úspěch nekvalitního syna však může být nulový (Trivers a Willard, 1973).

Jeden z nejpřesvědčivějších důkazů potvrzujících platnost Trivers-Willardovy hypotézy poskytli Austad a Sunquist (1986), kteří jako první pro testování predikcí tohoto modelu provedli terénní experiment. Samice vačice oposum (*Didelphis marsupialis*), které byly uměle přikrmovány a měly tak k dispozici více zdrojů, rodily vrhy s větším poměrem samců než kontrolní skupina. Clutton-Brock et al. (1984, 1986) zase na příkladu jelena evropského ukázali, že dominance samice pozitivně korelovala s SSR, tedy matky na vyšší příčce v sociální hierarchii rodily signifikantně více synů než submisivní samice. Zároveň také zjistili, že synové dominantních matek jsou reprodukčně úspěšnější než dcery, zatímco u mláďat submisivních matek je tomu přesně naopak. Vzhledem k tomu, že dominance samice

u mnoha kopytníků pozitivně koreluje s její tělesnou váhou (a tedy kondicí) díky lepšímu přístupu ke kvalitnějším zdrojům potravy (Fournier a Festa-Bianchet, 1995; Côté a Festa-Bianchet, 2001b), jsou výsledky Clutton-Brocka et al. (1984, 1986) podporou Trivers-Willardovy hypotézy.

Kondice matky jakožto klíčový faktor v uvedeném evolučním modelu však není standardizovaná konkrétní vlastnost, která by byla jednoduše měřitelná, ale spíše abstraktní koncept, který souvisí s celou řadou dalších morfologických, fyziologických, ekologických a behaviourálních charakteristik a pro spoustu autorů tak může znamenat něco zcela jiného. Není tedy překvapením, že při testování Trivers-Willardovy hypotézy byl sledován efekt velkého množství nezávislých proměných, o kterých se předpokládá, že určitým způsobem reflektují či přímo ovlivňují tělesnou kondici matky: 1) tělesná velikost (váha) samice před početím i v průběhu mateřské investice (Skogland, 1986; Alados a Escós, 1994; Kojola a Helle, 1994; Hewison a Gaillard, 1996; Nygrén a Kojola, 1997; Birgersson, 1998; Fernández-Llario et al., 1999; Hewison et al., 1999; Forsyth et al., 2004; Krüger et al., 2005; Blanchard et al., 2005; Hellgren a Ruthven, 2007; Macdonald a Johnson, 2008; Robert et al., 2010), 2) množství a distribuce tělesného tuku (Kojola a Helle, 1994; Kohlmann, 1999; Cameron et al., 1999; Forsyth et al., 2004; Krüger et al., 2005; Hellgren a Ruthven, 2007), 3) výživa matky při početí (Kucera, 1991; Hoefs a Nowlan, 1994; Mathews et al., 2008), 4) hladina glukózy *in utero* během raného vývoje blastocysty (Cameron, 2004; Cameron a Linklater, 2007; Cameron et al., 2008), 5) věk (Kojola a Helle, 1994; Monard et al., 1997; Birgersson, 1998; Côté a Festa-Bianchet, 2001c; Saltz, 2001; Górecki, 2003; Weladji et al., 2003; Sæde, 2004; Forsyth et al., 2004; Macdonald a Johnson, 2008), 6) sociální postavení v hierarchii stáda (Clutton-Brock et al., 1984, 1986; Mendl et al., 1995; Cassinello a Gomendio, 1996; Monard et al., 1997; Côté a Festa-Bianchet, 2001c; Tölü et al., 2007), 7) parita a předchozí reprodukční úsilí (Monard et al., 1997; Birgersson, 1998; Górecki, 2003), 8) velikost vrhu (Cassinello a Gomendio, 1996; Górecki, 2003; Alfonso, 2005; Servanty et al., 2007), 9) sezóna zabřeznutí/porodu (Monard et al., 1997; Górecki, 2003; Veeroja et al., 2010), 10) populační hustota (Kruuk et al., 1999; Lindström et al., 2002; Sæde, 2004) a konečně 11) klimatické podmínky před početím i během periody mateřské investice (Lindström et al., 2002; Krüger et al., 2005; Roche et al., 2006).

Podle Hewisona a Gaillarda (1999) není náhodou, že Trivers-Willardova hypotéza byla představena na příkladu soba polárního. Na základě tří zmíněných podmínek je totiž aplikovatelná pouze na malé množství polygynních druhů s výrazným SSD a kopytníci se tak zdají být ideálními kandidáty pro testování daných předpokladů (cf. Hewison a Gaillard,

1996). Zprvé, jak již bylo zmíněno v minulé kapitole, je většina kopytníků sexuálně dimorfních díky závislosti jejich reprodukčního úspěchu na velikosti těla. Z toho také vyplývá, že produkce synů je mnohem náročnější na míru investic od početí až do odstavu (Cassinello, 1996), což pro samici představuje větší life-history náklady v podobě snížené budoucí reprodukční úspěšnosti (Wolff, 1988; Gomendio et al., 1990; Bérubé et al., 1996), a proto si mláďata samčího pohlaví mohou dovolit pouze kvalitní matky v dobré kondici (Clutton-Brock et al., 1986; Meikle et al., 1993; Cameron et al., 1999; Côté and Festa-Bianchet, 2001b). Kromě toho může pohlaví zárodku *in utero* dokonce ovlivnit i dobu odstavu předchozího potomka. Jak zjistili Pluháček et al. (2007), pokud je plod samčího pohlaví, je právě kojené mládě z předchozí reprodukční sezony odstaveno dříve. Zadržím, kopytníci jsou obecně polygynní, takže existují velké interindividuální rozdíly v reprodukčním příspěvku sameců. Reprodukční úspěch syna je tedy v mnohem větší míře ovlivněn tělesnou velikostí, která závisí na množství mateřských investic. Proto by především u kopytníků měly matky v nadprůměrné kondici upřednostňovat syny před dcerami (Kojola, 1998).

Navzdory široce akceptované a přesvědčivé hypotéze a dlouhodobému výzkumu jsou však výsledky dosažené na kopytnících, kteří se stali častým objektem při ověřování Trivers-Willardova modelu (Sheldon a West, 2004), stále velmi nekonzistentní a někdy si i v rámci jednoho druhu vzájemně odporují (Festa-Bianchet, 1996; Kojola, 1997; Meikle et al., 1997; Hewison a Gaillard, 1999; Hewison et al., 1999; Sheldon a West, 2004). I když některé studie odhalily pozitivní korelaci mezi kondicí samice a SSR (*Alces alces*: Säde, 2004; Veeroja et al., 2010; *Ammotragus lervia*: Cassinello a Gomendio, 1996; *Bos primigenius taurus*: Roche et al., 2006; *Capreolus capreolus*: Macdonald a Johnson, 2008; *Cervus elaphus*: Clutton-Brock et al., 1984, 1986; Smith et al., 1996; Kohlmann, 1999; *Equus caballus*: Cameron et al., 1999; Cameron a Linklater, 2007; *Odocoileus hemionus*: Kucera, 1991; *Oreamnos americanus*: Côté a Festa-Bianchet, 2001c; *Rangifer tarandus*: Weladji et al., 2003), jiným se to nepodařilo (*Alces alces*: Nygrén a Kojola, 1997; *Bison bison*: Green a Rothstein, 1991; *Capra hircus*: Górecki a Koscinski, 2003; Prakash et al., 1986; *Dama dama*: Birgersson, 1998; *Equus caballus*: Monard et al., 1997; *Gazella cuvieri*: Alados a Escós, 1994; *Hemitragus jemlahicus*: Forsyth et al., 2004; *Ovis aries*: Lindström et al., 2002; *Ovis canadensis*: Blanchard et al., 2005; *Rangifer tarandus*: Kojola a Helle, 1994; Loison a Strand, 2005; *Sus scrofa*: Mendl et al., 1995; Fernández-Llario et al., 1999; Servanty et al., 2007; *Tayassu tajacu*: Hellgren a Ruthven, 2007) nebo dokonce získali data přímo odporující původním předpokladům, tedy vyšší zastoupení dcer s rostoucí kondicí matky (*Odocoileus*

spp.: Verme, 1983; *Capreolus capreolus*: Hewison a Gaillard, 1996; Hewison et al., 1999; Hewison et al., 2005; *Antidorcas marsupialis*: Krüger et al., 2005; *Rangifer tarandus*: Skogland, 1986).

Hewison a Gaillard (1999) se snažili vysvětlit notorickou inkonzistenci výsledků pomocí detailní analýzy life-history charakteristik jednotlivých druhů. Na jejím základě došli k přesvědčení, že všechny tři zmíněné podmínky Trivers-Willardovy hypotézy, tedy 1) vztah mezi kondicí matky a mládřat, 2) korelaci mezi kondicí mládřat při odstavu a v dospělosti a 3) větší efekt rozdílné kondice na reprodukční úspěch samců, splňují pouze čtyři druhy kopytníků: jelen lesní (*Cervus elaphus*), daněk evropský, ovce tlustorohá a sob polární, nově podle Cameronové et al. (1999) pak také kůň (*Equus caballus*).

Sheldon a West (2004) se snažili získat lepší vhled do problematiky adaptivního přizpůsobení SSR na základě předpokladů Trivers-Willardovy hypotézy přehledovou analýzou 37 studií 18 druhů kopytníků. Podařilo se jim tím prokázat statisticky signifikantní, i když velmi slabou korelaci mezi kondicí matky a SSR ($r = 0,09$). Velikost efektu se však lišila v závislosti na použité metodologii. Práce, které se zaměřily na kondici matky ještě před početím a konceptualizovaly ji na základě behaviorálních projevů dominance, odhalily poměrně silný vztah ($r = 0,17-0,25$), zatímco studie zaměřené na morfologické a fyziologické parametry sledované až po početí poskytly malý či vůbec žádný důkaz pro vztah mezi mateřskou kondicí a SSR ($r = 0,05-0,06$). Sheldon a West (2004) dále zjistili, že tento vztah záleží i na life-history znacích a je obecně silnější u druhů s větším male-biased SSD a delším obdobím březosti (a tedy i větší tělesnou velikostí). To ostatně potvrzuje i obecná tendence druhů s nízkým SSD odporovat hypotetickým předpokladům modelu (Hewison a Gaillard, 1996; Hewison et al., 1999; Hewison et al., 2005; Krüger et al., 2005).

Někteří autoři upozorňují, že bychom měli od sebe jednoznačně odlišovat posuny v sekundárním poměru pohlaví, tedy případnou schopnost samice ovlivnit pohlaví narozených mládřat a rozdílnou míru investic rodičů do pohlaví, tedy zda poskytuje matka v dobré kondici více péče a zdrojů svému synovi než dceři (Alley et al., 1995; Cassinello, 1996). Ostatně už Trivers a Willard (1973) na konci svého článku připouštějí, že pokud je jejich model správný, potom přírodní selekce bude upřednostňovat odchylky od rovnocenných investic spíše než odchylky od poměrů pohlaví *per se*. Výše zmíněný předpoklad větších investic do mládřat samčího pohlaví v podobě častějšího kojení zjistili u kozy domácí Alley et al. (1995), v případě daňka evropského zase Birgersson et al. (1998). Cassinello a Gomendio (1996) i Cassinello (1996) zase prokázali vyšší investice do samců v podobě větší porodní váhy u dominantních matek paovce hrívnaté, podobný efekt se však vůbec neprojevil u dcer.

Jeho další práce na stejném druhu (Cassinello, 2001) to pak podpořila zjištěním, že se synové dominantních matek věnují pastvě mnohem méně času ve srovnání se syny matek s nižším sociálním postavením, kteří tak musejí kompenzovat nižší mateřské investice. Více investují do synů i samice divokého prasete (*Sus scrofa*: Fernández-Llario et al., 1999) a bizona (Wolff, 1988).

Na základě dosud uvedených poznatků se koza domácí zdá být vhodným modelem pro testování validity Trivers-Willardovy hypotézy. Ačkoliv mezi jednotlivými plemeny existuje značná velikostní variabilita, v průměru jsou samci větší než samice o 36% (I). Navíc bylo již dříve potvrzeno, že koza splňuje nejméně dvě ze tří diskutovaných podmínek, tedy větší mláďata se většinou rodí těžším matkám (Prakash et al. 1986; Alley et al., 1995; Mellado et al., 1996) a vzhledem ke způsobu chovu je reprodukční úspěch samců variabilnější než je tomu u samic (Mellado et al., 2000; Fantová, 2000). Nehledě na to, že domácí zvířata obecně představují zajímavou kontrolní skupinu při testování evolučních hypotéz (Meikle et al., 1993; Alfonso, 1995; Mendl et al., 1995; Górecki, 2003; Górecki a Kościński, 2003; Tölü et al., 2007) a lepší pochopení variability SSR má v jejich případě i velice důležitý ekonomický význam (Alfonso, 2005).

Díky přístupu k databázi Svazu chovatelů ovcí a koz ČR jsem získal možnost testovat Trivers-Willardovu hypotézu na datovém souboru čítajícím 59 335 kůzlat narozených v letech 1992-2004. Vrhly od jednoho do čtyř mláďat obsahovaly větší zastoupení samců (SSR = 0,568), což bylo statisticky významně odlišné od vyrovnaného poměru 1:1. I přesto však separátní analýza jednotlivých velikostí vrhů prokázala, že distribuce SSR nebyla statisticky významně odlišná od binomického rozdělení, jak by se dalo očekávat v případě, že samice manipulují poměrem pohlaví (Wilson a Hardy, 2002). Z původního souboru nezávislých proměnných se pomocí marginálních GEE modelů podařilo prokázat sice signifikantní, ve skutečnosti však malý efekt stáří matky a sezóny zabřeznutí ($r^2 = 9,5\%$). Naproti tomu velikost vrhu, stáří otce či délka březosti neměla na SSR významný vliv (III).

Závislost SSR na věku matky byla prokázána už dříve na ostatních druzích kopytníků (*Equus hemionus*: Saltz a Rubenstein, 1995; *Oreamnos americanus*: Côté and Festa-Bianchet, 2001c; *Rangifer tarandus*: Weladji et al., 2003) a Saltz (2001) argumentuje, že je to nejčastější a převládající determinanta SSR. Ačkoliv na první pohled věk matky u domácích koz pozitivně koreluje s SSR, detailní analýza odhalila komplexnější trend. Ve skutečnosti se zastoupení samců ve vrhu s rostoucím věkem zvětšuje pouze nepatrně, k prudkému nárůstu však dochází u nejstarší věkové kohorty (SSR = 0,613) (III). Tento výsledek se dá pravděpodobně interpretovat pomocí life-history teorie, podle které by se mělo reprodukční

úsilí ve stáří zvětšovat v souladu s tím, jak postupně klesá reprodukční hodnota jedince. Samice by tedy během terminální investice měly směřovat veškeré zdroje do samců, což se potvrdilo i u dalších kopytníků (Bercovitch et al., 2009).

Větší poměr samců rodily i matky, které zabřezly během hlavní rozmnožovací sezóny od srpna do prosince ve srovnání se samicemi, které odložily reprodukci na později (SSR = 0,566; resp. 0,524) (III). Tyto výsledky mohou poskytnout určitou podporu Trivers-Willardově hypotéze, protože oddálení reprodukce bývá častou strategií submisivních samic v podprůměrné tělesné kondici (Alvarez et al., 2003), která jim zabrání přijít do ovulace (Bailey, 1991). U koz se totiž v evoluci vytvořila tzv. “capital breeding strategie“, tedy závislost dříve nashromážděných zdrojích energie, kterými hradí náklady na reprodukci. Submisivní samice mají často omezený přístup k potravě, a tak by měly v případě nedostatku zdrojů upřednostňovat vlastní růst a reprodukci odložit na později (Côté a Festa-Bianchet, 2001a).

Ani další nezávislé proměnné dostupné na menším souboru (N = 8 019), o kterých je možné předpokládat, že do určité míry souvisejí s mateřskou kondicí, jako je tělesná váha, plemeno, arbitrární kategorie genetické kvality nebo přítomnost/absence rohů ovlivňující sociální postavení ve stádě (Górecki, 2004), nedokázaly vysvětlit variabilitu SSR, čímž by potvrdily platnost testované hypotézy (III). Naproti tomu Górecki a Kościński (2003) zjistili vyšší SSR u rohatých samic než u bezrohých a podobně i Tölü et al. (2007) odhalili signifikantní pozitivní korelaci mezi dominancí samice a SSR, ačkoliv síla testů v jejich studiích je nižší vzhledem k výrazně menšímu vzorku (N = 527, resp. 225). Jediný z faktorů, který se v naší analýze přiblížil hladině statistické významnosti, byla identita farmy, odkud daná samice pocházela (P = 0,08), což odpovídá výsledkům Alfonsa (2005) na praseti domácím (*Sus scrofa f. domestica*).

Závěrem se dá říci, že ačkoliv některé naše výsledky získané na koze domácí částečně podporují Trivers-Willardovu hypotézu, především vliv stáří matky a sezóny zabřeznutí, zjištěný efekt je pravděpodobně příliš slabý na to, aby mohl být výsledkem působení přírodní selekce. Navíc binomická distribuce SSR v rámci jednotlivých kategorií vrhů je inkonzistentní s předpokládanou adaptivní kontrolou. Pro systematické deviace od vyrovnaného poměru pohlaví 1:1 je pravděpodobně třeba hledat jiná než evoluční vysvětlení (viz James, 1997, 2008). K tomu se ostatně přiklání i Blanchard et al. (2005), kteří tvrdí, že v současné době žádná z evolučních hypotéz nedokáže spolehlivě vysvětlit variabilitu SSR a spíše volají po jejich přepracování.

5. Shrnutí výsledků

Předložená dizertační práce se věnuje pohlavní dvojtvárnosti velikosti u kopytníků a investicím do potomstva vyjádřeným v podobě poměru pohlaví mláďat. Zaměřuje se na dvě různotvárné a poměrně početné podčeleď *Caprinae* a *Bovinae*, které díky přítomnosti stovek domácích plemen nabízejí ideální příležitost testovat obecnou platnost některých evolučních hypotéz na intraspecifické úrovni při absenci původních selekčních tlaků. Její výsledky lze shrnout do několika bodů:

- U obou podčeledí se v evoluci působením sexuální selekce vyvinul výrazný sexuální dimorfismus velikosti (SSD), kdy samci některých druhů dosahují dvojnásobné velikosti samice. To je pravděpodobně výsledkem větších evolučních tlaků na zvětšující se velikost těla samců.
- Největšího SSD bylo dosaženo u monofyletické větve koz a ovcí, kde je zároveň i největší míra polygynie a o reprodukčním úspěchu samců rozhodují výsledky vzájemných soubojů. Nejmenší rozdíly ve velikosti těla samců a samic naopak existují u monogamních druhů.
- Domestikací koz, ovcí a turů došlo k oslabení sil sexuální selekce, kdy reprodukce je řízena člověkem, což mělo za následek signifikantní pokles SSD u domácích plemen.
- V ontogenezi kopytníků dochází ke vzniku SSD především díky sexuálnímu bimaturationu, tedy delšímu růstu a pozdější reprodukci samců, kteří jsou více závislí na množství potravních zdrojů. Jejich nedostatek nedokáží samci kompenzovat, a tím dochází k poklesu SSD, jak se projevilo na příkladu domácích plemen koz, ovcí a skotu z Afriky a Jižní Asie.
- U domácích plemen z obou podčeledí byla prokázána platnost Renschova pravidla, tedy zvětšující se SSD s rostoucí velikostí plemene. Alometrický vztah mezi velikostí těla samců a samic byl tak potvrzen i na vnitrodruhové úrovni a zdá se být obecným pravidlem u taxonů, kde samci jsou větším pohlavím.
- Ačkoliv i SSD u divokých druhů koz a ovcí vykazuje trend shodný s Renschovým pravidlem, vlivem nízkého počtu druhů toto nelze spolehlivě prokázat.
- Poměr pohlaví mláďat je u domácích koz výrazně vychýlen ve prospěch samců, ačkoliv v rámci jednotlivých vrhů odpovídá binomickému rozdělení.
- Poměr samců a samic ve vrhu je možné vysvětlit pomocí věku matky a sezóny zabřeznutí. Nejvíce investují do synů matky při svém posledním reprodukčním

pokusu. Výrazně větší zastoupení samců produkují samice, které jsou díky dobré tělesné kondici schopné zabřeznout během hlavní rozmnožovací sezóny.

- Nepodařilo se prokázat vliv věku otce, velikosti vrhu, délky březosti, váhy matky, její genetické kvality, plemene či rohatosti na poměr pohlaví mláďat, což neodpovídá předpokladům Trivers-Willardovy hypotézy a její explanační síla tak zůstává diskutabilní.

6. Literatura

- Abouheif E, Fairbairn DJ. 1997.** A comparative analysis of allometry for sexual size dimorphism: assessing Rensch's rule. *American Naturalist*, 149: 540-562.
- Alados CL, Escós JM. 1994.** Variation in the sex ratio of a low dimorphic polygynous species with high levels of maternal reproductive effort: Cuvier's gazelle. *Ethology Ecology and Evolution*, 6: 301-311.
- Alexander RD, Hoogland JL, Howard RD, Noonan KM, Sherman PW. 1979.** Sexual dimorphism and breeding systems in pinnipeds, ungulates, primates, and humans. In: Chagnon NA, Irons W, eds. *Evolutionary biology and human social behavior: an anthropological perspective*. North Situate, MA: Duxbury, 402-435.
- Alfonso L. 2005.** Sex ratio of offspring in pigs: farm variability and relationship with litter size and piglet birth weight. *Spanish Journal of Agricultural Research*, 3: 287-295.
- Alley JC, Fordham RA, Minot EO. 1995.** Mother-offspring interactions in feral goats - a behavioural perspective of maternal investment. *New Zealand Journal of Zoology*, 22: 17-23.
- Alvarez L, Martin GB, Galindo F, Zarco LA. 2003.** Social dominance of female goats affects their response to the male effect. *Applied Animal Behaviour Science*, 84: 119-126.
- Alvarez, F. 1990.** Horns and fighting in male Spanish ibex, *Capra pyrenaica*. *Journal of Mammalogy*, 71: 608-616.
- Anděra M, Červený J. 2000.** *Svět zvířat. Savci 3*. Praha, Albatros.
- Andersen R, Linnell JDC. 1997.** Variation in maternal investment in a small cervid; the effects of cohort, sex, litter size and time of birth in roe deer (*Capreolus capreolus*) fawns. *Oecologia*, 109: 74-79.
- Andersson M. 1994.** *Sexual selection*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Austad SN, Sunquist ME. 1986.** Sex-ratio manipulation in the common opossum. *Nature*, 324: 58-60.
- Bailey JA. 1991.** Reproductive success in female mountain goats. *Canadian Journal of Zoology*, 69: 2965-2961.
- Baumont R, Prache S, Meuret M, Morand-Fehr P. 2000.** How forage characteristics influence behaviour and intake in small ruminants: a review. *Livestock Production Science*, 64: 15-28.
- Bercovitch FB, Pitt Loomis C, Rieches RG. 2009.** Age-specific changes in reproductive effort and terminal investment in female Nile lechwe. *Journal of Mammalogy*, 90:40-46.
- Bérubé CH, Festa-Bianchet M, Jorgenson JT. 1996.** Reproductive costs of sons and daughters in Rocky Mountain bighorn sheep. *Behavioral Ecology*, 7: 60-68.
- Bininda-Emonds ORP, Cardillo M, Jones KE, MacPhee RDE, Beck RMD, Grenyer R, Price SA, Vos RA, Gittleman JL, Purvis A. 2007.** The delayed rise of present-day

- mammals. *Nature*, 446: 507-512.
- Birgersson B, Ekvall K. 1997.** Early growth in male and female fallow deer fawns. *Behavioral Ecology*, 8: 493-499.
- Birgersson B, Tillbom M, Ekvall K. 1998.** Male-biased investment in fallow deer: an experimental study. *Animal Behaviour*, 56: 301-307.
- Birgersson B. 1998.** Adaptive adjustment of the sex ratio: more data and considerations from a fallow deer population. *Behavioral Ecology*, 4: 404-408.
- Blanckenhorn WU, Stillwell RC, Young KA, Fox CW, Ashton KG. 2006.** When Rensch meets Bergmann: does sexual size dimorphism change systematically with latitude. *Evolution*, 60: 2004-2011.
- Blanckenhorn WU. 2005.** Behavioral causes and consequences of sexual size dimorphism. *Ethology*, 111: 977-1916.
- Blanchard P, Festa-Bianchet M, Gaillard JM, Jorgenson JT. 2005.** Maternal condition and offspring sex ratio in polygynous ungulates: a case study of bighorn sheep. *Behavioral Ecology*, 16: 274-279.
- Bon R, Rideau C, Villaret JC, Joachim J. 2001.** Segregation is not only a matter of sex in Alpine ibex, *Capra ibex ibex*. *Animal Behaviour*, 62: 495-504.
- Cameron EZ, Lemons PR, Bateman PW, Bennet NC. 2008.** Experimental alteration of litter sex ratios in mammals. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 275: 323-327.
- Cameron EZ, Linklater WL, Stafford KJ, Veltman CJ. 1999.** Birth sex ratios relate to mare condition at conception in Kaimanawa horses. *Behavioral Ecology*, 5: 472-475.
- Cameron EZ. 2004.** Facultative adjustment of mammalian sex ratios in support of the Trivers-Willard hypothesis: evidence for a mechanism. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 271: 1723-1728.
- Caro TM, Graham CM, Stoner CJ, Flores MM. 2003.** Correlates of horn and antler shape in bovids and cervids. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 55: 32-41.
- Cassinello J, Gomendio M. 1996.** Adaptive variation in litter size and sex ratio at birth in a sexually dimorphic ungulate. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 263: 1461-1466.
- Cassinello J. 1996.** High-ranking females bias their investment in favour of male calves in captive *Ammotragus lervia*. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 38: 417-424.
- Cassinello J. 2001.** Offspring grazing and suckling rates in a sexually dimorphic ungulate with biased maternal investment (*Ammotragus lervia*). *Ethology*, 107: 173-182.
- Clark AB. 1978.** Sex ratio and local resource competition in a prosimian primate. *Science*, 201: 163-165.
- Clutton-Brock T, ed. 1988.** *Reproductive success: Studies of individual variation in contrasting breeding systems*. Chicago: The University of Chicago Press.

- Clutton-Brock TH, Albon SD, Guinness FD. 1984.** Maternal dominance, breeding success and birth sex ratios in red deer. *Nature*, 308: 358-360.
- Clutton-Brock TH, Albon SD, Guinness FD. 1988.** Reproductive success in male and female red deer. In: Clutton-Brock T, ed. 1988. *Reproductive success: Studies of individual variation in contrasting breeding systems*. Chicago: The University of Chicago Press, 325-343.
- Clutton-Brock TH, Albon SD, Guinness FE. 1986.** Great expectations: dominance, breeding success and offspring sex ratios in red deer. *Animal Behaviour*, 34: 460-471.
- Clutton-Brock TH, Iason GR, Guinness FE. 1987.** Sexual segregation and density-related changes in habitat use in male and female red deer (*Cervus elaphus*). *Journal of Zoology*, 211: 275-289.
- Clutton-Brock TH, Iason GR. 1986.** Sex ratio variation in mammals. *Quarterly Review of Biology*, 61: 339-374.
- Clutton-Brock TH. 1986.** Sex ratio variation in birds. *Ibis*, 128: 317-329.
- Coltman DW, O'Donoghue P, Jorgenson JT, Hogg, JT, Strobeck C, Festa-Bianchet M. 2003.** Undesirable evolutionary consequences of trophy hunting. *Nature*, 426: 655-658.
- Colwell RK. 2000.** Rensch's rule crosses the line: convergent allometry of sexual size dimorphism in hummingbirds and flower mites. *American Naturalist*, 156: 495-510.
- Conradt L, Clutton-Brock TH, Thomson D. 1999.** Habitat segregation in ungulates: are males forced into suboptimal foraging habitats through indirect competition by females? *Oecologia* 119: 367-377.
- Côté SD, Festa-Bianchet M, Smith KG. 1998.** Horn growth in mountain goats (*Oreamnos americanus*). *Journal of Mammalogy*, 79: 406-414.
- Côté SD, Festa-Bianchet M. 2001a.** Birthdate, mass and survival in mountain goat kids: effects of maternal characteristics and forage quality. *Oecologia*, 127: 230-238.
- Côté SD, Festa-Bianchet M. 2001b.** Reproductive success in female mountain goats: the influence of age and social rank. *Animal Behaviour*, 62: 173-181.
- Côté SD, Festa-Bianchet M. 2001c.** Offspring sex ratio in relation to maternal age and social rank in mountain goats (*Oreamnos americanus*). *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 49: 260-265.
- Cox RM, Butler MA, John-Alder HB. 2007.** The evolution of sexual size dimorphism in reptiles. In: Fairbairn D, Székely T, Blanckenhorn W, eds. *Sex, size and gender roles*. New York, NY: Oxford University Press, 38-49.
- Dale J, Dunn PO, Figuerola J, Lislevand T, Székely T, Whittingham LA. 2007.** Sexual selection explains Rensch's rule of allometry for sexual size dimorphism. *Proceeding of the Royal Society of London Series B*, 274: 2971-2979.
- Darwin C. 1871.** *The descent of man and selection in relation to sex*. London: John Murray.

- Davis CM, Roth VL. 2008.** The evolution of sexual size dimorphism in cottontail rabbits (*Sylvilagus, Leporidae*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 95: 141-156.
- Dunbar RIM, Buckland D, Miller D. 1990.** Mating strategies of male feral goats: a problem in optimal foraging. *Animal Behaviour*, 40: 653-667.
- Estes RD. 1992.** *The behavior guide to African mammals*. Oxford: University of California Press.
- Fairbairn DJ, Blanckenhorn WU, Székely T. 2007.** *Sex, size, and gender roles*. New York: Oxford University Press.
- Fairbairn DJ, Preziosi RF. 1994.** Sexual selection and the evolution of allometry for sexual size dimorphism in the water strider, *Aquarius remigis*. *American Naturalist*, 144: 101-118.
- Fairbairn DJ. 1997.** Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28: 659-687.
- Fandos P, Vigal CR, Fernandez-Lopey JM. 1989.** Weight estimation of Spanish ibex, *Capra pyrenaica*, and Chamois, *Rupicapra rupicra* (Mammalia, Bovidae). *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 54: 239-242.
- Fantová M. 2000.** *Chov koz*. Praha: Brázda.
- Felsenstein J. 1985.** Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist*, 125: 1-15.
- Fernández-Llario P, Carranza J, Mateos-Quesada P. 1999.** Sex allocation in a polygynous mammal with large litters: the wild boar. *Animal Behaviour*, 58: 1079-1084.
- Festa-Bianchet M, Coltman DW, Turelli L, Jorgenson JT. 2004.** Relative allocation to horn and body growth in bighorn rams varies with resource availability. *Behavioral Ecology*, 15: 305-312.
- Festa-Bianchet M, Jorgenson JT, King WJ, Smith KG, Wishart WD. 1996.** The development of sexual dimorphism: seasonal and lifetime mass changes of bighorn sheep. *Canadian Journal of Zoology*, 74: 330-342.
- Festa-Bianchet M, Jorgenson JT, Réale D. 2000.** Early development, adult mass, and reproductive success in bighorn sheep. *Behavioral Ecology*, 11: 633-639.
- Festa-Bianchet M, Jorgenson JT, Wishart WD. 1994.** Early weaning in bighorn sheep, *Ovis canadensis*, affects growth of males but not of females. *Behavioral Ecology*, 5: 21-27.
- Festa-Bianchet M, Jorgenson JT. 1998.** Selfish mothers: reproductive expenditure and resource availability in bighorn ewes. *Behavioral Ecology*, 2: 144-150.
- Festa-Bianchet M, King WJ, Jorgenson JT, Smith KG, Wishart WD. 1996.** The development of sexual dimorphism: seasonal and lifetime mass changes in bighorn sheep.

- Canadian Journal of Zoology*, 74: 330-342.
- Festa-Bianchet M. 1996.** Offspring sex ratio studies of mammals: does publication depend upon the quality of the research or the direction of the results? *Ecoscience*, 3: 42-44.
- Fisher RA. 1930.** *The genetical theory of natural selection*. Oxford, UK: Clarendon Press.
- Flegr J. 2005.** *Evoluční biologie*. Praha: Academia.
- Forsyth DM, Duncan RP, Tustin KG, Gaillard JM. 2005.** A substantial energetic cost to male reproduction in a sexually dimorphic ungulate. *Ecology*, 86: 2154-2163.
- Forsyth DM, Tustin KG, Gaillard JM, Loison A. 2004.** Fetal sex ratio variation in the highly polygynous Himalayan tahr: evidence for differential male mortality. *Behavioral Ecology*, 15: 572-578.
- Fournier F, Festa-Bianchet M. 1995.** Social dominance in adult female mountain goats. *Animal Behaviour*, 49: 1449-1459.
- Frank SA. 1990.** Sex allocation theory for birds and mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21: 13-55.
- Frýdlová P, Frynta D. 2010.** A test of Rensch's rule in varanid lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*, 100: 293-306.
- Geist V. 1974.** On the relationship of social evolution and ecology in ungulates. *American Zoologist*, 14: 205-220.
- Giacometti M, Bassano B, Peracino V, Ratti P. 1997.** Die konstitution des Alpensteinbockes (*Capra i. ibex*) in Abhängigkeit von Geschlecht, Alter, Herkunft und Jahreszeit in Graubünden (Schweiz) und im Parco Nazionale Gran Paradiso (Italien). *Zeitschrift für Jagdwissenschaft*, 43: 24-34.
- Glucksmann A. 1974.** Sexual dimorphism in mammals. *Biological Reviews*, 49: 423-475.
- Gomendio M, Clutton-Brock TH, Albon SD, Guinness FE, Simpson MJ. 1990.** Mammalian sex ratios and variation in costs of rearing sons and daughters. *Nature*, 343: 261-263.
- Górecki MT, Kościński K. 2003.** Offspring sex ratio in domestic goat (*Capra hircus*). *Archives of Animal Breeding*, 46: 277-284.
- Górecki MT. 2003.** Sex ratio in litters of domestic pigs (*Sus scrofa* f. *domestica* Linneus, 1758). *Biology Letters*, 40: 111-118.
- Górecki MT. 2004.** Hierarchy in a group of domestic goat (*Capra hircus*) females. EJPAU. 7. Available at: <http://www.ejpau.media.pl/volume7/issue2/biology/art-02.html>
- Granados JE, Perez JM, Soriguer RC, Fandos P, Ruiz-Martinez I. 1997.** On the biometry of the Spanish ibex, *Capra pyrenaica*, from Sierra Nevada (Southern Spain). *Folia Zoologica*, 46: 9-14.
- Green WCH, Rothstein A. 1991.** Sex bias or equal opportunity? Patterns of maternal investment in bison. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 29: 373-384.

- Gross JE, Demment MW, Alkon PU, Kotzman M. 1995.** Feeding and chewing behaviours of Nubian ibex: compensation for sex-related differences in body size. *Functional Ecology*, 9: 385-393.
- Groves C, Grubb P. 2011.** *Ungulate Taxonomy*. Baltimore: The John Hopkins University Press.
- Groves P, Shields GF. 1996.** Phylogenetics of the *Caprinae* based on cytochrome b sequence. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 5: 467-476.
- Hardy ICW, ed. 2002.** *Sex ratio: concepts and research methods*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Hardy ICW, ed. 2002.** *Sex ratios: concepts and research methods*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Hardy ICW. 1997.** Possible factors influencing vertebrate sex ratios: an introductory overview. *Applied Animal Behaviour Science*, 51: 217-241.
- Hassanin A, Douzery EJP. 1999.** Evolutionary affinities of the enigmatic saola (*Pseudoryx nghetinhensis*) in the context of the molecular phylogeny of *Bovidae*. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 266: 893-990.
- Hellgren EC, Ruthven DC. 2007.** Progeny sex ratio in a sexually monomorphic ungulate, the collared peccary (*Tayassu tajacu*). *Journal of Mammalogy*, 88: 124-128.
- Hernández Fernández M, Vrba ES. 2005.** A complete estimate of the phylogenetic relationships in *Ruminantia*: A dated species-level supertree of the extant ruminants. *Biological Reviews*, 80:269-302.
- Hewison AJM, Andersen R, Gaillard JM, Linnell JDC, Delorme D. 1999.** Contradictory findings in studies of sex ratio variation in roe deer (*Capreolus capreolus*). *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 45: 339-348.
- Hewison AJM, Gaillard JM, Kjellander P, Toïgo C, Liberg O, Delorme D. 2005.** Big mothers invest more in daughters – reversed sex allocation in a weakly polygynous ungulate. *Ecology Letters*, 8: 430-437.
- Hewison AJM, Gaillard JM. 1996.** Birth-sex ratios and local resource competition in roe deer, *Capreolus capreolus*. *Behavioral Ecology*, 7: 461-464.
- Hewison AJM, Gaillard JM. 1999.** Successful sons or advantaged daughters? The Trivers-Willard model and sex-biased maternal investment in ungulates. *Trends in Ecology and Evolution*, 14: 229-234.
- Hoefs M, Nowlan U. 1994.** Distorted sex ratios in young ungulates: the role of nutrition. *Journal of Mammalogy*, 75: 631-636.
- Houston DB, Robbins CT, Stevens V. 1989.** Growth in wild and captive mountain goats. *Journal of Mammalogy*, 70: 412-416.
- Huck UW, Seger J, Lisk RD. 1990.** Litter sex ratios in the golden hamster vary with time of

- mating and litter size and are not binomially distributed. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 26: 99-109.
- Isaac JL, Johnson CN. 2003.** Sexual dimorphism and synchrony of breeding: variation in polygyny potential among populations in the common brushtail possum, *Trichosurus vulpecula*. *Behavioral Ecology*, 14: 818–822.
- Isaac JL. 2005.** Potential causes and life-history consequences of sexual size dimorphism in mammals. *Mammal Review*, 35: 101-115.
- James WH. 1997.** A potential mechanism for sex ratio variation in mammals. *Journal of Theoretical Biology*, 189: 253-255.
- James WH. 2008.** Evidence that mammalian sex ratios at birth are partially controlled by parental hormone levels around the time of conception. *Journal of Endocrinology*, 198: 3-15.
- Janecek LL, Honeycutt RL, Adkins RM, Davis SK. 1996.** Mitochondrial gene sequence and the molecular systematics of the Artiodactyl subfamily *Bovinae*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 6: 107-119.
- Jarman PJ. 1974.** The social organisation of antelope in relation to their ecology. *Behaviour*, 48: 215-267.
- Jarman PJ. 1983.** Mating system and sexual dimorphism in large, terrestrial, mammalian herbivores. *Biological Reviews*, 58: 485-520.
- Jong WW. 1998.** Molecules remodel the mammalian tree. *Trends in Ecology and Evolution*, 13: 270-275.
- Kohlmann SG. 1999.** Adaptive fetal sex allocation in elk: evidence and implications. *Journal of Wildlife Management*, 63: 1109-1117.
- Kojola I, Helle T. 1994.** Offspring sex ratio adjustment in reindeer, *Rangifer tarandus*. *Annales Zoologici Fennici*, 31: 405-410.
- Kojola I. 1997.** Social status and physical condition of mother and sex ratio of offspring in cervids. *Applied Animal Behaviour Science*, 51: 267-274.
- Kojola I. 1998.** Sex ratio and maternal investment in ungulates. *Oikos*, 83: 567-573.
- Krackow S. 1995.** Potential mechanisms for sex ratio adjustment in mammals and birds. *Biological Reviews*, 70: 225-241.
- Kratochvíl L, Frynta D. 2002.** Body size, male combat and the evolution of sexual dimorphism in eublepharid lizards (*Squamata: Eublepharidae*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 76: 303-314.
- Kratochvíl L, Frynta D. 2007.** Phylogenetic analysis of sexual dimorphism in eye-lid geckos (Eublepharidae): the effects of male combat, courtship behaviour, egg size, and body size. In: Fairbairn D, Székely T, Blanckenhorn W, eds. *Sex, size and gender roles*. New York, NY: Oxford University Press, 154–162.

- Krebs JR, Davies NB, eds. 1997.** *Behavioural ecology: An evolutionary approach. Fourth edition.* Oxford: Blackwell Science.
- Krüger O, Radford AN, Anderson C, Liversidge R. 2005.** Successful sons or superior daughters: sex-ratio variation in springbok. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 272: 375-381.
- Kruuk LEB, Clutton-Brock TH, Albon SD, Pemberton JM, Guinness FE. 1999.** Population density affects sex ratio variation in red deer. *Nature*, 399: 459-461.
- Kucera TE. 1991.** Adaptive variation in sex ratios of offspring in nutritionally stressed mule deer. *Journal of Mammalogy*, 72: 745-749.
- Kupfer A. 2007.** Sexual size dimorphism in amphibian: an overview. In: Fairbairn D, Székely T, Blanckenhorn WU, eds. *Sex, size and gender roles.* New York, NY: Oxford University Press, 50-59.
- Lauvergne JJ, Bouchel D, Minvielle F. 1998.** Étude morpho-biométrique de la chèvre du Rove. III. Longueur de corne (LC) dans les 2 sexes et indices de dimorphisme sexuel du cornage (IDSC). *Revue de Médecine Vétérinaire*, 149: 141-148.
- LeBlanc M, Festa-Bianchet M, Jorgenson JT. 2001.** Sexual size dimorphism in bighorn sheep (*Ovis canadensis*): effects of population density. *Canadian Journal of Zoology*, 79: 1661-1670.
- Lindenfors P, Gittleman JL, Jones KE. 2007.** Sexual dimorphism in mammals. In: Fairbairn D, Székely T, Blanckenhorn WU, eds. *Sex, size and gender roles.* New York, NY: Oxford University Press, 16-26.
- Lindenfors P, Tullberg BS, Biuw M. 2002.** Phylogenetic analyses of sexual selection and sexual size dimorphism in pinnipeds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 52: 188–193.
- Lindenfors P, Tullberg BS. 1998.** Phylogenetic analyses of primate size evolution: the consequences of sexual selection. *Biological Journal of the Linnean Society*, 64: 413-447.
- Lindenfors P, Tullberg BS. 2006.** Lowering sample size in comparative analyses can indicate a correlation where there is none: example from Rensch's rule in primates. *Journal of Evolutionary Biology*, 19: 1346-1351.
- Lindström J, Coulson T, Kruuk L, Forchhammer MC, Coltman DW, Clutton-Brock TH. 2002.** Sex-ratio variation in Soay sheep. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 53: 25-30.
- Loison A, Festa-Bianchet M, Gaillard JM, Jorgenson JT, Jullien JM. 1999a.** Age-specific survival in five populations of ungulates: evidence of senescence. *Ecology*, 80: 2539-2554.
- Loison A, Gaillard JM, Pélabon C, Yoccoz NG. 1999b.** What factors shape sexual size dimorphism in ungulates? *Evolutionary Ecology Research*, 1: 611-633.
- Loison A, Strand O. 2005.** Allometry and variability of resource allocation to reproduction in a wild reindeer population. *Behavioral Ecology*, 16: 624-633.

- Lovich JE, Gibbons JW. 1992.** A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism. *Growth Development and Aging*, 56: 269-281.
- Lusseau D. 2003.** The emergence of cetaceans: phylogenetic analysis of male social behaviour supports the *Cetartiodactyla* clade. *Journal of Evolutionary Biology*, 16: 531-535.
- Macdonald DW, Johnson PJ. 2008.** Sex ratio variation and mixed pairs in roe deer: evidence for control of sex allocation? *Oecologia*, 158: 361-370.
- Mainguy J, Côté SD, Cardinal E, Houle M. 2008.** Mating tactics and mate choice in relation to age and social rank in male mountain goats. *Journal of Mammalogy*, 89: 626-635.
- Mannen H, Nagata Y, Tsuji S. 2001.** Mitochondrial DNA reveal that domestic goat (*Capra hircus*) are genetically affected by two subspecies of Bezoar (*Capra aegagrus*). *Biochemical Genetics*, 39: 145-154.
- Mathews F, Johnson PJ, Neil A. 2008.** You are what your mother eats: evidence for maternal preconception diet influencing foetal sex in humans. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 275: 1661-1668.
- Matthee CA, Davis SK. 2001.** Molecular insights into the evolution of the family Bovidae: a nuclear DNA perspective. *Molecular Biology and Evolution*, 18: 1220-1230.
- McElligott AG, Gammel MP, Harty HC, Pains DR, Murphy DT, Walsh JT, Hayden TJ. 2001.** Sexual size dimorphism in fallow deer (*Dama dama*): do larger, heavier males gain greater mating success? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49: 266-272.
- Meikle DB, Drickamer LC, Vessey SH, Rosenthal TL, Fitzgerald KS. 1993.** Maternal dominance rank and secondary sex ratio in domestic swine. *Animal Behaviour*, 46: 79-85.
- Meikle DB, Vessey SH, Drickamer LC. 1997.** Testing models of adaptive adjustment of secondary sex ratio in domestic swine. *Animal Behaviour*, 53: 428-431.
- Mellado M, Cantú L, Suárez JE. 1996.** Effects of body condition, length of breeding period, buck:doe ratio, and month of breeding on kidings rates in goats under extensive conditions in arid zones of Mexico. *Small Ruminant Research*, 23: 29-35.
- Mellado M, Cárdenas C, Ruíz F. 2000.** Mating behavior of bucks and does in goat operations under range conditions. *Applied Animal Behaviour Science*, 67: 89-96.
- Mendl M, Zanella AJ, Broom DM, Whittmore CT. 1995.** Maternal social status and birth sex ratio in domestic pigs: an analysis of mechanism. *Animal Behaviour*, 50: 1361-1370.
- Metcalfe NB, Monaghan P. 2001.** Compensation for a bad start: grow now, pay later? *Trends in Ecology and Evolution*, 16: 254-260.
- Min SE. 1997.** Variation in sexually dimorphic traits of male pronghorns. *Journal of Mammalogy*, 78: 31-47.
- Monard AM, Duncan P, Fritz H, Feh C. 1997.** Variations in the birth sex ratio and

- neonatal mortality in a natural herd of horses. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 41: 243-249.
- Murphy WJ, Elzirik E, Johnson WE, Zhang YP, Ryder OA, O'Brien SJ. 2001.** Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals. *Nature*, 409: 614-618.
- Mysterud A. 1998.** The relative roles of body size and feeding type on activity time of temperate ruminants. *Oecologia*, 113: 442-446.
- Mysterud A. 2000.** The relationship between ecological segregation and sexual body size dimorphism in large herbivores. *Oecologia*, 124: 40-54.
- Neuhaus P, Ruckstuhl KE. 2002.** Foraging behaviour in Alpine ibex (*Capra ibex*): consequences of reproductive status, body size, age and sex. *Ethology, Ecology and Evolution*, 14: 373-381.
- Novacek, M. J. 1992.** Mammalian phylogeny: shaking the tree. *Nature*, 356: 121-125.
- Nowak RM. 1999.** *Walker's mammals of the world, 6th edition Volume 2*. Baltimore: The John Hopkins University Press.
- Nygrén T, Kojola I. 1997.** Twinning and fetal sex ratio in moose: effects of maternal age and mass. *Canadian Journal of Zoology*, 75: 1945-1948.
- O'Brien PH. 1984.** Feral goat home range: influence of social class and environmental variables. *Applied Animal Behaviour Science*, 12: 373-385.
- Ochiai K, Susaki K. 2002.** Effects of territoriality on population density in the Japanese serow (*Capricornis crispus*). *Journal of Mammalogy*, 83: 964-972.
- Pelletier F, Festa-Bianchet M. 2004.** Effects of body mass, age, dominance and parasite load on foraging time of bighorn rams, *Ovis canadensis*. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 56:546-551.
- Pelletier F, Festa-Bianchet M. 2006.** Sexual selection and social rank in bighorn rams. *Animal Behaviour*, 71: 649-655.
- Pérez-Barbería FJ, Gordon IJ, Pagel M. 2002.** The origins of sexual dimorphism in body size in ungulates. *Evolution*, 56: 1276-1285.
- Pérez-Barbería FJ, Gordon IJ. 1999.** Body size and sexual segregation in polygynous ungulates: an experimental test with Soay sheep. *Oecologia*, 120: 258-267.
- Pérez-Barbería FJ, Gordon IJ. 2001.** Relationship between oral morphology and feeding style in the *Ungulata*: a phylogenetically controlled evaluation. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 268: 1023-1032.
- Pérez-Barbería FJ, Pérez-Fernández E, Robertson E, Alvarez-Enríquez B. 2008.** Does the Jarman-Bell principle at intra-specific level explain sexual segregation in polygynous ungulates? Sex differences in forage digestibility in Soay sheep. *Oecologia*, 157: 21-30.
- Pluháček J, Bartoš L, Doležalová M, Bartošová-Víchová J. 2007.** Sex of the foetus determines the time of weaning of the previous offspring of captive plains zebra (*Equus*

- burcheli*). *Applied Animal Behaviour Science*, 105: 192-204.
- Porter V. 1996.** *Goats of the world*. Ipswich: Farming Press.
- Porter V. 2007.** *Cattle. A handbook to the breeds of the world*. Wiltshire: The Crowood Press Ltd.
- Post E, Forchhammer MC, Stenseth NC, Langvatn R. 1999.** Extrinsic modification of vertebrate sex ratio by climatic variation. *American Naturalist*, 154: 194-204.
- Prakash B, Saini AL, Vihan VS, Tiwari SB, Khan BU. 1986.** Factors affecting litter size and sex ratio in Jamunapari and Barbari goats. *Indian Journal of Animal Science*, 56: 684-687.
- Preston BT, Stevenson, IR, Pemberton JM, Coltman DW, Wilson K. 2005.** Male mate choice influences female promiscuity in Soay sheep. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 272: 365-373.
- Price SA, Bininda-Emonds ORP, Gittleman JR. 2005.** A complete phylogeny of the whales, dolphins and even-toed hoofed mammals (*Cetartiodactyla*). *Biological Reviews*, 80: 445-473.
- Prothero DR, Manning EM, Fischer M. 1988.** The phylogeny of the ungulates. In: Benton MJ, ed. *The phylogeny and classification of the Tetrapods, Volume 2: Mammals*. Oxford: Clarendon Press, 201-234.
- Ralls K. 1976.** Mammals in which females are larger than males. *Quarterly Review of Biology*, 51: 245-276.
- Ralls K. 1977.** Sexual dimorphism in mammals: avian models and unanswered questions. *American Naturalist*, 111: 917-938.
- Rensch B. 1950.** Die Abhängigkeit der relativen Sexualdifferenz von der Körpergröße. *Bonner Zoologische Beiträge*, 1: 58-69.
- Rensch B. 1959.** *Evolution above the species level*. London: Methuen and Co. Ltd.
- Ribak G, Pitts ML, Wilkinson GS, Swallow JG. 2009.** Wing shape, wing size, and sexual dimorphism in eye-span in stalk-eye flies (*Diopsidae*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 98: 860-871.
- Robert KA, Schwanz LE, Mills HR. 2010.** Offspring sex varies with maternal investment ability: empirical demonstration based on cross-fostering. *Biology Letters*, 6: 242-245.
- Roche JR, Lee JM, Berry DP. 2006.** Climatic factors and secondary sex ratio in dairy cows. *Journal of Dairy Science*, 89: 3221-3227.
- Ropiquet A, Hassanin A. 2005.** Molecular phylogeny of caprines (*Bovidae, Antilopinae*): the question of their origin and diversification during the Miocene. *Journal of Zoological Society*, 43: 49-60.
- Ruckstuhl KE, Festa-Bianchet M, Jorgenson JT. 2003.** Bite rates in Rocky Mountain bighorn sheep (*Ovis canadensis*): effects of season, age, sex and reproductive status.

- Behavioral Ecology and Sociobiology*, 54: 167-173.
- Ruckstuhl KE, Festa-Bianchet M. 2001.** Group choice by subadult bighorn rams: trade-offs between foraging efficiency and predator avoidance. *Ethology*, 107: 161-172.
- Ruckstuhl KE, Kokko H. 2002.** Modelling sexual segregation in ungulates: effects of group size, activity budgets and synchrony. *Animal Behaviour*, 64: 909-914.
- Ruckstuhl KE, Neuhaus P. 2000.** Sexual segregation in ungulates: a new approach. *Behaviour*, 137: 361-377.
- Ruckstuhl KE, Neuhaus P. 2001.** Behavioral synchrony in ibex groups: effects of age, sex and habitat. *Behaviour*, 138: 1033-1046.
- Ruckstuhl KE, Neuhaus P. 2002.** Sexual segregation in ungulates: a comparative test of three hypotheses. *Biological Review*, 77: 77-96.
- Ruckstuhl KE. 1998.** Foraging behaviour and sexual segregation in bighorn sheep. *Animal Behaviour*, 56: 99-106.
- Säde S. 2004.** Twinning rate and foetal sex ratio of moose *Alces alces* in Estonia during low density and increasing population phases in relation to maternal age. *Wildlife Biology*, 10: 295-300.
- Saltz D, Rubenstein DI. 1995.** Population dynamics of a reintroduced Asiatic wild ass (*Equus hemionus*) herd. *Ecological Applications*, 5: 327-335.
- Saltz D. 2001.** Progeny sex ratio variation in ungulates: maternal age meets environmental perturbation of demography. *Oikos*, 94: 377-384.
- Sánchez FGF, Montaldo HV, Juárez AL. 1994.** Environmental and genetic effects on birth weight in graded-up goat kids. *Canadian Journal of Animal Science*, 74, 397-400.
- Saunders FC, McElligot AG, Safi K, Hayden TJ. 2005.** Mating tactics of male feral goats (*Capra hircus*): risks and benefits. *Acta Ethologica*, 8: 103-110.
- Serrano-Meneses MA, Córdoba-Aguilar A, Azpilicueta-Amorín M, González-Soriano E, Székely T. 2008.** Sexual selection, sexual size dimorphism and Rensch's rule in *Odonata*. *Journal of Evolutionary Biology*, 21: 1259-1273.
- Servanty S, Gaillard JM, Allainé D, Brandt S, Baubet E. 2007.** Litter size and fetal sex ratio adjustment in a highly polytocous species: the wild boar. *Behavioral Ecology*, 18: 427-432.
- Shackleton DM, Shank CC. 1984.** A review of the social behavior of feral and wild sheep and goats. *Journal of Animal Science*, 58: 500-509.
- Sheldon BC, West SA. 2004.** Maternal dominance, maternal condition, and offspring sex ratio in ungulate mammals. *American Naturalist*, 163: 40-54.
- Shi J, Dunbar RIM, Buckland D, Miller D. 2003.** Daytime activity budgets of feral goats (*Capra hircus*) on the Isle of Rum: influence of season, age, and sex. *Canadian Journal of Zoology*, 81: 803-815.

- Schaller GB. 1977.** *Mountain monarchs: wild sheep and goats of the Himalaya*. Chicago, IL: University of Chicago Press.
- Schmidt-Nielsen K. 1984.** *Scaling: why is animal size so important*. New York: Cambridge University Press.
- Schulte-Hostedde AI, Millar JS, Gibbs HL. 2002.** Female-biased sexual size dimorphism in the yellow-pine chipmunk (*Tamias amoenus*): sex-specific patterns of annual reproductive success and survival. *Evolution*, 56: 2519-2529.
- Silk JB. 1983.** Local resource competition and facultative adjustment of sex ratios in relation to competitive abilities. *American Naturalist*, 121: 56-66.
- Skogland T. 1986.** Sex ratio variation in relation to maternal condition and parental investment in wild reindeer *Rangifer t. tarandus*. *Oikos*, 46: 417-419.
- Smith AT, Xie Y, eds. 2008.** *A guide to the mammals of China*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Smith BL, Robbins RL, Anderson SH. 1996.** Adaptive sex ratios: another example? *Journal of Mammalogy*, 3: 818-825.
- Smith RJ, Cheverud JM. 2002.** Scaling of sexual dimorphism in body mass: a phylogenetic analysis of Rensch's rule in primates. *International Journal of Primatology*, 23: 1095-1135.
- Smith RJ. 1999.** Statistics of sexual size dimorphism. *Journal of Human Evolution*, 36: 423-459.
- Springer MS, Cleven GC, Madsen O, de Jong WW, Waddell VG, Amrine HM, Stanhope MJ. 1997.** African endemic mammals shake the phylogenetic tree. *Nature*, 388: 62-64.
- Stamps JA. 1993.** Sexual size dimorphism in species with asymptotic growth after maturity. *Biological Journal of the Linnean Society*, 50: 123-145.
- Starostová Z, Kubička L, Kratochvíl L. 2010.** Macroevolutionary pattern of sexual size dimorphism in geckos corresponds to intraspecific temperature-induced variation. *Journal of Evolutionary Biology*, 23: 670-677.
- Stephens PR, Wiens J. 2009.** Evolution of sexual size dimorphisms in emydid turtles: ecological dimorphism, Rensch's rule, and sympatric divergence. *Evolution*, 63-4: 910-925.
- Stuart-Fox D. 2009.** A test of Rensch's rule in dwarf chameleons (*Bradypodion* spp.), a group with female biased sexual size dimorphism. *Evolutionary Ecology*, 23: 425-433.
- Székely T, Lislevand T, Figuerola J. 2007.** Sexual size dimorphism in birds. In: Fairbairn D, Székely T, Blanckenhorn WU, eds. *Sex, size and gender roles*. New York, NY: Oxford University Press, 27-37.
- Theodor JM, Erfurt J, Métais G. 2007.** The earliest Artiodactyls: *Diacodexiidae*,

- Dichobunidae, Homacodontidae, Leptochoeridae, and Raoellidae*. In: Prothero DR, Foss SE, eds. *The Evolution of Artiodactyls*. Baltimore: Johns Hopkins University, 32-58.
- Toïgo C, Gaillard JM, Michallet J. 1997.** Adult survival pattern of the sexually dimorphic Alpine ibex (*Capra ibex ibex*). *Canadian Journal of Zoology*, 75: 75-79.
- Toïgo C, Gaillard JM, Michallet J. 1999.** Cohort affects growth of males but not females in Alpine ibex (*Capra ibex ibex*). *Journal of Mammalogy*, 80: 1021-1027.
- Toïgo C, Gaillard JM. 2003.** Causes of sex-biased adult survival in ungulates: sexual size dimorphism, mating tactic or environment harshness? *Oikos*, 101: 376-384.
- Tölu C, Savas Ş, Pala A, Thomsen H. 2007.** Effects of goat social rank on kid gender. *Czech Journal of Animal Science*, 52; 77-82.
- Trivers RL, Willard DE. 1973.** Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science*, 179: 90-92.
- Trivers RL. 1972.** Parental investment and sexual selection. In: Campbell B, ed. *Sexual selection and the descent of man: the Darwinian pivot*. Chicago, IL: Aldine, 136-179.
- Vanpé C, Kjellander P, Galan M, Cosson JF, Aulagnier S, Liberg O, Hewison AJM. 2008.** Mating system, sexual dimorphism, and the opportunity for sexual selection in a territorial ungulate. *Behavioral Ecology*, 19: 309-316.
- Veeroja R, Kirk A, Tilgar V, Säde S, Kreitsberg M, Tõnisson J. 2010.** Conception date affects litter type and foetal sex ratio in female moose in Estonia. *Journal of Animal Ecology*, 79: 169-175.
- Verme LJ. 1983.** Sex ratio variation in *Odocoileus*: a critical review. *Journal of Wildlife Management*, 47: 573-582.
- Villaret JC, Bon R, Rivet A. 1997.** Sexual segregation of habitat by the alpine ibex in the French Alps. *Journal of Mammalogy*, 78: 1273-1281.
- Villaret JC, Bon R. 1995.** Social and spatial segregation in alpine ibex (*Capra ibex*) in Bargy, French Alps. *Ethology*, 101: 291-300.
- Wall DA, Davis SK, Read BM. 1992.** Phylogenetic relationships in the subfamily *Bovinae* (*Mammalia: Artiodactyla*) based on ribosomal DNA. *Journal of Mammalogy*, 73: 262-275.
- Webb TJ, Freckleton RP. 2007.** Only half right: species with female-biased dimorphism consistently break Rensch's rule. *Plos One*, 9: 1-10.
- Weckerly FW, Ricca MA, Meyer KP. 2001.** Sexual segregation in Roosevelt elk: cropping rates and aggression in mixed-sex groups. *Journal of Mammalogy*, 82: 825-835.
- Weckerly FW. 1998.** Sexual-size dimorphism: influence of mass and mating systems in the most dimorphic mammals. *Journal of Mammalogy*, 79: 33-52.
- Weladji RB, Holand Ø, Yoccoz NG, Lenvik D. 2003.** Maternal age and offspring sex ratio variation in reindeer (*Rangifer tarandus*). *Annales Zoologici Fennici*, 40: 357-363.

- Wilson DE, Reeder DAM, eds. 2005.** *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference, 3rd edn.* New York, NY: The Johns Hopkins University Press.
- Wilson K, Hardy ICW. 2002.** Statistical analysis of sex ratios: an introduction. In: Hardy ICW, ed. 2002. *Sex ratios: concepts and research methods.* Cambridge: Cambridge University Press, 48-92.
- Wolff JO. 1988.** Maternal investment and sex ratio adjustment in American bison calves. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 23: 127-133.
- Zeder MA, Hesse B. 2000.** The initial domestication of goats (*Capra hircus*) in the Zagros Mountain 10,000 years ago. *Science*, 287: 2254-2257.

7. Seznam publikací

(I) **Polák J**, Frynta D. 2009. Sexual size dimorphism in domestic goats, sheep, and their wild relatives. *Biological Journal of the Linnean Society*, 98: 872-883. **IF = 2,413**

(II) **Polák J**, Frynta D. 2010. Patterns of sexual size dimorphism in cattle breeds support Rensch's rule. *Evolutionary Ecology*, 24: 1255–1266. **IF = 2,407**

(III) **Polák J**, Mareš V, Konrád R, Frynta D. 2014. Offspring sex ratio in domestic goats: bet all on sons before you die. *Submitted to the Czech Journal of Animal Science*.

Prohlášení spoluautorů

Jménem svým i ostatních spoluautorů do dizertační práce Jakuba Poláka potvrzuji, že autorský podíl jmenovaného doktoranda odpovídá počtu spoluautorů a jejich pořadí. Potvrzuji též, že se Jakub Polák podílel na všech fázích přípravy těchto publikací, včetně sběru a správy dat, statistického zhodnocení a formulaci výsledků, sepisování vlastního textu rukopisů a nakonec i finálních úpravách v průběhu recenzního a publikačního procesu.

V Praze dne

Daniel Frynta