Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta
Katedra zoologie

Charles University in Prague, Faculty of Science
Department of Zoology

Doktorský studijní program: Zoologie
Ph.D. Study program: Zoology

Autoreferát disertační práce
Summary of the Ph.D. Thesis

Pohlavní dvojtvárnost velikosti a související jevy u kopytníků

Sexual size dimorphism and related phenomena in ungulates

Mgr. et Mgr. Jakub Polák

Školitel/Supervisor: doc. RNDr. Daniel Frynta, Ph.D.

Praha, 2014

Publikace zařazené do disertační práce

(**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 = 3,19**

(**II**) **Polák J**, Frynta D. 2010. Patterns of sexual size dimorphism in cattle breeds support Rensch's rule. *Evolutionary Ecology*, 24: 1255–1266. **IF = 2,04**

(**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.*

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 nejdimorfnější 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 podčeledi 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 podčeledi liší sociální organizací, nízkou mírou polygynie i prostředím. Dále jsme potvrdili výrazný pokles SSD související s domestikačním 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 inklusivní 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.

Úvod

Předkládaná dizertační práce se věnuje sexuálnímu dimorfismu velikosti (SSD) u kopytníků, různorodé a druhově velmi početné skupiny savců. Pohlavní dvojtvárnost však není izolovaným morfologickým fenoménem, ale je s ní spojena i řada dalších významných aspektů 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. Samci sexuálně dimorfních druhů jsou matkou častěji a po delší dobu kojeni (Alley et al., 1995; Cassinello, 1996), mají odlišné nároky na kvalitu a množství potravy (Ruckstuhl a Neuhaus, 2002), velikost areálu (O'Brien, 1984), typ habitatu (Villaret et al., 1997) a klimatické podmínky (Bon et al., 2001), jsou obecně náchylnější k predaci či parazitárním onemocněním (Blanckenhorn, 2005) a trpí vyšší mortalitou (Toïgo et al., 1997; Loison et al., 1999; Toïgo a Gaillard, 2003). Konečně jedním z mnoha jevů souvisejících s pohlavní dvojtvárností jsou i rozdílné mateřské investice do potomstva a poměry pohlaví mláďat, na které jsem se zaměřil v závěrečné části dizertačního projektu.

Kopytníci se jeví jako ideální model pro výzkum zmíněných jevů. Jedná se o skupinu s velmi výrazným SSD, jedním z největších mezi savci, na druhou stranu zde najdeme i monomorfní druhy (Glucksmann, 1974; Weckerly, 1998; Lindenfors et al., 2007). Množství tvarově i velikostně diverzifikovaných forem obývá v současné době téměř všechny suchozemské biotopy od pouští až po velehory včetně arktické tundry. Naprostá většina současných velkých herbivorů na Zemi patří právě mezi kopytníky (Nowak, 1999).

Ačkoliv se kopytníci stali častým objektem studií věnovaných SSD, málokdy byla systematická pozornost věnována taxonomicky úzce vymezené skupině fylogeneticky i ekologicky blízce příbuzných forem. Já jsem se zaměřil na dvě specializované, evolučně úspěšné podčeledi turovitých kopytníků, 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 o 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 často překračujících hranici 200 kg (Nowak, 1999).

V obou podčeledích najdeme druhy, které byly jako jedny z prvních zvířat úspěšně domestikovány člověkem, v případě koz k tomu došlo před více než 10 000 lety (Zeder a

Hesse, 2000). V současné době existují po celém světě stovky různorodých plemen, u kterých existuje navzdory blízké genetické příbuznosti ještě větší velikostní variabilita než u jejich divokých předků. Skutečnost, že domestikanti žijí po několik tisíc let v podmínkách vytvořených člověkem, nám dává jedinečnou možnost testovat validitu evolučních hypotéz o vzniku a alometrii SSD, stejně tak jako adaptivní schopnosti samice manipulovat poměrem pohlaví. Dá se totiž předpokládat, že selekční tlaky přírodního i sexuálního výběru jsou v případě domácích druhů oslabené, a proto domestikanti představují vhodnou kontrolní skupinu.

Cíle práce

- stanovit úroveň SSD u divokých i domestikovaných druhů podčeledi *Caprinae* a *Bovinae* a interpretovat rozdíly mezi jednotlivými monofyletickými taxony koz a ovcí pomocí rozdílů v typu habitatu, socialitě a reprodukčním systému
- zrekonstruovat evoluci SSD u podčeledi *Caprinae* a otestovat hypotézu o vlivu sexuální selekce na vznik SSD popsáním jeho změn spojených s domestikací
- otestovat platnost Renschova pravidla u divokých i domestikovaných druhů obou podčeledí
- stanovit průměrný sekundární poměr pohlaví u kozy domácí (*Capra hircus*) a otestovat Trivers-Willardovu hypotézu pomocí analýzy vybraných nezávislých proměnných souvisejících s kvalitou matky jako je věk, sezóna zabřeznutí, velikost vrhu, tělesná hmotnost či sociální dominance

Materiál a metodika

Při studiu SSD u podčeledi *Caprinae* a *Bovinae* jsme využili údajů o tělesné váze samce a samice jednotlivých divokých druhů a poddruhů (N = 37, resp. 18) i domácích plemen koz (N = 169), ovcí (N = 303) a skotu (N = 329) shromážděných z celkem 64 literárních zdrojů. Pro detailnější analýzu jsme u divokých koz a ovcí ještě zaznamenali velikost rohů obou pohlaví, u domácích i divokých turů jsme se vedle hmotnosti zajímali i o výšku v kohoutku. Pro všechna domácí plemena jsme navíc znali jejich geografickou distribuci a primární účel chovu (maso, mléko, kožešina nebo jako tažná zvířata). SSD jsme pak vyjádřili v podobě Lovich-Gibbonsova poměru (i.e., M/F pokud jsou samci větším pohlavím, případně 2 - F/M,

pokud jsou větší samice; M, F – průměrná váha samce a samice; Lovich a Gibbons,1992). Pro testování rozdílů mezi jednotlivými skupinami druhů a domácích plemen a stanovení vlivu kategoriálních proměnných spolu s tělesnou velikostí na SSD jsme podrobili získané hodnoty analýze variance (ANOVA) a kovariance (ANCOVA). Tyto výpočty byly provedeny v programu STATISTICA 6.0 (StatSoft Inc., 2001).

V dalším kroku jsme kompilací z řady molekulárních studií sestrojili fylogenetický strom obou podčeledí. Chybějící informace či rozpory ve fylogenetice jsme vyřešili v souladu s konvenční taxonomií a geografickými vztahy jednotlivých populací. Vzhledem k větší druhové diverzitě *Caprinae* jsme rovněž mohli porovnávat rozdíly mezi jednotlivými větvemi a následně zrekonstruovat evoluční změny SSD a ancestrální stav využitím metody zobecněných nejmenších čtverců (PGLS) (Martins a Hansen, 1997) spočítaných v programu COMPARE 4.6b (Martins, 2004).

Vzhledem k chybám v měření tělesné hmotnosti jsme při testování platnosti Renschova pravidla o alometrickém vztahu mezi velikostí samce a samice z logaritmovaných hodnot spočítali regresní koeficient pomocí metody *Reduced Major Axis* (McArdle, 1988) v programu RMA 1.21 (Bohonak a van der Linde, 2004). Odchylky od isometrie jsme považovali za signifikantní v případě, že 95% konfidenční interval odhadovaného sklonu regresní přímky se nepřekrýval s hodnotou 1. Protože spolu jednotlivé druhy v rámci každé podčeledi sdílejí společnou fylogenezi, není možné považovat mezidruhová data o tělesné váze za nezávislá, a je proto možné, že případný alometrický trend je pouhým důsledkem evoluční příbuznosti (Harvey a Pagel, 1991). Z tohoto důvodu jsme rovněž provedli regresní analýzu zohledňující fylogenezi využitím metody nezávislých kontrastů (Felsenstein, 1995). Ty byly spočítány z logaritmované váhy samce a samice v programu COMPARE 4.6b.

V práci věnující se sekundárním poměrům pohlaví (SSR) jsme díky spolupráci se Svazem chovatelů ovcí a koz měli příležitost analyzovat soubor údajů o 59 335 kůzlatech z celkem 30 633 vrhů. Kromě pohlaví mláďat jsme měli k dispozici data o stáří a identitě obou rodičů, velikosti vrhu, délce březosti, sezóně zabřeznutí, na menším vzorku i o váze matky, plemeni, rohatosti, hodnocení její genetické a fenotypové kvality a farmy, ze které pochází. Pro stanovení případné deviace SSR (vyjádřeného jako poměr samců ve vrhu) od vyrovnaného poměru 1:1 jsme využili g-testu (Sokal a Rohlf, 2012). Vliv stáří rodičů, velikosti vrhu, délky březosti a sezóny zabřeznutí jsme následně v celkovém souboru i separátně pro jednotlivé velikostní kategorie vrhů spočítali metodou zobecněných odhadovacích rovnic (GEE), přičemž jsme do analýzy zahrnuli i identitu matky, abychom tak ošetřili riziko pseudoreplikací vzniklých existencí několika vrhů od stejné samice. Zbylé nezávislé

proměnné jsme pak počítali metodou zobecněných nejmenších čtverců (GLM). Všechny výpočty byly provedeny v statistickém programu R (R development core team 2005).

Výsledky a diskuze

Mapováním SSD na fylogenetický strom podčeledi *Caprinae* se nám podařilo zrekonstruovat ancestrální stav a změny během evolučního vývoje. Předek dnešních koz a ovcí byl charakteristický průměrnou mírou sexuálního dimorfismu a postupně se vyvinul v řadu distinktních linií, které se vzájemně liší ekologií i chováním. Souběžně s tímto procesem docházelo ke změnám v SSD ve směru zvětšování i redukce. Pokles SSD až na hranici monomorfismu nastal v evoluci *Caprinae* hned několikrát, a to především u takina (*Budorcas taxicolor*), společného předka současných goralů a serauů (rod *Capricornis* a *Naemorhedus*) a částečně i u kamzíků (*Rupicapra* spp.). Je pravděpodobné, že tyto změny nastaly po návratu do uzavřenějšího typu habitatu s odlišnou distribucí potravních zdrojů a rozdílným spektrem predátorů, což bylo následováno redukcí ve velikosti sociální skupiny a přechodem k odlišnému reprodukčnímu systému s menší mírou polygynie. Zmíněné druhy totiž obývají spíše zalesněné či křovinaté svahy hor, kde se živí okusováním listí a mladými výhonky, ve srovnání s kozami a ovcemi, které dávají přednost otevřenému vysokohorském terému s porostem různých druhů trav (Schaller, 1977; Nowak, 1999). Jediný známý monogamní druh z této podčeledi, serau malý (*Capricornis crispus*), je teritoriální druh žijící v hustých lesích japonského ostrova Honšú (Kishimoto a Kawamichi, 1996; Kishimoto, 2003), u něhož obě pohlaví dosahují přibližně stejné velikosti. Na druhou stranu došlo oproti ancestrálnímu stavu k nárustu SSD u skupiny divokých koz a ovcí, což mohlo být způsobeno větší agregací do stád a intenzivní samčí kompeticí. Podobné hodnoty SSD pak najdeme i u divokých turů, kde reprodukční úspěch samců rovněž závisí na výsledku vzájemných soubojů. Naše závěry tak zapadají do hypotézy o vlivu prostředí, sociality a reprodukčního systému v evoluci SSD u kopytníků (Jarman, 1974; Pérez-Barbería et al., 2002).

Jedním z nepřímých důkazů podporujících hypotézu o klíčové roli sexuální selekce při vzniku a udržení SSD může být sledování jeho změn spojených s domestikačním procesem. Domácí zvířata žijí již po tisíce generací mimo dosah selekčních sil pohlavního výběru, reprodukce je totiž často plně pod kontrolou člověka. Pokud jsou samci v přírodě vystaveni evolučním tlakům na zvětšující se velikost těla více než samice, protože větší velikost jim zajistí přístup k receptivním samicím (Andersson, 1994; McElligot et al., 2001),

v podmínkách umělého výběru by tyto tlaky měly výrazně polevit. Vzhledem k tomu, že proti sexuální selekci neustále působí tendence k návratu k tělesné velikosti optimální pro daný druh, která je méně náročná na přísun energie (Fairbairn, 1997), mělo by domestikací dojít k poklesu SSD. Přesně to se potvrdilo v případě domácích koz, ovcí i skotu, které jsou podle našich zjištění v průměru signifikantně méně dimorfní, než jejich divocí předci.

Je přitom zajímavé, že SSD je do určité míry plastické, jeho míru ovlivňuje vedle genetických determinant i množství zdrojů dostupných jedinci během ontogeneze. Zvláště samci jsou citliví na nedostatek potravy a pokud dojde v průběhu jejich raného vývoje ke zhoršení podmínek, což může mít klimatické či demografické příčiny, narozdíl od samic nejsou schopni tyto ztráty kompenzovat (Toïgo et al., 1999; LeBlanc et al., 2001). Prostředím chudým na živiny by se dalo vysvětlit naše zjištění, že nejméně pohlavně dimorfní jsou plemena žijící v Africe a jižní Asii, naopak největšího SSD dosahují v Evropě, Rusku a Severní Americe. Alternativní vysvětlení pozorovaných trendů může poskytnout Bergmanovo pravidlo, podle nějž by populace z teplejších oblastí měly dosahovat menších rozměrů, než jejich příbuzní žijící v chladnějším podnebí. Pokud zároveň platí, že SSD roste s tělesnou velikostí (Rensch, 1950, 1959; Fairbairn, 1997), dal by se pozorovaný efekt regionální distribuce na SSD očekávat.

Ve své dizertační práci jsem se zaměřil i na Renschovo pravidlo popisující vztah mezi velikostí těla a SSD, které je někdy považováno za nejrozšířenější alometrický trend a bylo již potvrzeno u řady savců včetně kopytníků (Weckerly, 1998; Lindenfors et al., 2007). Ačkoliv na mezidruhové úrovni byl sklon regresní přímky popisující vztah mezi velikostí samce a samice u divokých koz a ovcí nápadně vzdálený od isometrického sklonu $\beta = 1$, tento výsledek nebyl statisticky významný, pravděpodobně kvůli nízké velikosti souboru. Na základě nezávislých kontrastů se nám však podařilo prokázat, že variance SSD se dá lépe vysvětlit změnami v tělesné velikosti samců než samic, což je v souladu s Renschovým pravidlem, které předpokládá existenci více evolučních omezení růstu těla samic (Fairbairn, 1997), k podobným závěrům dospěli i Davis a Roth (2008). Významnou statistickou podporu jsme pak získali u intraspecifických dat, která jsou s Renschovým pravidlem konzistentní v případě domácích plemen koz, ovcí i skotu. Tyto výsledky mohou být překvapující vzhledem k hypotetickým mikroevolučním procesům vedoucím k alometrii tělesné velikosti. Sexuální selekce je totiž nejvíce akceptovaným vysvětlením pro trend popisovaný Renschovým pravidlem (Lindenfors a Tullberg, 1998; Dale et al., 2007; Lindenfors et al., 2007), a proto by u domácích plemen bylo možné očekávat slabší vztah mezi SSD a velikostí.

Vznik SSD a větší závislost reprodukční úspěšnosti samců na tělesné velikosti následně vytvořily i vyšší nároky na samice v podobě větších mateřských investic do synů, kteří se stali náročnější na odchov. Adaptivní poměr pohlaví související s odlišnou reprodukční hodnotou samců a samic je tak možné interpretovat jako jeden z jevů vyplývajících z přítomnosti SSD. U domácích koz jsme zjistili výrazné vychýlení poměru pohlaví z vyrovnaného poměru 1:1, ve vrzích převažují samci nad samicemi. Vzhledem k větší tělesné váze samců již při narození (Alley et al., 1995) jsou naše výsledky v rozporu s Fisherovou teorií vyrovnané alokaci zdrojů (Fisher, 1930). Tento poznatek je zarážející především s ohledem na styl chovu domácích koz. Mladí samci jsou většinou zabíjení ve věku 3 měsíců, tedy až na konci období mateřské péče, kdy veškeré zdroje byly již investovány. Pokud by samice byly schopné manipulovat poměrem pohlaví, měla by se v těchto podmínkách vyvinout spíše tendence produkovat více dcer, jejichž reprodukční hodnota převáží na hodnotou synů.

Varianci SSR bylo možné vysvětlit pomocí stáří matky a sezóny zabřeznutí, ačkoliv kumulovaný efekt těchto proměnných byl jen nepatrný, okolo 10%. Přitom nejvíce samců se nerodí matkám v nejlepší tělesné kondici, jak by se dalo předpokládat na základě Trivers-Willardovy hypotézy (Trivers a Willard, 1973), ale nejstarším samicím při posledním reprodukčním pokusu. Podobný jev, který byl již dříve pozorován např. u vodušky abok (*Kobus megaceros*) (Bercovitch et al., 2009), se často vysvětluje pomocí hypotézy „terminální investice“. Ta považuje vychýlení SSR ve prospěch synů v posledních letech života za flexibilní life-history strategii. S věkem totiž postupně klesá její reprodukční hodnota, a tak by samice měla vyvinout zvýšené reprodukční úsilí vedoucí k produkci nákladných samců při posledním pokusu o rozmnožení.

Kromě signifikantního vlivu sezóny zabřeznutí, která je často pokládána za ukazatel kvality samice (Bailey, 1991; Alvarez et al., 2003), se nám nepodařilo prokázat efekt dalších proměnných úzce souvisejících s kondicí matky, jako je tělesná hmotnost nebo přítomnost rohů ovliňující dominanci, jež byla dříve u kozy domácí identifikována jako důležitý faktor vysvětlující změny v SSR (Górecki a Kościński, 2003; Tölü et al., 2007). Takové výsledky neodpovídají předpokladům Trivers-Willardovy hypotézy, a proto je pravděpobně třeba hledat alternativní vysvětlení interindividuální variance SSR (James, 1996; Blanchard et al., 2005; Cameron et al., 2008).

Závěry

- U obou podčeledí se v evoluci působením sexuální selekce vyvinul výrazný SSD, kdy samci některých druhů dosahují dvojnásobné velikosti samice.
- Největší SSD se vyvinul u monofyletické větve koz a ovcí, kde je zároveň i největší míra polygynie a o reprodukčním úspěchu samců rozhodují intenzivní souboje.
- Domestikací koz, ovcí a turů došlo k oslabení sil sexuální selekce, což mělo za následek signifikantní pokles SSD.
- V ontogenezi SSD jsou samci více závislí na množství potravních zdrojů. Jejich nedostatek nedokáží kompenzovat tak jako samice, a tím dochází k poklesu SSD, jak se projevilo na příkladu domácích plemen 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.
- 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.
- Varianci SSR je možné vysvětlit pomocí věku matky a sezóny zabřeznutí. Nejvíce investují do synů matky při svém posledním reprodukčním pokusu. Výrazně větší zastoupení samců produkují také 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 není konzistentní s Trivers-Willardovou hypotézou.

Introduction

This Ph.D. thesis is focused on sexual size dimorphism (SSD) in ungulates, a large and diverse group of mammals. However, SSD is not just an isolated morphological phenomenon, but other important aspects of a given species biology are associated with it. Differences in male and female body size result in a wide range of sex specific ecological requirements and life-history characteristics (Isaac, 2005) that affect both sexes in many different areas throughout their life span. Males of sexually dimorphic species suckle more frequently and are weaned later than females (Alley et al., 1995; Cassinello, 1996), have different demands on quality and abundance of food (Ruckstuhl a Neuhaus, 2002), home range size (O'Brien, 1984), habitat type (Villaret et al., 1997), and climatic conditions (Bon et al., 2001), they usually suffer more from parasitic infection and predation (Blanckenhorn, 2005) resulting in higher mortality rate (Toïgo et al., 1997; Loison et al., 1999; Toïgo and Gaillard, 2003). Finally, one of the many factors associated with SSD is sex-specific maternal investment and offspring sex ratio that were studied in the final part of my Ph.D. project.

Ungulates appear to be an ideal model for researching these phenomena. They often exhibit a significant level of SSD, one of the biggest among mammals, although monomorphic species can also be found (Weckerly, 1998; Lindenfors et al., 2007; Glucksmann, 1974). Various forms diversified along the size and shape continuum inhabit almost all types of biotopes from deserts to high mountains and arctic tundra. Moreover, most of the modern herbivores living on Earth belong to ungulates (Nowak, 1999).

Although SSD in ungulates has been repeatedly studied over the last decades, systematic focus was rarely concentrated on a well-defined group of phylogenetically and ecologically related species. I decided to study two specialised and evolutionary successful subfamilies of bovid ungulates, i.e., *Caprinae* and *Bovinae*. Wild goats and sheep form a monophyletic group (Groves and Shields, 1996; Matthee and Davis, 2001; Bininda-Emonds et al., 2007) that has rapidly evolved during the late Tertiary/Quaternary (Ropiquet and Hassanin, 2005). The *Caprinae* is one of the most successful bovid subfamilies, with 35 currently recognized midsized herbivorous species found in mountainous regions across Europe, Asia, Africa, and North America. On the other size, the *Bovinae* are one of the largest species of modern ungulates often exceeding body weight of 200 kg (Nowak, 1999).

Furthermore, various caprines and bovines were among the first animals that have been successfully domesticated by human; in case of goats this happened as early as 10 000 years ago (Zeder and Hesse, 2000). Recently, there are hundreds of different breeds all over the

world that are despite close genetic relationships even more variable in size than their wild ancestors. Having lived for last thousands of generations with men, domestic breeds provide a unique opportunity to test general validity of evolutionary hypotheses explaining the origins and allometry of SSD as well as adaptive adjustments of offspring sex ratio. It can be suggested that due to domestication process they now live under relaxed pressures of sexual and natural selection and thus, domestic breeds can be considered as an appropriate control group in similar analyses.

Aims of the study

- to determine a level of SSD among the wild and domestic caprine and bovine species and interpret potential differences between monophyletic clades of wild goats and sheep in terms of habitat type, social organisation, and reproductive system
- to reconstruct evolution of SSD in *Caprinae* and test the hypothesis of sexual selection leading to sex-specific differences in body size by identifying shifts in SSD associated with domestication
- to test validity of Rensch's rule among wild species and within domestic breeds of both subfamilies
- to determine average offspring sex ratio in domestic goats (*Capra hircus*) and test predictions of the Trivers-Willard hypotheses through analyses of various independent variables reflecting maternal quality, such as maternal age, season of conception, litter size, maternal body weight and social dominance

Material and methods

We have gathered data on male and female body weight in wild caprines and bovines (N = 37 and 18, respectively) as well as domestic breeds of goats (N = 169), sheep (N = 303), and cattle (N = 329) from 64 literature sources. For detailed analysis we have also gathered data on sex-specific horn length in wild goats and sheep and shoulder height in bovines. Moreover, information on regional distribution and breed purpose was available for most of domestic goats, sheep and cattle. SSD was expressed by Lovich & Gibbons ratio (i.e. M/F for male larger species and 2-F/M for female larger species; where M and F are the mean male and female body mass, respectively; Lovich & Gibbons, 1992) and further treated by analysis

of variance (ANOVA)/analysis of covariance (ANCOVA) to test differences among groups of species or breeds (categorical factor) and/or the effect of body size (female body mass as a covariate). These calculations were performed with STATISTICA 6.0 (StatSoft Inc., 2001).

Next, a phylogenetic tree was compiled from recent studies dealing with molecular phylogenies of *Caprinae* and *Bovinae*. When phylogenetic information was missing or equivocal, we resolved the tree in accordance with the conventional taxonomy and/or geographic proximity of the populations. Thanks to higher species diversity of *Caprinae* we were also able to reconstruct evolution of SSD in this group. To visualize evolutionary changes in SSD, we estimated ancestral states from a set of interspecific data using the generalized least squares approach (PGLS) (Martins & Hansen, 1997) calculated in COMPARE, version 4.6b (Martins, 2004).

Natural log-transformed species/breed means were used in the estimation of interspecific/interbreed allometries of male and female body mass. For the regression slope estimations, we employed the reduced major axis (RMA) regression model because it accounts for any error in the independent variable (McArdle, 1988). RMA regression coefficients were computed using RMA 1.21 (Bohonak a van der Linde, 2004). Deviations from the isometric relationship were considered significant if the expected isometric slope (equal to 1 in our case) fell outside the 95% confidence interval of the estimated slope. Because species data are not independent as a result of shared phylogeny among more closely-related taxa (Harvey and Pagel, 1991), we carried out phylogenetically controlled analysis using the independent contrast method (Felsenstein, 1985). The independent contrasts of SSD and log-transformed male and female body mass were computed using COMPARE, version 4.6b (Martins, 2004).

In the study of secondary sex ratio (SSR) that was conducted in cooperation with the Union of Sheep and Goat Breeders, we have analysed data on 59 335 goatlings born in 30 633 litters. Apart from offspring sex we had information on maternal and paternal age, litter size, gestation length and season of conception. On a smaller dataset we could investigate main effects of mother's body weight, breed, hornedness, arbitrary category of maternal genetic and phenotypic quality, and a home farm. First, a g-test that is recently being recommended over a χ-test (Sokal and Rohlf, 2012) was performed to test deviations of the observed SSR from the expected equality 1:1. The main effects of principle variables (maternal and sire's age, litter size, gestation length, and season of conception) in both pooled data and each litter size category separately has been analysed using generalised estimating equation model (GEE) performed in the R statistical package (geepack; R development core

team 2005). In order to avoid pseudo-replications resulting from inclusion of multiple litters of the same female the mother's identity has been incorporated into the model. Finally, we incorporated all the remaining explanatory variables into main effects GLMs computed for pooled litter size categories data.

Results and discussion

Mapping SSD onto phylogenetic tree of *Caprinae* revealed a trait of evolutionary changes and helped to reconstruct the original state. The ancestor of modern goats and sheep demonstrated medium SSD and progressively developed into distinct lineages differing in ecology and behaviour. Following this process SSD shifted in both directions as we could identify a few evolutionary events of its increase and decrease. During evolution of various caprine species SSD declined on several instances to nearly a monomorphic state, especially in the takin (*Budorcas taxicolor*), a common ancestor of non-European chamois (g. *Capricornis* a *Naemorhedus*) and partly in the European chamois (*Rupicapra* spp.). These changes might have resulted from a return to closer habitats with different food distribution and predation risks. Subsequently, a decline in group size and a switch to a less polygynous mating system was likely to follow. It is noteworthy that the less dimorphic species mentioned above live on forested or shrubby mountain slopes where they forage on leafs and young sprouts, compared to true wild goats and sheep that prefer a steep rocky terrain or open grassland and meadows in high altitudes (Schaller, 1977; Nowak, 1999). The only known monomorphic species of *Caprinae* is the Japanese serow (*Capricornis crispus*), a territorial ungulate living in dense woodland of Honshu (Kishimoto and Kawamichi, 1996; Ochiai and Susaki, 2002) in which both sexes attain similar body size.

On the other side, SSD has increased from the ancestral state in wild goats and sheep that could be explained by forming bigger herds and demonstrating more intensive male-male competition. Similar results have been obtained among wild bovines where male reproductive success depends on the outcome of male intrasexual combats. Our findings support the hypothesis that a type of habitat, sociality, and reproductive system has played a major role in the evolution of ungulate SSD (Jarman, 1974; Pérez-Barbería et al., 2002).

Changes of SSD resulting from a domestication process could provide an indirect support for the hypothesis of sexual selection as one of the main factors leading to SSD. Domestic animals have lived for thousands of generations out of sexual selection pressures as their

reproduction has been significantly under man's control. If males in natural conditions compared to females are subjected to stronger evolutionary forces favouring increasing body size due to its association with reproductive success (Andersson, 1994; McElligot et al., 2001), it can be suggested that these pressures should be relaxed due to herd management of husbandry system. As natural selection constantly acts on body size in a direction that is opposite to sexual selection trying to bring it back to optimal, less costly size (Fairbairn, 1997), it can be expected that domestication has led to decline in SSD. These predictions were fully supported by our findings of SSD on intraspecific level among domestic goats, sheep, and cattle breeds that are significantly less dimorphic than their wild relatives.

Interestingly, SSD shows a degree of plasticity not being determined by genetic factors only, but its development depends on resources availability during ontogenesis. Males are more sensitive to food shortage during early life stages, which can be caused by climatic and/or demographic changes, and compared to females are not able to compensate for previous slower growth once food becomes abundant again (Toïgo et al., 1999; LeBlanc et al., 2001). As we found out, domestic breeds living in Africa and South Asia have the lowest SSD compared to European, Russian or North American breeds. It can be hypothesised that in regions with food scarcity SSD cannot fully develop. An alternative explanation can be found in Bergman's rule which predicts smaller body size among populations living in hot climates. As SSD tends to positively correlate with body size (Rensch, 1950, 1959; Fairbairn, 1997) (see below), it is probably not very surprising that smaller species living in hotter regions exhibit lower SSD.

In my Ph.D. thesis I have also focused on validity of Rensch's rule that describes allometric relationship between SSD and body size and is sometimes considered as one of the most common allometric patterns (Fairbairn, 1997). It has been repeatedly supported by studies on numerous mammal species including ungulates (Weckerly, 1998; Lindenfors et al., 2007). Although the regression coefficient of relationship between male and female body size of wild caprines was bigger than isometric slope $\beta = 1$, it was not statistically significant likely due to small sample size. However, it is the correlation of independent contrasts in SSD and body mass of males (and not females) that tends to reach statistical significance. Therefore, it appears that variance in SSD could be explained by changes in body size of males more than females, which would provide further support for Rensch's rule which is similar to results reported by Davis a Roth (2008). Moreover, intraspecific data clearly support Rensch's rule in domestic goat, sheep, and cattle. These findings are rather surprising given the hypothetical microevolutionary processes leading to body size allometry. Similarly

to SSD evolution, sexual selection forces are among the most accepted explanations of allometric patterns described by Rensch's rule (Lindenfors a Tullberg, 1998; Dale et al., 2007; Lindenfors et al., 2007). Therefore, weaker relationship between SSD and body size should be expected in domestic breeds.

The origin of SSD and male's rather than female's reproductive success being more dependent on body size created higher demands on female ungulates in terms of bigger maternal investment into sons that started to be more costly once a species became dimorphic. Thus, adaptive secondary sex ratio (SSR) associated with different reproductive value of both sexes can be interpreted as one of the phenomena resulting from emergence of SSD. We found that domestic goats delivered litters with significantly higher proportion of males that significantly deviated from the balanced ratio 1:1. Given higher birth weight of male kids (Alley et al., 1995) our findings are in contradiction with assumptions of Fisher's equal allocation theory (Fisher, 1930). The higher SSR cannot be considered as a result of artificial selection pressures as male kids are usually slaughtered at the age of 3 to 4 months when all maternal resources have already been invested. If females could adaptively manipulate SSR, we would rather expect higher production of daughters with higher reproductive value than their brothers' one.

Variation of SSR was explained by a mother's age and season of conception, although cumulative effect of these variables was only fractional, around 10%. Interestingly, the highest proportion of males was not delivered by females in the best condition as Trivers-Willard's theory would expect (Trivers and Willard, 1973), but by mothers of the oldest age-class during their final reproductive attempt. Such a result that has been previously reported in other ungulates, e.g., the Nile lechwe (*Kobus megaceros*) (Bercovitch et al., 2009), can be explained by the terminal investment hypothesis. According to that, deviations in SSR in favour of sons among the oldest females are considered to be a flexible life-history strategy. As females grow old, their reproductive value declines, and thus, reproductive effort should increase. Mothers who reproduce for the last time in their life should invest maximum of resources into costly sons because they will not get any other chance.

Apart from the significant effect of conception season that is often believed to be associated with a female's condition (Bailey, 1991; Alvarez et al., 2003) we failed to prove that other variables linked to maternal quality such as body weight or presence of horns would explain sex ratio variation, contrary to previous studies that have reported higher proportion of sons in litters of horned dominant females (Górecki a Kościński, 2003; Tölü et al., 2007). Therefore, our results do not support the Trivers-Willard hypothesis and we

suggest that alternative explanations of offspring sex ratio variance should be considered (James, 1996; Blanchard et al., 2004; Cameron et al., 2008).

Conclusions

- Both *Caprinae* and *Bovinae* show marked SSD that has evolved through sexual selection pressures. Males of some species can grow twice as large as females.
- The biggest SSD can be found in monophyletic clades of goats and sheep that at the same time experience the highest degree of polygyny with male reproductive success being decided in intensive male-male combats.
- Domestication process of the caprines and bovines resulted in relaxed sexual selection pressures that in turn led to decrease in SSD.
- Males of sexually dimorphic species are more constrained by food availability during their ontogenetic development. If resources are scarce males suffer from slower growth and consequently, SSD declines. This was supported by our data from domestic breeds living in Africa and South Asia region demonstrating the lowest SSD.
- Allometric relationship between male and female body size has been found among domestic caprines and bovines. Thus, Rensch's rule has been validated on the intraspecific level.
- Although SSD pattern in wild goats and sheep follows Rensch's rule as well, these results are not significant due to small sample size.
- Offspring sex ratio in domestic goats is skewed in favour of males, however, further analyses revealed that SSR in any given litter size category fits binomial distribution.
- Sex ratio variation can be partly explained by the mother's age and season of conception. In their final reproductive attempt females invest the most of resources into production of sons. Higher proportion of males in litters was also found among females that were in a good body condition to ovulate during the main rutting season.
- We were unsuccessful when analysing main effects of sire's age, litter size, gestation length, mother's body weight, her genetic quality category, breed, and hornedness. Thus, the Trivers-Willard hypothesis has not been supported.

Použitá literatura/References

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.

Andersson M. 1994. *Sexual selection.* Princeton, NJ: Princeton University Press.

Bailey JA. 1991. Reproductive success in female mountain goats. *Canadian Journal of Zoology*, 69: 2965-2961.

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.

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.

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.

Blanckenhorn WU. 2005. Behavioral causes and consequences of sexual size dimorphism. *Ethology*, 111: 977-1916.

Bohonak AJ, van der Linde K. 2004. RMA software for reduced major axis regression for Java Version 1.21.
Available at: http://www.kimvdlinde.com/professional/programming/statistics.html

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, Bennett NC. 2008. Experimental alteration of litter sex ratios in a mammal. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 275: 323-327.

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.

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 B*, 274: 2971-2979.

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.

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.

Felsenstein J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist*, 125: 1-15.

Fisher RA. 1930. *The genetical theory of natural selection.* Oxford, UK: Clarendon Press.

Glucksmann A. 1974. Sexual dimorphism in mammals. *Biological Reviews*, 49: 423–475.

Górecki MT, Kościński K. 2003. Offspring sex ratio in domestic goat (*Capra hircus*). *Archives of Animal Breeding*, 46: 277-284.

Groves P, Shields GF. 1996. Phylogenetics of the *Caprinae* based on cytochrome b sequence. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 5: 467-476.

Harvey PH, Pagel MD. 1991. *The comparative method in evolutionary biology.* New York, NY: Oxford University Press.

Isaac JL. 2005. Potential causes and life-history consequences of sexual size dimorphism in mammals. *Mammal Review*, 35: 101-115.

James WH. 1996. Evidence that mammalian sex ratios at birth are partially controlled by parental hormone levels at the time of conception. *Journal of Theoretical Biology*, 180: 271-286.

Jarman PJ. 1974. The social organisation of antelope in relation to their ecology. *Behaviour*, 48: 215-267.

Kishimoto R. 2003. Social monogamy and social polygyny in a solitary ungulate, the Japanese serow (*Capricornis crispus*). In: Reichard UH, Boesch C, eds. *Monogamy: mating strategies and partnerships in birds, humans and other mammals.* Cambridge: Cambridge University Press,147-158.

Kishimoto R, Kawamichi T. 1996. Territoriality and monogamous pairs in a solitary ungulate, the Japanese serow, *Capricornis crispus*. *Animal Behaviour*, 52: 673-682.

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 W, eds. *Sex, size and gender roles*. New York, NY: Oxford University Press, 16-26.

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.

Loison A, Festa-Bianchet M, Gaillard JM, Jorgenson JT, Jullien JM. 1999. Age-specific survival in five populations of ungulates: evidence of senescence. *Ecology*, 80: 2539-2554.

Lovich JE, Gibbons JW. 1992. A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism. *Growth Development and Aging*, 56: 269-281.

Martins EP. 2004. COMPARE, Version 4.6b. Available at: http://compare.bio.indiana.edu

Martins EP, Hansen TF. 1997. Phylogenies and the comparative method: a general approach to incorporating phylogenetic information into analysis of interspecific data. *American Naturalist*, 149: 646-667.

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.

McArdle BH. 1988. The structural relationship: regression in biology. *Canadian Journal of Zoology*, 66: 2329-2339.

McElligott AG, Gammel MP, Harty HC, Paini 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.

Nowak RM. 1999. *Walker's mammals of the world, 6th edition Volume 2*. Baltimore: The John Hopkins University Press.

O'Brien PH. 1984. Feral goat home range: influence of social class and environmental variables. *Applied Animal Behaviour Science*, 12: 373-385.

Pérez-Barbería FJ, Gordon IJ, Pagel M. 2002. The origins of sexual dimorphism in body size in ungulates. *Evolution*, 56: 1276-1285.

R Development Core Team. 2005. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Available at: www.r-project.org

Rensch B. 1950. Die Abhangigkeit der relativen Sexualdifferenz von der Korpergrosse. *Bonner Zoologische Beiträge*, 1: 58-69.

Rensch B. 1959. *Evolution above the species level.* London: Methuen and Co. Ltd.

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, Neuhaus P. 2002. Sexual segregation in ungulates: a comparative test of three hypotheses. *Biological Review*, 77: 77-96.

Schaller GB. 1977. *Mountain monarchs: wild sheep and goats of the Himalaya.* Chicago, IL: University of Chicago Press.

Sokal RR, Rohlf FJ. 2012. *Biometry.* New York, NY: W. H. Freeman.

StatSoft Inc. 2001. STATISTICA, Version 6.0. Available at: http://www.statsoft.com

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.

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.

Tölü 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.

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.

Weckerly FW. 1998. Sexual-size dimorphism: influence of mass and mating systems in the most dimorphic mammals. *Journal of Mammalogy*, 79: 33–52.

Zeder MA, Hesse B. 2000. The initial domestication of goats (*Capra hircus*) in the Zagros Mountain 10,000 years ago. *Science*, 287: 2254-2257.

Životopis/Curriculum vitae

Narozen/Born: 27. března 1982, Praha 4, Česká republika
27th March 1982, Prague 4, Czech Republic

Vzdělání/Education:

10/2005 – nyní/present
Postgraduální studium, studijní program Zoologie
Katedra zoologie, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Karlova
Ph.D. study in Zoology
Department of Zoology, Faculty of Science, Charles University

10/2003 – 09/2010
Magisterské studium Psychologie
Katedra psychologie, Filozofická fakulta, Univerzita Karlova
Master's degree in Psychology
Department of Psychology, Faculty of Arts, Charles University

10/2000 – 09/2005
Magisterské studium Biologie
Katedra zoologie, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Karlova
Master's degree in Biology
Department of Zoology, Faculty of Science, Charles University

Zaměstnání/Work experience:

09/2013 – nyní/present
Asistent Psycholog/Assistant Psychologist
Birmingham and Solihull Mental Health NHS Trust,
Birmingham, UK

04/2012 – 09/2013
Asistent lidem s poraněním mozku/Brain Injury Support Worker
Sweet Tree Home Care Services, London, UK

10/2012 – 03/2013
Asistent Forenzní Psycholog/Assistant Forensic Psychologist
University of Kent, Canterbury, UK

07/2011 – 02/2012
Psycholog/Psychologist
Věznice Drahonice/Drahonice Prison, Podbořany, CZ

05/2011 – 02/2012
Psycholog/Psychologist
Olivova dětská léčebna/Oliva's Children's Clinic, Řičany, CZ

Pedagogická činnost/Teaching experience

10/2005 – 09/2010
Podíl na výuce praktik Zoologie obratlovců a Etologie a sociobiologie, přednášky Etologie kopytníků (Základy etologie) a Sociobiologie horských kopytníků (Sociobiologie a

	behaviorální ekologie) na katedře zoologie Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy v Praze Participation on practical classes in Vertebrate Zoology and Ethology and sociobiology, lectures on Ethology of ungulates and Sociobiology of mountain ungulates at Department of Zoology, Faculty of Science, Charles Unviersity in Prague
10/2007 – 09/2011	Oponentura bakalářských prací, konzultant diplomové práce na katedře zoologie Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy v Praze External evaluation of bachelor's theses and consulting a diploma thesis at Department of Zoology, Faculty of Science, Charles Unviersity in Prague

Mezinárodní zkušenosti/International experience:

10/2006	Třítýdenní expedice na Kubu Three-week-long expedition to Cuba

Další vědecké aktivity/Other scientific activities

10/2008 – nyní/present	Review manuskriptů /Reviewing manuscripts: Oikos, Evolutionary Ecology, Insect Journal, Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research

Publikace v recenzovaných časopisech s IF/Publications in peer reviewed international journals:

Polák J, Frynta D. 2010. Patterns of sexual size dimorphism in cattle breeds support Rensch's rule. *Evolutionary Ecology*, 24: 1255–1266. **IF = 2,04**

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 = 3,19**

Publikace v recenzním řízení/Publications under review:

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.*

Publikace v časopisech bez IF/Other papers:

Polák J. 2007. Matka a dítě ve sporu [Mother and child in conflict]. *Psychologie Dnes*, 13: 30-33.

Vybrané konferenční příspěvky/ Selected conference presentations:

Polák J, Frynta D. 2009. Sexual size dimorphism in domestic goats, sheep, and their wild relatives. *5th World Conference on Mountain Ungulates, 10 – 14th November, Granada, Spain.*

Polák J, Frynta D. 2008. Secondary sex ratio and maternal investment in domestic goats. *9th International Conference on Goats, 31st August – 4th September, Querétaro, Mexico.*

Polák J, Frynta D. 2008**.** Sexuální dimorfismus u koz a ovcí: Renschovo pravidlo. *Zoologické dny, 14 – 15th February, České Budějovice, Česká republika.*

Polák J, Frynta D. 2006. Poměr pohlaví mláďat a selektivní prenatální investice u *Capra hircus*. *Zoologické dny, 9 – 10th February, Brno, Česká republika.*