

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Adéla Boušková

Sociální vztahy ve ferálních populacích
kopytníků v závislosti na podmínkách prostředí

Social relationship in feral population
of ungulates with accent on environmental conditions

Bakalářská práce

Školitelka: Mgr. Martina Komárková, Ph.D.

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

Praha, 2016

Prohlášení:

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

V Praze, 30. 4. 2016

.....

Podpis

Poděkování:

Ráda bych poděkovala svým rodičům za podporu při studiu, dále doc. RNDr. Danielu Fryntovi, Ph.D. za pomoc při výběru okruhu bakalářské práce, a především své školitelce Mgr. Martině Komárkové, Ph.D. za pomoc při výběru tématu bakalářské práce, užitečné rady a možnosti práce v terénu.

Věnování:

Tuto bakalářskou práci bych chtěla věnovat svému dědečkovi a babičce, kteří mě během studia duševně i finančně podporovali a kladli velký důraz na vzdělání a morální hodnoty.

Abstrakt

Adaptace zdivočelých kopytníků na podmínky života ve volné přírodě je podstatným tématem, ať už z hlediska jejich výskytu mimo původní areál rozšíření, nebo vlivu tohoto nepůvodního prostředí na jejich chování. Cílem mé práce je odpovědět na stanovené hypotézy týkající se sociálních vztahů v přírodě žijících kopytníků v porovnání s jedinci žijícími v zajetí a jejich vztahu k prostředí. Práce blíže zkoumá význam a míru interindividuálních interakcí (hierarchie, agresivity a přátelského chování), a porovnává toto chování u jedinců ferálních oproti jedincům chovaným v zajetí. Mezi hlavní výsledky řadím zjištění, že u domácích populací dochází k zamezení obvyklé sociální organizace, což se může projevit výrazným omezením v utváření určitého typu sociálního uskupení u jedinců ferálních – creches u ferálních koz. V případě behaviorálních adaptací na prostředí bylo patrné zvýšení efektivity rozmnožování u jedinců domácích, které přetrvávalo i u jedinců ferálních. U poměru pohlaví nebyla nalezena žádná souvislost mezi preferovaným pohlavím v závislosti na životě v zajetí či přírodě. Co se týče interindividuálních interakcí, došla jsem k závěru, že agresivita a přátelské chování mají vyšší frekvenci výskytu u jedinců držených v zajetí oproti jedincům ferálním. Do budoucna by bylo zajímavé zabývat se blíže adaptacemi ferálních jedinců, které získali důsledkem domestikace, a kterými se liší od divokých.

Klíčová slova: kůň domácí, osel domácí, prase domácí, tur domácí, sociální chování, ferální, prostředí

Abstract

The adaptation of feral ungulates to the environmental conditions is important topic nowadays, not only because they often feralise out of their original home-range, but also from the behavioural point of view. The aim of my work is to answer several hypotheses, covering the differences in social relationship of ungulates in the wild and domestic conditions and their connections to the environment. The thesis describes the frequency and intensity of interindividual interactions (hierarchy, aggression and friendly behaviour) and compares this behaviour between feral and domestic animals. As a main result may be mentioned the fact that social structure of feral individuals is modified as a consequence of restrictions of social behaviour in the domestic conditions (creches in feral goats). The enhanced fertility, which resulted from the long lasting artificial selection process in the breeds, brought also increased fertility in the feral conditions. The sex ratio at birth was found not related to the feral state or captivity. I suggest that aggressive and friendly interactions are more common in the domestic, not in feral environment. Future research should be focused more thoroughly on the behavioural adaptations of feral animals.

Key words: domestic horse, domestic ass, domestic pig, domestic cattle, social behaviour, feral, environment

Obsah

1. Úvod	1
2. Domestikace a feralizace kopytníků	2
2.1 Proces domestikace	2
2.2 Proces feralizace	2
2.3 Rozmístění ferálních populací ve světě	3
3. Rozdíly v sociálním systému v přírodě/ v zajetí žijících kopytníků	4
4. Behaviorální adaptace na prostředí	7
4.1 Sociální vztahy v závislosti na prostředí	7
4.2 Reprodukce v závislosti na prostředí	9
4.3 Poměr pohlaví v závislosti na prostředí	13
5. Vliv ferálních kopytníků na prostředí – degradace areálu a umělá regulace	14
6. Chování ve ferálních populacích	18
6.1 Hierarchie	18
6.2 Agresivita	20
6.3 Přátelské chování	23
7. Závěr	25
8. Seznam použité literatury	26
9. Přílohy	

1. Úvod

Tato bakalářská práce je koncipována jako literární review zaměřené na sociální vztahy ve ferálních („zdivočelých“) populacích kopytníků a jejich plasticitu ovlivněnou podmínkami prostředí, ve kterém se nacházejí. Záměrně jsem se soustředila pouze na „intenzivně“ chovaná zvířata, konkrétně na koně domácího (*Equus caballus*) a osla domácího (*Equus asinus*) (Equidae), prase domácí (*Sus domesticus*) (Suidae), tura domácího (*Bos taurus*, *Bos indicus*), kozu domácí (*Capra hircus*) a ovci domácí (*Ovis aries*) (Bovidae) (Clutton-Brock, 1999), a vzhledem k omezené šíři práce jsem pominula další kopytníky, kteří by do ní mohli být zahrnuti, jako jsou například velbloud, lama či sob.

Adaptace zdivočelých kopytníků na podmínky života ve volné přírodě je podstatným tématem, ať už z hlediska jejich výskytu mimo původní areál rozšíření (na jiných kontinentech či dokonce na izolovaných ostrovech), kde ovlivňují místní faunu i flóru (Hamann, 1979; Van Vuren, 1992; Micol & Jouventin, 1995; Cushman et al., 2004; Carrion et al., 2007; Ostermann-Kelm et al., 2009), tak třeba i z hlediska vlivu tohoto nepůvodního prostředí na jejich chování (adaptabilitu) či fyziologické a morfologické vlastnosti (Rubenstein, 1981; Moehlman, 1998c; Hampson et al., 2013a; Hampson et al., 2013b). S tím souvisí i současná snaha o navrácení zdivočelých kopytníků do prostředí, ze kterého vymizeli, a pozorování vlivu této reintrodukce na místní krajinu (shrnuto v Seddon et al., 2014; Lorimer et al., 2015).

Právě podílení se na projektu zabývajícím se reintrodukcí koní do české krajiny, konkrétně exmoorských poníků, mě přivedlo na myšlenku využít svého zájmu i pro účely bakalářské práce. Cílem této práce je zjistit, zda se zvířata prošla procesem domestikace a často přesunutá do nepůvodního prostředí chovají stejně jako jejich divocí předci či nikoliv – tedy bylo nutné zjistit, odkud původně domestikované formy pocházejí, jak se staly opět divokými a kde se tak stalo, a poté se zaměřit na sociální chování a jeho možné změny. Popisuji, jak vypadá sociální organizace divokých druhů a jak společensky žijí zvířata domácí, aby bylo patrné, čím si zdivočelé populace prošly a jak mohly být ovlivněny.

Zároveň jsem si stanovila dílčí hypotézy, které jsem chtěla pomocí dostupné literatury objasnit. Především mě zajímalo, zda domestikace ovlivnila reprodukci a behaviorální plasticitu ferálních populací. Porovnávala jsem tedy sociální organizaci, natalitu, mortalitu a poměr pohlaví mezi ferálními a v lidské péči žijícími zvířaty. Stejně tak agresivní a přátelské chování, jakožto projevy snadno zaznamatelné a v literatuře často zmiňované.

2. Domestikace a feralizace kopytníků

Domestikace sama o sobě je obsáhlým tématem, jemuž se věnuje řada studií, avšak stále není přesně jasné, které druhy byly předky dnešních domestikantů a ze kterých lokalit pocházely. Proto zmíním jen v základním rozsahu místa a data domestikace jednotlivých druhů a pojmy s danou problematikou spojené, se záměrem vytvoření představy o tom, jakým vývojem museli jedinci projít, než se navrátili do volné přírody a stali se ferálními.

2.1 Proces domestikace

Domestikace je viděna jako proces jak kulturní, tak i biologický (shrnutí v Clutton-Brock, 2014). Domestikovaná zvířata jsou zvířaty, která jsou vyjmuta ze svého přirozeného prostředí, a která se vyznačují rozmnožováním probíhajícím pod lidskou kontrolou, poskytováním určitého pro člověka užitečného produktu či služby, krotkostí, selekcí mimo svou divokou formu a životem v područí člověka, co se jejich sociální organizace a přísunu potravy týče (shrnutí v Gentry et al., 2004; shrnutí v Clutton-Brock, 2014).

K domestikaci divokého koně (*Equus ferus*) došlo ve stepní oblasti na území dnešní Ukrajiny a Kazachstánu zhruba před 5 500 lety (Ludwig et al., 2009; Warmuth et al., 2012). U divokého osla (*Equus africanus africanus*, *Equus africanus somaliensis*) došlo s největší pravděpodobností ke dvěma nezávislým domestikacím v severovýchodní Africe přibližně před 5 000 lety (Beja-Pereira et al., 2004; Kimura et al., 2011). K domestikaci divokého prasete (*Sus scrofa*) došlo zhruba před 9 000 lety, divokého tura (*Bos primigenius*, *Bos namadicus*) před 8 000 – 10 000 lety, divoké kozy (*Capra aegagrus*) a ovce (*Ovis orientalis*) před 9 000 – 10 000 lety na území Blízkého východu (Loftus et al., 1994; MacHugh et al., 1997; Giuffra et al., 2000; Zeder & Hesse, 2000; Gentry et al., 2004; Dwyer, 2009). S výjimkou osla se tedy jedná veskrze o druhy euroasijské, které se však s člověkem rozšířily do celého světa, jak bude patrné z následujících kapitol.

2.2 Proces feralizace

Pojmy feralizace a ferální, používané v anglicky psané literatuře (a zvolené v této práci jako klíčová slova), se vyznačují velkou variabilitou svého užití. Od prostého označení zvířete, žijícího divoce (stále), po zvíře zdivočelé (tedy původně domestikované), které ovšem podstupuje další kategorizaci – nepodléhající kontrole reprodukce ze strany člověka, nevyskytující se v lidské péči, či nevlastněné (shrnutí v Daniels & Bekoff, 1989). Z populačního hlediska je pak feralizace opakem domestikace, jak zmiňoval již Darwin (Darwin, 1868). Méně častý, individuální přístup, vidí ferální zvíře jako jedince, který se desocializoval od člověka nebo dokonce nikdy socializaci zapříčiněním

člověka nepodlehl, a nyní se chová jako divoký – tedy jediným poznávacím znamením je právě konkrétní projev chování (například ztráta krotkosti) (Daniels & Bekoff, 1989). Vzhledem k tomu, že ferální populace nelze od domácích odlišit geneticky (přinejmenším v současném časovém měřítku), kritéria pro označení „feral“ se stále vyvíjejí a škála, se kterou je označení použito v literatuře je široká, často nerespektující zmíněné definice (Holechek et al., 1987).

V souvislosti s feralizací se v posledních letech velmi rozšířil tzv. rewilding, tedy řízená feralizace kopytníků v prostředí, kde vyhynuli nebo byli vyhubeni. Cílem jejich reintrodukce na dané lokality může být snaha o záchranu místní flóry, která je závislá na jejich přítomnosti (shrnuje Seddon et al., 2014; Lorimer et al., 2015). Tímto způsobem dochází k úspěšnému navrácení původních druhů vegetace například v Holandsku či Belgii, kde jsou k tomuto účelu využívána primitivní plemena koní (Konik) a turů (Scottish Highland či Heck) (Cosyns et al., 2001; Gamborg et al., 2010).

2.3 Rozmístění ferálních populací ve světě

Rozmístění ferálních populací zkoumaných druhů je velmi diverzifikované, vyskytují se téměř po celém světě. Proto jsem informace o jejich výskytu a velikosti populace rozdělila dle kontinentů a konkrétních lokalit. Všechny tyto údaje jsem pro přehlednost zanesla do tabulky 1 (viz příloha 1). Nutno dodat, že výskyt populací ferálních kopytníků je výrazně rozsáhlejší než ukazují, avšak vzhledem k zaměření mé práce jsem si nekladla za cíl zmapovat všechny světové populace, ale pouze ty, o nichž jsou známa také behaviorální data (především týkající se sociální organizace a prostředí). Tabulka tedy může sloužit jako užitečný startovní bod pro další výzkum v tomto směru.

Literatura popisující, jak se z domácích zvířat stala ferální, se soustřeďuje především na americký a australský kontinent a překvapivě chybí v dalších částech světa, pravděpodobně z důvodu absence přemnožování ferálních populací, a tudíž bezproblémovosti jejich existence na daných lokalitách, případně z důvodu odlehlosti lokalit a s tím souvisejícím ztížením výzkumu. U koní v USA, Kanadě a Austrálii docházelo k feralizaci v 18. století díky jejich častým útěkům od bílých osadníků a indiánů, či jejich vypuštění ze zajetí, kde byli chováni jako levná pracovní síla (McKnight, 1959; Kampmann et al., 2013). O dalších druzích existují jen sporadické zmínky, převážně týkající se jejich výskytu na ostrovech. Oslí zdivočeli například na Srí Lance, ostrovech Galapážského soustroví a dalších, a to na počátku 19. století (Rudman, 1998; Santiapillai et al., 1999; Cruz et al., 2005; Carrion et al., 2007). Divoká prasata feralizovala na Havaji a ostrovech kolem Nového Zélandu, podobně jako kozy a ovce, původně dovezené Jamesem Cookem (Challies, 1975; Baker, 1979; Van Vuren, 1992). Na konci 19. století byli ovce, skot i kozy dovezeni na francouzský ostrov Amsterdam, ležící v Indickém

oceánu, jako zdroj potravy, tedy za stejným účelem jako druhy zmíněné výše (Micol & Jouventin, 1995).

Tyto ostrovy jsou charakteristické svou izolovaností, a s tím často spojenou absencí predace a konkurence. V případě USA, Kanady a Austrálie je výskyt ferálních populací situován obvykle do nevyužívaných oblastí (využití volné niky) či do oblastí, ve kterých se vyskytují druhy zvířat, které nemohou konkurovat velkým herbivorům svou velikostí (vačnatci v Austrálii), či svou početností v případě kopytníků menších (endemité na ostrovech), což vede k přemnožení kopytníků v dané oblasti a následné eradikaci ze strany člověka.

3. Rozdíly v sociálním systému v přírodě/ v zajetí žijících kopytníků

Sociální uspořádání zkoumaných druhů kopytníků je značně odlišné, od harémů s pevnými vazbami po krátkodobé formace matek s mláďaty (shrnuto v Klingel, 1974; Graves, 1984; O'Brien, 1984; Daycard, 1990; Lazo, 1994; Fisher & Matthews, 2001; Mapston, 2007). Spojujícím je pro ně naopak fakt, že v intenzivních podmínkách chovu mohou jen zřídka uplatnit přirozené sociální chování (French, 1998; McDonnell, 1998; Fisher & Matthews, 2001; Haskell et al., 2006; Kváč et al., 2006; Fernández et al., 2007; Mills & Clarke, 2007; Telezhenko et al., 2007; Andersen et al., 2008; Canisso et al., 2009; Samarakone & Gonyou, 2009; Mills & Nankervis, 2013). Pakliže ale mají dostatečný prostor a čas na vytvoření sociálních vazeb, lze pozorovat vzorce chování známé z přírody (Van Dierendonck et al., 1994; Sigurjónsdóttir et al., 2003).

U koňovitých jsou rozlišovány dva typy sociálního uspořádání ve stádě. První typ je harémový a je rozeznáván u koní. Rodinná skupina se skládá z jednoho hřebce a jedné až více klisen i s jejich hříbaty. Nadbyteční hřebci si vytvářejí mládenecké skupiny. Toto sociální uspořádání je neteritoriální a skupiny se pohybují volně na území svého domovského okrsku, který je sdílen s jedinci téhož druhu a jehož velikost závisí na ekologických podmínkách dané oblasti. Druhý typ sociálního uspořádání je teritoriální a vyskytuje se u oslů. Jedinci žijí buď soliterně (u soliterně žijících hřebců se jejich teritorialita projevuje v případě, že je poblíž hranice jejich teritoria samice v říji), nebo se shlukují do samčích či samičích skupin, skupin matek s hříbaty, nebo se vyskytují ve smíšených stádech. Složení těchto skupin je na rozdíl od harémového uspořádání variabilní, trvalé vazby se vyskytují jen mezi klisnami a jejich hříbaty (shrnuto v Klingel, 1974). U koní žijících v chovech samozřejmě nelze očekávat rozvinutí sociálních vazeb v plné šíři, neboť často chybí buď jen možnost pobývat ve skupině s dalšími jednotlivci. Pro úplnost zde zmíním možné způsoby ustájení. Boxové ustájení (kůň se může volně pohybovat po boxu), vazné (kůň je uvázan a může jen stát či ležet), stodolní ustájení (koně jsou ustájeni dohromady a mohou se volně pohybovat) a pastevní ustájení (kůň/koně jsou ve výběhu

a mají k dispozici přístřešek) (Mills & Clarke, 2007). V těchto podmínkách jsou koně izolováni od ostatních jedinců či rozřazováni do skupin podle pohlaví, hřebci jsou obvykle drženi izolovaně po celý život s výjimkou připouštění (Mills & Clarke, 2007). To vše vede k nemožnosti dosáhnout klasického sociálního uspořádání koní, které se projevuje například vyšší agresivitou zvířat či stereotypním chováním, jež se v přírodě nevyskytuje (Mills & Clarke, 2007; Mills & Nankervis, 2013). Osli chovaní v zajetí jsou nejčastěji drženi ve výbězích, do kterých mohou být rozřazováni na základě podobného věku a pohlaví, či na pastvinách, kde jsou jim volně umožněny interindividuální interakce (French, 1998; McDonnell, 1998; Canisso et al., 2009), což stejně jako u koní zamezuje jejich klasické sociální organizaci.

Divoce žijící prasata se pohybují na území svého domovského okrsku. Nukleární skupina se skládá z jedné či více prasnic a jejich selat. Ostatní jedinci mohou být volně asociováni s touto skupinou a vytvářet skupiny tvořené mladými samicemi, či skupiny mládenecké složené z mladých samců (Graves, 1984; Mapston, 2007). Dospělí divočáci žijí soliterně, ale během období říje vytvářejí vazby se samicemi. Mladá, nedávno odstavená prasata se shlukují a vytvářejí sourozenecké skupiny (Graves, 1984). U prasat držných v zajetí je uspořádání skupin zcela odlišné. Prasata držena v zajetí jsou obvykle rozdělována do skupin na základě podobného věku, pohlaví, tělesné hmotnosti a dalších kritérií (Samarakone & Gonyou, 2009). Nepřirozené sociální uspořádání vede, stejně jako u výše zmíněných druhů, ke zvýšené agresivitě a stresu (Andersen et al., 2004; Samarakone & Gonyou, 2009).

Sociální organizace u turů má obvykle podobu matriarchálních skupin složených z krav a jejich telat a skupin dospělých či subadultních býků (Daycard, 1990; Lazo, 1994). S výjimkou období rozmnožování, kdy dochází ke vzniku smíšených stád, se tyto skupiny vyskytují odděleně (Daycard, 1990; Berteaux & Micol, 1992). Způsoby chovu skotu v zajetí se liší v závislosti na jejich využití. Základní rozdělení podle užitku je na skot mléčný a skot masný. Mléčný skot je obvykle ustájen, a to buď během celého roku, nebo pouze v zimních měsících. Ustájení je buď formou volných stání (Haskell et al., 2006; Telezhenko et al., 2007), halových prostor bez slámové podestýlky, kde jsou zvířata držena v kójích nebo uvázána (Veissier et al., 2004), nebo prostor vystlaných slámou, ve kterých uvázána nejsou (Haskell et al., 2006). Telata jsou v těchto chovech často ihned po porodu odstavena od matek a držena individuálně v boxech nebo skupinově s ostatními mladými jedinci (Kváč et al., 2006). Masný skot je ustájen převážně jen v období mimo pastevní sezónu, nebo je celoročně chován pastevně. Telata jsou po celou dobu pobytu na pastvě se svými matkami (Kváč et al., 2006). Stejně jako u jiných v zajetí chovaných kopytníků, vyvolávají i u domácího skotu stísněné podmínky chovů stres a zvyšují agresivitu jedinců (Bouissou, 1980). Ke zvýšené agresivitě z důvodu malého prostoru dochází například při krmení, což bylo zkoumáno u dojných krav. Řešením je

poskytování většího prostoru jedincům během této aktivity, což vede ke snížení agrese (DeVries et al., 2004).

Sociální uspořádání v přírodě žijících koz z oblasti Moreton Island, Austrálie, můžeme rozdělit do pěti různých kategorií. I) samičí stáda – jsou tvořena dospělými samicemi a juvenilními jedinci (zahrnuje i samce do 3 let věku), II) samčí stáda – tyto skupiny se skládají ze samců od věku 3 let a starších, III) smíšená stáda – tato stáda obsahují dospělé samce, samice i juvenilní jedince, k jejich utváření dochází v létě a na podzim za účelem reprodukce, IV) školky (creches) – jesle obsahují více než jednoho jedince, který je ještě nutričně závislý na své matce, V) tzv. stayer female – tyto skupiny jsou tvořeny samicemi, které jsou odděleny od samičí skupiny, neboť nedávno porodily a nyní se drží stranou od své skupiny v blízkosti svého potomka (O'Brien, 1984). Všechny z pěti výše uvedených skupin mají své vlastní domovské okrsky, které v případě samčích stád zaujímají plochu v průměru o rozloze $3,52 \times 10^5 \text{m}^2$, samičích stád $2,12 \times 10^5 \text{m}^2$, smíšených stád $1,86 \times 10^5 \text{m}^2$, tzv. stayer female $0,57 \times 10^5 \text{m}^2$ a školek (creches) $0,39 \times 10^5 \text{m}^2$. Co se výše zmíněných školek týče, jejich výskyt je omezen jen na populace se sezónními porody či vysokými populačními hustotami a přítomností sekundárních predátorů (O'Brien, 1984). Stejně tak může být podle O'Briena (1984) jejich existence či absence v populaci odrazem snížené míry selekčního tlaku během domestikace, díky čemuž se toto sociální uspořádání stalo vzácným a z dostupné literatury bylo pozorováno jen u koz na australském ostrově Moreton (O'Brien, 1984), nikterak u populace na ostrově Rúm (Boyd, 1981) či u novozélandských koz (Rudge, 1970). Výskyt samičích a samčích skupin, které jsou mimo období reprodukce separovány, stejně tak výskyt skupin smíšených (v období reprodukce) a existence domovských okrsků pro tyto skupiny je ve shodě s Boydovým (1981) pozorováním ferálních koz na britském ostrově Rúm. Je tedy patrné, že jejich sociální uspořádání se nemění dle přírodních podmínek (vlhké subtropické klima australského ostrova Moreton versus přímořské klima britského ostrova Rúm). Co se podmínek jejich chovu v zajetí týče, rozlišujeme dva základní systémy. Extenzivní a intenzivní způsob chovu. V extenzivním způsobu chovu se kozy volně pohybují a pasou, často na rozlehlých, zemědělsky nevýznamných plochách. Ustájení je většinou v podobě přístřešku, v některých případech ale i ten chybí. Tento způsob chovu se praktikuje většinou u masných plemen. Intenzivní způsob chovu se vyznačuje omezením pohybu zvířat, konkrétně nějakým typem ustájení (Solaiman, 2010). Introdukce nových jedinců do chovné skupiny může vést k nemožnosti dosáhnout sociální stability, což je spojeno s agresivitou, a ke snížené produkci mléka (Fernández et al., 2007; Andersen et al., 2008).

Sociální organizace u ovcí v přírodě žijících se vyznačuje odděleným výskytem samčích a samičích skupin, kromě období rozmnožování. Stejně tak jsou separovány i jejich domovské okrsky. Výjimku tvoří mladí berani, kteří mohou zůstat v samičím stádě i nějaký čas po pubertě (obvykle do 4., výjimečně i do 6. roku věku v případě divokých ovcí, do 2. roku u ovcí ferálních) (shrnuto

v Shackleton & Shank, 1984; Fisher & Matthews, 2001). Ovce v zajetí jsou chovány buď intenzivním způsobem – ve skupinách čítajících pár jedinců a žijících v malých prostorách, nebo extenzivním – na farmách, kde žijí ve skupinách obsahujících stovky až tisíce jedinců. Ovce jsou obvykle sdružovány do skupin ve věku od 1,5–2 let a v těchto skupinách jsou chovány během následujících 4–5 reprodukčních sezón. Mladé ovce jsou začleňovány do stáda a starší z něj odebírány, a to na základě věku, opotřebení zubů a z jiných důvodů. Období izolace ovce od stáda před porodem je u domácích ovcí kratší než u ovcí divoce žijících, či dokonce úplně chybí. Berani jsou chováni výhradně za účelem reprodukce a jsou drženi v menších skupinách, které jsou oddělené od samičích, s výjimkou období rozmnožování (Fisher & Matthews, 2001).

Z informací, které jsou uvedeny v této kapitole, vyplývají základní rozdíly v potenciálu rozvinutí sociálního chování v zajetí a v přírodě. Je zřejmé, že u všech studovaných druhů dochází v podmínkách v zajetí k narušení jejich obvyklé sociální organizace. Skupiny jsou vytvářeny uměle (na základě pohlaví, věku a tělesné hmotnosti) a v rámci dané skupiny dochází k introdukci a odebírání jedinců, což vede k proměnlivé stabilitě jejího sociálního uspořádání. V zajetí se také vyskytuje vysoká míra agrese v rámci chovných skupin a je popisována častá přítomnost známek stresu. Ve skupinách obvykle chybí samec, jednotlivá pohlaví tedy nemají možnost učit se společnému soužití. Dalo by se tedy očekávat, že ferální populace mohou vykazovat díky dlouhodobému vystavení nepřírozeným podmínkám v chovu behaviorální změny. Příkladem může být výrazné omezení v utváření určitého typu sociálního uskupení, jako je tomu v případě školek (creches) u ferálních koz.

4. Behaviorální adaptace na prostředí

4.1 Sociální vztahy v závislosti na prostředí

Podmínky prostředí odlišné od přirozených mohou ovlivňovat sociální plasticitu u studovaných kopytníků. Předpokladem je, že v nepřírozených podmínkách prostředí budou jednotlivé ferální druhy vykazovat adaptabilní sociální organizaci oproti těm přirozeným. Příkladem je výskyt multiple male + female skupin či teritoriálního typu sociálního uspořádání u koní, kteří jsou běžně harémoví či naopak harémových oslů, kteří jsou běžně teritoriální (Rubenstein 1981; McCort, 1984; Moehlan, 1998c).

Problém multiple male + female skupin rozebírá McCort (1984) ve své souhrnné práci na téma ferálních populací koní, ve které zmiňuje, že někteří autoři tento pojem vnímají jako synonymum pro harémy, někteří ho vidí jako vlastní typ sociálního uspořádání (McCort, 1984). Každopádně je to ale uspořádání, které se oproti harémům vedeným jedním hřebcem vyskytuje vzácně. Rozhodla jsem se tedy blíže podívat na okolnosti, které vedou ke vzniku stád klisen bráněných několika samci. O tomto

jevu se zmiňují ve studii na ferální koně ze západní Kanady (Alberty), tedy z oblasti nepříznivé, co se podmínek prostředí týče (od října do dubna sněhová pokrývka až 70 cm, průměrně 30 cm) (Salter & Hudson, 1982). Stejně tak se jím zabývají práce na novozélandské ferální koně, které původně předpokládaly, že vznik tohoto typu sociálního uspořádání může být důsledkem mutualismu či recipročního altruismu. Tyto hypotézy byly ale následně vyvráceny a došlo se k závěru, že vznik stád tvořených několika klisnami a hřebci vysvětluje tzv. consort hypothesis, která tvrdí, že tento typ sociálního uspořádání vede ke snížené vnitrodruhové agresi, která se běžně vyskytuje mezi hřebci z důvodu kompetice o klisnu a vyrovnaného poměru pohlaví ve ferálních populacích koní, a ke zlepšení reprodukčního úspěchu jedinců (Linklater et al., 1999; Linklater & Cameron, 2000). V další studii byl pozorován jakýsi přechod k teritorialitě u koní na ostrově Kjúšú, kdy se harémy sezónně (koncem podzimu a začátkem zimy) rozpadaly na menší jednotky a na přelomu dubna a května opět vytvářely stabilní harémy (Kaseda & Khalil, 1996). Rubenstein (1981) studoval ferální koně na americkém ostrově Shackleford Banks. U těchto koní pozoroval kromě výskytu klasických harémů a mládeneckých skupin i dočasné skupiny tvořené dospělými jedinci obou pohlaví (vzniklé pravděpodobně v důsledku unikátního prostředí a geografických vlastností ostrova popsaných níže), což bylo pozorováno i u koní na kanadském Sable Islandu (podobné prostředí i geografie ostrova) (Rubenstein, 1981), hlavně však teritoriální typ sociálního uspořádání. Ukázalo se, že tento typ sociálního uspořádání se vyskytuje v případě, kdy jsou náklady na udržení teritoria kompenzovány dostatečně velkými výhodami. V tomto případě náklady na kompetici o potravu či samice byly kompenzovány exkluzivním přístupem k potravním zdrojům a zvýšenou kontrolou nad samicemi v říji. Tyto příznivé podmínky pro teritorialitu mohou být způsobeny atypickým tvarem ostrova, otevřeným stanovištěm s výbornou viditelností, 3 základními vegetačními zónami a vodními zónami rozmístěnými podél východní části ostrova. Výhodnost teritoriality v prostředí s dostatečnými potravními zdroji naznačují dvě skutečnosti. První, že koně v této části ostrova trávili průměrně 75 % svého času pasením se a druhá, že i přes tyto velké časové náklady na pastvu byla jejich celková fyzická kondice nízká (Rubenstein, 1981).

Stejně tak byl pozorován harémový typ sociálního uspořádání u běžně teritoriálních oslů, a to na americkém ostrově Ossabaw (Moehlman, 1998c). Tato stabilní seskupení obsahovala jednoho či více hřebců (single-male a multi-male) s oslicemi a jejich hříbaty. I v případě ferálních oslů dochází k vytváření neobvyklého typu sociálního uspořádání, pokud v závislosti na podmínkách prostředí převládnu klady tohoto uspořádání nad jeho zápory (krmení, predáční tlak, nemoci, distribuce vody a reprodukce) (shrnuto v Alexander, 1974; Moehlman, 1998c). Pokud rozmístění potravních zdrojů a vody vede k utváření stabilních samičích skupin, dochází ke vzniku příležitosti pro hřebce k vytvoření harému (Moehlman, 1998c).

Ferální prasata a jejich sociální vztahy byly studovány v různých podmínkách prostředí. Ukázalo se, že základní sociální jednotka, tedy matriarchální skupina, se vyskytuje bez ohledu na klimatické podmínky a s tím spojenou dostupností potravy, od semi-aridního prostředí Texasu až po mírné klima ostrovů Auckland či Ossabaw (Challies, 1975; Gabor et al., 1999, Mapston, 2007).

Neobvyklá sociální organizace byla pozorována u turů na ostrově Swona během sedmidenního pozorování, kdy samci, samice i telata tvořili během celého pozorování jedno stádo (Hall & Moore, 1986). To by odpovídalo sociálnímu uspořádání v období reprodukce, což by korelovalo i s obdobím pozorování (3. až 9. dubna), autoři však uvedli, že žádná samice se nezdála být v říji a za celou dobu pozorování zaznamenali jen 2 její náznaky (homosexuální naskakování a flémování – nasávání vzduchu za účelem zjištění určitých pachů – ze strany samic) (Hall & Moore, 1986). Toto sociální uspořádání tedy pravděpodobně vzniklo v důsledku omezené dostupnosti potravy spojené s její lokalizací. Daycard (1990) na ostrově Amsterdam pozoroval stáda tvořená velmi mladými, mladými a subadultními jedinci a seskupení jedné samice v říji s větším množstvím (6–10) dospělých a subadultních samců. Přes tato neobvyklá sociální uspořádání byla ve všech případech přítomna matriarchální skupina, jakožto nukleární sociální jednotka (Daycard, 1990; Lazo, 1994), s výjimkou pozorování na ostrově Swona, ze kterého ovšem přítomnost či nepřítomnost těchto skupin není zřejmá.

Z výše uvedeného plyne, že jen v případě extrémních podmínek prostředí může dojít u koní a oslů k vytvoření jiného typu sociálního uspořádání, neboť je pro ně v daných podmínkách výhodnější. Naopak ferální prasata a tuři svou základní sociální jednotku – matriarchální skupinu – respektují bez ohledu na podmínky prostředí. Sociální uspořádání v případě ferálních koz není založeno na žádných extrémně pevných vazbách (výskyt samčích, samičích a smíšených skupin, školek pro mladé jedince a skupin matek, které nedávno porodily a jejich potomků – viz kapitola výše) jako je tomu v případě ferálních prasat a turů, či na jednotném typu sociální organizace jako je tomu v případě koní a oslů, tudíž pro ně není problémem praktikovat své variabilní sociální uspořádání kdekoli na světě. Stejně tak je tomu i u ferálních ovcí (viz kapitola výše), u kterých je ale informací poskrovnu, a tak není vyloučeno, že se vyskytují i jiná sociální uskupení.

4.2 Reprodukce v závislosti na prostředí

Úspěšnost reprodukce ferálních populací je základním faktorem nezbytným pro jejich přežití. Hospodářská zvířata byla člověkem po staletí šlechtěna za účelem dosažení konkrétních vlastností. Často se oproti divokým druhům domestikovaná forma odlišuje např. velikostí (Price, 1984), případně přímo plodností (Dzięciołowski et al., 1992; Mapston, 2007; Dwyer, 2009; Špínka, 2009). I množství kopulací během roku se odvíjí nejen od druhu zvířat, ale i od způsobu života daných jedinců. Tedy zda

jedinci žijí divoce, jsou domestikovaní, nebo ferální (Dzięciołowski et al., 1992; Mapston, 2007; Špinka, 2009). Hypotéza, kterou jsem si stanovila, předpokládá, že v lidské péči se zkoumané druhy budou množit efektivněji než v přírodě, neboť nejsou vystaveny predáčnickému tlaku, mají dostatečnou výživu a zdravotní péči, avšak často není respektován jejich reprodukční cyklus a přirozený výběr partnera.

U ferálních koní se vzhledem k harémovému typu sociálního uspořádání vyskytují klisny s hřebci během celého roku pohromadě a k reprodukci dochází obvykle v jarních měsících (Klingel, 1974; Aurich, 2011). Linklater et al. (2004) pozorovali u novozélandských ferálních koní úmrtnost hříbat do jednoho roku života v průměru 15 %. Při studiu francouzských ferálních koní byla průměrná míra novorozenecké mortality 14 % (Duncan, 2012). U domestikovaných koní nedochází k téměř žádnému kontaktu mezi hřebcem a klisnou, s výjimkou člověkem řízené kopulace (McDonnell, 2000). S tím souvisí i míra potratovosti u klisen domácích koní, kterou studovali Bartoš et al. (2011). Zjistili, že v případě výskytu březí klisny v blízkosti hřebce či valacha, který není otcem jejího plodu, dochází k potratu v 31 %. U koní chovaných v zajetí je totiž běžnou praxí odvoz klisny za účelem páření mimo domovské prostředí, což po návratu vyvolává zmíněné problémy mezi ní a samci, kteří nejsou otci jejího plodu (Bartoš et al., 2011). Jednou z teorií vysvětlující toto chování ze strany klisen je snaha zabránit infanticidě (zabíjení mláďat) ze strany samce. Pakliže se s domácími samci klisna nemůže pářit (jsou v odlišném výběhu), dojde s větší pravděpodobností k potratu (Bartoš et al., 2011).

U ferálních oslů, s ohledem na jejich teritorialitu, dochází ke kontaktu samice se samcem ve chvíli, kdy se samice v říji vyskytne na území jeho teritoria (McDonnell, 1998; McDonnell, 2000). K reprodukci dochází nejčastěji od dubna do července, což bylo pozorováno u ferálních oslů v kalifornském Death Valley a na galapážském ostrově Isabela (Moehlman, 1998b; Moehlman, 1998c). Johnson et al. (1987) při studiu ferálních oslů v kalifornské Mohavské poušti zaznamenali u samic starších 1,5 roku (samic schopných reprodukce) 61,9 % úspěšnost zabřeznutí a 35,2 % laktanční úspěch, který je ve shodě s aridními podmínkami v Death Valley (35 %). Naopak v mírném klimatu ostrova Ossabaw byl tento úspěch 88,2 % (Moehlman, 1998c). Chov oslů v domácích podmínkách je mnohem náročnější než chov koní, od čehož se odvinul i způsob jejich držení – většinou jsou chováni pastevně či ve výbězích, kde mají hřebci volný přístup ke klisnám (McDonnell, 1998). V případě jejich chovu může dojít k problémům s dosažením erekce, neboť v přírodě jí dosahují až po naskakování na samici, navíc potřebují dostatek prostoru, aby se mohli k samici přiblížit a případně od ní odstoupit (McDonnell, 1998). V chovných podmínkách je možné pozorovat homosexuální chování mezi samicemi v období říje, kdy na sebe samice vzájemně naskakují, aby samci signalizovaly svou reprodukční připravenost (Canisso et al., 2009). Toto homosexuální chování bylo pozorováno i mezi samci ferálních oslů, kde signalizovalo dominantní postavení jedince, který naskakoval a naopak podřízenost samce, na nějž bylo naskakováno (Moehlman, 1998a). Při hledání

konkrétních čísel ukazujících na úspěšnost či neúspěšnost reprodukce u domácích oslů nebyly takové údaje nalezeny.

U prasat se vyskytují rozdíly v reprodukci mezi divokými, domácími i ferálními jedinci. U divokých prasat dochází k rozmnožování obvykle 1krát za rok, kdežto ferální i domestikované prasnice se mohou rozmnožovat i 2krát do roka (Dzięciołowski et al., 1992; Mapston, 2007; Špinka, 2009). U divokých prasnic dochází k říji, během které může dojít k oplodnění, synchronně v rámci samičí skupiny, nikoliv však nutně mezi více samičími skupinami. U domestikovaných prasnic je nástup říje řízen odstavením narozených selat, ke kterému dochází v intenzivních chovech mezi 2. až 6. týdnem života. Říje se u prasnic dostaví kolem pátého dne po odstavu. V porovnání s domestikovanými jedinci, u ferálních selat, která byla pozorována na Novém Zélandu, dochází k odstavu v rozmezí od 7. do 10. týdne věku (Dzięciołowski et al., 1992). Ve studii na plodnost u domácích a ferálních prasnic byla prenatalní míra přežití plodů určována prostřednictvím žlutých tělísek (*corpora lutea*) uvnitř těla samice, a to posmrtně (Hagen & Kephart, 1980). U divokých prasat čítají vrhy v průměru 5,5 selat, u domácích v rozmezí 5–14 selat a u ferálních v průměru 6,2 selat (Hagen & Kephart, 1980; Dzięciołowski et al., 1992; Servanty et al., 2007). Z toho se u ferálních a divokých jedinců doby odstavu dožijí obvykle 4 selata, u domácích až 10,2 (vypočítáno pro vrh s 12,7 selaty) selat (Špinka 2009; Rutherford et al., 2013). Velká novorozenecká úmrtnost u prasat žijících v přírodě může být způsobena náhodným udušením ze strany matky, hladověním, nemocemi, může být i důsledkem úrazu či predace (Mapston, 2007).

K reprodukci ve ferálních populacích turů dochází v období říje, tedy od prosince do dubna, jak vyplývá z pozorování ferálních jedinců na francouzském ostrově Amsterdam, kdy jindy oddělené samčí a samičí skupiny vytvářejí smíšená stáda (Daycard, 1990; Berteaux & Micol, 1992). Mortalita juvenilních jedinců byla na tomto ostrově 22,4 % pro samce a 11,7 % pro samice (Berteaux, 1993). Reprodukční sezonalita je u jedinců chovaných v zajetí narušena a jedinci se mohou rozmnožovat v průběhu celého roku, pravděpodobně v důsledku přísunu kvalitní výživy (Berteaux & Micol, 1992). Avšak v domácích podmínkách jsou často drženi separovaně (Bouissou, 1980; Phillips, 2008). Za těchto podmínek je v samičích skupinách, stejně jako u domácích oslů, pozorovatelné homosexuální chování, při kterém jedna kráva naskakuje na druhou, čímž signalizuje svou připravenost k páření (Phillips, 2008). Takové chování bylo pozorováno i u ferálních turů na ostrově Swona (Hall & Moore, 1986). Porody v zajetí jsou komplikované, často dochází k problémům s vypuzením plodu přes pánevní prstenec a k porodu dvou telat (MacMillan, 1983; Víchová & Bartoš, 2005; Hossein-Zadeh et al., 2008; Phillips, 2008). Co se úspěšnosti reprodukce u turů chovaných v zajetí týče, v jedné studii byla mortalita u novorozených telat 1,02 % a u telat od jednoho měsíce věku do dvou let v průměru 0,8 %. Mortalita novorozenců byla z 62 % způsobena porody mrtvých telat a z 39 % novorozeneckými nemocemi. U starších mláďat se na mortalitě podílely respirační problémy a potíže s trávicí soustavou

(Menzies et al., 1996). Tato čísla jsou ve shodě s jinou studií, ve které byla úmrtnost telat do jednoho měsíce 0,9 % a pro jedince od jednoho měsíce do 120 dní věku 0,7 % (Bleul, 2011).

Plemena divokých koz a ovcí vyskytující se v mírném klimatickém pásmu se vyznačují sezónní reprodukcí v závislosti na délce fotoperiody, stejně tak ferální kozy a ovce v nepříznivých podmínkách prostředí (Chemineau et al., 1992; Solaiman, 2010; Fatet et al., 2011). Kozy a ovce tropického pásma, stejně jako ferální kozy za příznivých podmínek prostředí, se vyznačují nesezónní reprodukcí, tedy schopností reprodukce v průběhu celého roku (Hafez, 1952; shrnuto v Shackleton & Shank, 1984; Solaiman, 2010). Tato schopnost je i důsledkem domestikace, tedy šlechtění (selekce na plodost) a kvalitní potravy (Hafez, 1952; Fisher & Matthews, 2001; Solaiman, 2010). U novozélandské populace ferálních koz byly zaznamenány porody dvojčat i trojčat, a to až ve 44 % porodů. Reprodukční úspěch dosahoval až 140 %. Tyto vysoké hodnoty byly způsobeny dobrou fyzickou kondicí samic (Alley et al., 1995). Stejně tak dochází i u domácích koz v důsledku selekce na plodnost k porodu dvou kůzlat, u ovcí dokonce až k porodu tří a více jehňat (Dwyer, 2009). U domácích koz byla zaznamenána Andersenem et al. (2008) mortalita 6,5 %. Důležitým je i fakt, že u domestikovaných koz a ovcí většinou nedochází k přirozenému rozmnožování, ale samice jsou oplodňovány za pomoci umělé inseminace (Morrant & Dun, 1960; Solaiman, 2010). Informace o ferálních i domácích ovčích jsou nedostatečné, proto z nich nelze vyvodit žádné závěry.

Jak je zřejmé z textu výše, reprodukce u ferálních forem studovaných kopytníků je většinou sezónní záležitostí, která je však u jedinců držených v zajetí narušena a jedinci se mohou rozmnožovat během celého roku. V podmínkách chovu jsou zvířata selektována na plodnost a běžnou je absence klasické kopulace mezi samcem a samicí, neboť je nahrazena umělou inseminací. Důsledkem těchto postupů praktikovaných u domácích jedinců mohou být problémy s porody či zvýšená potratovost, jako je tomu v případě domácích klisen, u kterých dochází k vysoké míře potratovosti právě díky narušení klasické reprodukce jejím odvozem z domácího stáda na jiné místo, kde dojde k oplodnění, a následným návratem do stáda původního, kde kontakt s hřebcem (který není otcem plodu) vede k potratu. Na druhou stranu dostatek potravy a absence predace vede k jejich efektivnímu rozmnožování, které může přetrvávat i ve ferálních populacích, jako je tomu v případě prasat a koz, nikterak v případě ferálních turů, kde je mortalita telat mnohonásobně vyšší než u jedinců chovaných v zajetí.

4.3 Poměr pohlaví v závislosti na prostředí

Tato podkapitola se zabývá faktory, které mohou u studovaných druhů kopytníků ovlivnit poměr samců a samic při narození. Touto problematikou se zabývá tzv. Trivers-Willardova hypotéza (TWH), která říká, že pro samice polygynních druhů, které jsou v dobré fyzické kondici, je výhodné родit častěji potomky samčího pohlaví (neboť mají proměnlivější reprodukční úspěch) a naopak, se snižující se mateřskou kondicí se stává výhodnější родit potomky samičího pohlaví (neboť mají stabilní reprodukční úspěch) (shrnuto v Trivers & Willard, 1973). Mým předpokladem tedy je, že v příznivých podmínkách prostředí se budou samicím родit častěji potomci samčího pohlaví a naopak, v nepříznivých podmínkách budou častější porody samic, neboť péče o samce je energeticky náročnější a proto samice ve špatné fyzické kondici raději energii ušetří a porodí samici.

TWH testovali a následně i potvrdili Cameron et al. (1999) ve své studii zabývající se ferálními koňmi na Novém Zélandu, Berger (1983) však ve své studii ferálních koní v Granite Range (USA) zaznamenal rovnocenný poměr pohlaví, stejně tak Linklater et al. (2004) při studiu novozélandských koní. U ferálních oslů v kalifornské Mohavské poušti byl postnatální poměr pohlaví ve prospěch samic (61 : 100), což by odpovídalo TWH vzhledem ke zhoršené fyzické kondici samic v tomto prostředí (Johnson et al., 1987). U ferálních prasat z Nového Zélandu byl poměr pohlaví 1 : 0,95 ve prospěch samců, tedy se nijak výrazně neodchyloval od rovnocenného stavu (Dzięciołowski & Clarke, 1989), stejně tak při jejich studování v Texasu, kde byl poměr pohlaví v jedné studii 18 : 16 ve prospěch samců a v druhé rovnocenný (1 : 1) (Gabor et al., 1999; Mapston, 2007). V případě prasat z ostrova Ossabaw byl poměr mezi samci a samicemi 119 : 100 ve prospěch samců (Hagen & Kephart, 1980). Fyzická kondice samic ale nebyla v žádné studii zaznamenána. Při studiu tohoto poměru u ferálních krav na francouzském ostrově Amsterdam byl zaznamenán rovnocenný poměr pohlaví mezi telaty, tedy 1 : 1 (Berteaux & Micol, 1992; Berteaux, 1993). U ferálních koz z Nového Zélandu byl poměr pohlaví u kůzlat při narození ve prospěch samic (46 : 31), ale výrazně se neodchyloval od rovnocenného stavu (dle statistického testu), v případě dvojčat však samice převažovaly výrazně (33 : 17), což vzhledem k dobré fyzické kondici koz nepodporuje TWH (Alley et al., 1995). Parkes (1984) zaznamenal poměr pohlaví u novozélandských koz v době narození téměř rovnocenný (18 : 17 ve prospěch samic), u dvojčat byl poměr vychýlen směrem k samcům, informace o fyzické kondici matek však nebyly uvedeny. Co se týče ferálních ovcí, Lindström et al. (2002) při jejich studiu na skotském ostrově Hirta nepozorovali žádný vztah mezi mateřskou kondicí a poměrem pohlaví u potomků.

Pokud bychom počítali s platností TWH, mělo by platit, že samice kopytníků v domácí péči budou v dobré kondici, a tudíž родit především syny. U koní držných v zajetí pozorovali Hugason et al. (1985) poměr pohlaví při narození mezi samci a samicemi ve prospěch samců (52,5 % samců

a 47,5 % samic), což odpovídá TWH. U prasat v domácích podmínkách byl v jedné studii poměr pohlaví mezi sledovanými prasaty 105 : 100 ve prospěch samců, což podporuje TWH (Hagen & Kephart, 1980). Poměr pohlaví ve vrhu byl zkoumán i Mendlem et al. (1995) a Meiklem et al. (1996), a to z pohledu vlivu sociálního postavení samice na pohlavní potomstva. Meikle et al. (1996) potvrdili, že samicím s vyšším sociálním statutem se rodí častěji potomci samčího pohlaví, Mendl et al. (1995) však žádnou souvislost mezi sociálním statutem a poměrem pohlaví u potomků neprokázali. U turů v zajetí podkládají záznamy pravdivost TWH. Hossein-Zadeh et al. (2008) zaznamenali poměr narozených telat 52,4 % samců a 47,6 % samic, u dvojčat byl poměr 28,2 % pro samčí dvojčata, 48,9 % pro smíšená a 22,9 % pro samičí. Stejně tak v jiné studii bylo pohlaví narozených telat v poměru 52 % samců a 48 % samic (Echternkamp et al., 2007). Na výsledky poměru pohlaví u domácích chovů může mít vliv umělá inseminace, u které bylo zjištěno, že ovlivňuje pohlaví ve prospěch samců (Berry & Cromie, 2007). U domácích ovcí, které byly pozorovány během šesti reprodukčních sezón, obsahovaly vrhy čítající jedno mládě 56,23 % samců, vrhy s dvojčaty 47,73 % samců a vrhy s trojčaty 41,79 % samců. TWH co do poměru pohlaví odpovídají tedy pouze vrhy s jedním jehnětem (Kent, 1992). Na téma poměru pohlaví při narození u domácích oslů ani koz nebyly publikovány žádné studie.

Při testování TWH u ferálních jedinců potvrzovala její platnost pouze studie týkající se ferálních oslů, avšak jednalo se pouze o jednu studii, stejně tak v případě pozorování poměru pohlaví u ferálních prasat, kde sice máme k dispozici více studií, avšak ani u jedné nebyla uvedena fyzická kondice samic, proto ze získaných informací o poměru pohlaví daných druhů při narození nemůžeme vyvodit závěr. U ferálních koní, turů a koz tato hypotéza nebyla potvrzena a u ferálních ovcí nebyl pozorován žádný vztah mezi mateřskou kondicí a poměrem pohlaví u potomků. Je tedy zřejmé, že u ferálních kopytníků studovaných druhů nejsou dostatečné důkazy pro platnost TWH. Co se týče jedinců držených v zajetí, odpovídá TWH pouze jedna studie u domácích koní a jedna u domácích prasat, kterou však jiná studie vyvrací. U ferálních turů byly zaznamenány poměry pohlaví ve prospěch samců, tyto výsledky však mohou být ovlivněny umělou inseminací. Ani v případě ovcí chovaných v zajetí nemůžeme platnost hypotézy potvrdit, neboť jí odpovídají pouze údaje o poměru pohlaví u porodů jednoho jehněte, ale už ne při porodu dvou a tří.

5. Vliv ferálních kopytníků na prostředí – degradace areálu a umělá regulace

Hlavním faktorem, který ovlivňuje dopad ferálních populací kopytníků na prostředí, ve kterém se vyskytují, je populační denzita. Na ni má vliv například rychlost populačního růstu, míra plodnosti, která souvisí i s délkou březosti jednotlivých druhů (340 dní u koní, 365 dní u oslů, 114 dní u prasat, 284 dní u turů a 145–155 dní u koz a ovcí), přežití dospělých jedinců a juvenilů (Burris & Blunn, 1952;

Henry, 1968; Bos & Van der Mey, 1980; McDonnell, 1998; Dwyer, 2009; Dawson, 2012). Pro velké býložravé savce, v našem případě ferální koně, osly a tury, je charakteristický nízký roční populační nárůst, nízká roční plodnost, vysoká míra ročního přežití dospělých jedinců, a naopak nízká míra tohoto přežití u juvenilů (Dawson, 2012).

Při studiu populační denzity ferálních koní v Australských Alpách v oblastech Big Boggy, Currango a Cowombat byla denzita populace v první oblasti 2,0 koní/km², druhé 2,1 koní/km² a ve třetí 6,4 koní/km² (Dawson, 2012). Rubenstein (1981) ve své studii zaznamenal populační denzitu 0,2 koně/km² na území Grand Canyonu, 2,0 koní/km² v Pryor Mountains, 6,3 koní/km² na ostrově Sable a 11,0 koní/km² na ostrově Shackelford. Cameron et al. (2001) udávají u novozélandských ferálních koní v povodí řeky Moawhango hustotu 5,2 koní/km². Ani v jednom případě nebyl zaznamenán negativní dopad na prostředí, přestože se jednalo o velice rozdílné podmínky co do vegetačního pokryvu a teplot. Osterman-Kelm et al. (2009) pozorovali ferální populaci koní s populační hustotou 1,2 koní/km² v pouštní oblasti Kalifornie. Negativní vliv jejich výskytu na prostředí byl pozorován v místech jejich častého výskytu a projevoval se redukcí vegetačního pokryvu a zhutněním půdy, naopak zvýšení druhové rozmanitosti rostlin bylo v důsledku pozitivního vlivu jejich výkalů zaznamenáno na méně narušených místech. Kampmannem et al. (2013) byla sledována populace ferálních koní v semi-aridním prostředí Austrálie v období nadprůměrných srážek. V těchto podmínkách byl populační růst roven 29,5 %, což by během následujících tří let mohlo velikost populace až zdvojnásobit, a při návratu do nepříznivého klimatického prostředí (letní teploty dosahují až 40 °C a zimy jsou suché s nočními mrazy) mohlo mít negativní dopad na místní faunu a flóru, avšak tyto úvahy jsou ze strany autorů pouze hypotetické.

Choquenot (1991) při studiu ferální populace oslů v australském regionu Victoria River zaznamenal v době dostatku potravních zdrojů denzitu populace v průměru 3,3 oslů/km², v obdobích potravně méně příznivých v průměru 1,7 oslů/km². Při vyšší denzitě populace svou početnost sama regulovala mortalitou juvenilů zvýšenou až trojnásobně, díky čemuž nedocházelo k přemnožení populace. U ferálních oslů vyskytujících se na ostrovech Santiago a Isabela došlo k jejich eradikaci, neboť výrazně snižovali početnost endemických druhů rostlin, či dokonce zavinili jejich extinkci, ničili želví a leguání hnízda a možná docházelo i k překryvu potravních nik s těmito druhy (Carrion et al., 2007). Reid et al. (1997) odhadli (na základě subjektivního hodnocení velikosti populace ze strany pozorovatelů) denzitu populace na kyperském poloostrově Karpas v průměru na 8,6 oslů/km². Vzhledem k rychlému růstu populace, která za posledních 20 let dosáhla k datu studie až 400 oslů z malé zakladatelské skupiny, je tato velikost populace pravděpodobně hraniční pro její přemnožení a následnou nutnou regulaci její početnosti (Reid et al., 1997). Santiapillai et al. (1999) studovali populaci ferálních oslů na ostrově Kalpitiya, kde se tato populace vyskytovala s průměrnou denzitou 16,8 oslů/km² a nebyly u ní zaznamenány žádné negativní dopady na prostředí, naopak její početnost

rapidně klesá v důsledku kompetice s lidmi a jejich dobyt看em o zdroje, jakými je nejen voda a pastva, ale i prostor.

Alarmující počty prasat byly zaznamenány na galapázkém ostrově Santiago (Cruz et al., 2005). Z toho důvodu byla na tomto ostrově po dobu 30 let prováděna intenzivní eradikace, během které bylo zabito více jak 18 800 prasat. Jejich výskyt totiž ničil některé druhy rostlin a ohrožoval mnoho místních zástupců fauny, jednímž z nich je želva sloní (*Geochelone elephantopus*) (Cruz et al., 2005). Regulace populace ferálních prasat byla ze stejných důvodů prováděna i na ostrově Santa Catalina, a to od roku 1990 do září roku 2001, s cílem jejich úplné eradikace. Během této doby bylo zabito 11 855 prasat a v říjnu roku 2001 jich na ostrově zbývalo ještě zhruba 300 (Schuyler et al., 2002). I v australském Národním parku Namadgi, kde denzita populace ferálních prasat dosahovala až 3,1 prasat/km² (v průměru 1,7 prasat/km²), bylo nutné snížení jejich počtu. Prasata zde rozrývala půdu, což vedlo k poklesu druhové rozmanitosti rostlin, důsledkem čehož byla regulace populace prasat jejich trávením (Hone, 2002). Challies (1975) při studiu ferální populace prasat na ostrově Auckland (460 km²) zaznamenal negativní dopad těchto jedinců nejen na místní flóru, ale i na počty některých ptačích druhů a distribuci jejich hnízd, na čemž můžou mít podíl i místní ferální kočky. Existence tohoto negativního vlivu i přes nízký počet prasat na ostrově – přibližně 74, byla nejspíše způsobena výhradním výskytem prasat pouze na dvou stanovištích. Žádné početnost regulující metody nebyly v době pozorování aplikovány (Challies, 1975). Ferální populace prasat se vyskytuje i v argentinské chráněné rezervaci Bahía Samborombón, kde byla její denzita v době studie až 5,04 prasat/km² (Merino & Carpinetti, 2003). Při této populační hustotě nebyly zaznamenány žádné negativní dopady na prostředí, pravděpodobně z důvodu vysoké úživnosti daného prostředí (produktivní mokřady, příznivé teploty, dostatek vodních zdrojů), na druhou stranu právě díky těmto příznivým podmínkám jejich početnost rychle roste, což může vést až k nutnosti jejich eradikace (Merino & Carpinetti, 2003).

Informace o početnosti ferálních populací turů a jejím vlivu na prostředí, konkrétně ostrova Amsterdam (mírné klima), uvádí mnoho studií (Daycard, 1990; Berteaux & Micol, 1992; Berteaux, 1993; Micol & Jouventin, 1995). Z jejich výsledků plyne, že při velikosti populace dosahující až 2 000 jedinců (na ostrově o rozloze 55 km²) docházelo k jejich přemnožení, což mělo negativní dopad na některé druhy rostlin, které úplně vymizely a endemický druh albatrosa amsterdamského. Při studiu ferálních turů na ostrově Swona byla zaznamenána populační hustota 29,2 turů/km² (Hall & Moore, 1986). Na tomto ostrově je turům k dispozici jako zdroj potravy pouze tráva a mořské řasy, stromy a keře chybí, na druhou stranu na ostrově nejsou jako významní kompetitoři o potravu přítomné ovce a ani králíci. Nebylo uvedeno, že by tato velikost populace měla jakýkoliv negativní dopad na prostředí, ani že by jedinci strádali. Na ostrově Campbell nebyla u populace ferálních turů zaznamenána populační hustota, avšak byl zaznamenán pokles populace z 20 turů na 11 od roku

1971 do roku 1977. Tento populační pokles by mohl být pravděpodobně způsoben zvyšující se kompeticí o zdroje mezi tury a ovce, které se na ostrově hojně vyskytují (Dilks & Wilson, 1979).

Co se týče vlivu ferálních koz na prostředí, jejich úplná eradikace byla nutná na galapážském ostrově Santa Fé, kde k ní došlo v roce 1971 a posledních pár set (po zabití 40 000 jedinců mezi lety 1971–1977) jich v době studie zbývalo na taktéž galapážském ostrově Pinta (Hamann, 1979). Velké počty koz na tomto ostrově měly neblahý dopad na druhy místní vegetace. Některé z nich, například dřeviny, však po snížení počtu koz či po jejich úplném vyhubení zaznamenaly nárůst své početnosti. U jiných však nebyl nárůst zaznamenán, kvůli čemuž jim hrozí vymizení (Hamann, 1979). Stejně tak byla nutná eradikace ferálních koz na novozélandských ostrovech Raoul, Kapiti, Great, Macauley, Maud, Ocean, South East, Cuvier, Whale, Mokoia, Burgess, Herekopare, Ernest, Nukutaunga, East, Rurima a havajské neaktivní sopce Mauna Kea (Scowcroft & Giffin, 1983; Parkes, 1990). Na Havaji se problém přemnožení ferálních koz netýká jen sopky Mauna Kea, ale také sopky Mauna Loa, kde kozy výrazně omezují růst místního druhu akácie (*Acacia koa*), což může vést až k jeho extinkci (Spatz & Mueller-Dombois, 1973). Celkově je v Národním parku Hawaii Volcanoes, kde se tyto sopky nachází, odhadován počet ferálních koz na 15 000 až 20 000 (Spatz & Mueller-Dombois, 1973). U koz na britském ostrově Róm dosahovala velikost populace až 185 jedinců, kteří se pohybovali na území pobřežního pásma dlouhého 30–35 km (Boyd, 1981). Autoři hypotetizují, že v případě jejich přemnožení by začalo docházet ke zvýšené mortalitě zejména mladých samců, což by zabránilo překročení nosné kapacity prostředí a tím zamezilo přemnožení jedinců na ostrově (Boyd, 1981).

Stejně jako ferální kozy, i ferální ovce působí značné škody na prostředí, ve kterém se vyskytují. K jejich eradikaci došlo společně s ferálními kozami na sopce Mauna Kea, kde ničily lesy jerlínu zlatolistého (*Sophora chrysophylla*), který je na Havaji endemitem (Scowcroft & Giffin, 1983; Van Vuren, 1992). Společně s ferálními tury se ferální ovce vyskytují na novozélandském ostrově Campbell, kde jsou průběžně regulovány jejich počty (z původních 8 500 v roce 1910 na 2 861 v roce 1977) z důvodu degradace místní flóry.

Z informací uvedených výše vyplývá, že u velkých býložravých savců, v našem případě ferálních koní, oslů a turů, z důvodu nízkého ročního populačního růstu, nízké roční plodnosti, vysoké míry ročního přežití dospělých jedinců, a naopak nízké míry tohoto přežití u juvenilů, obvykle nedochází k jejich přemnožení (Dawson, 2012). Za většinovým nenarušováním prostředí těmito druhy může být i fakt, že denzita na pozorovaných místech byla pro prostředí únosná, nebo že se na daných lokalitách nevyskytovaly organismy, které by výskyt ferálních jedinců ohrozil. Naopak v případě ferálních prasat je přemnožení časté, neboť jsou to zvířata omnivorní s vysokým počtem mláďat v jednom vrhu a krátkým obdobím březosti, které je příčinou přemnožení i u ferálních koz a ovcí (Merino & Carpinetti, 2003; Cushman et al., 2004; Cruz et al., 2005; Mapston, 2007; Špinka, 2009).

6. Chování ve ferálních populacích

Nyní se zde budu podrobněji zabývat hierarchií, agresivitou a přátelským chováním jak ve ferálních, tak i domácích populacích studovaných kopytníků. Tyto tři typy chování jsem si vybrala, neboť je považuji za ideální pro sledování sociálních změn ve skupinách v závislosti na podmínkách prostředí. Hierarchie je u ferálních jedinců důležitá z hlediska sociálního postavení jednotlivých členů skupiny, ať už v souvislosti s přístupem k potravním zdrojům či sexuálním partnerům, agresivita často slouží pro získání či obhajobu tohoto postavení a přátelské chování naopak snižuje četnost agresivních interakcí a dokonce tlumí stres.

6.1 Hierarchie

U ferálních populací koní nemusí být hřebec vždy nejdominantnějším členem stáda a není ani pravidlem, že toto stádo vede. Tuto úlohu často přebírá starší dominantní klisna, která si svoje postavení udržuje za pomoci agresivního chování. Význam starší klisny jako vůdce stáda zřejmě spočívá v jejích vlastnostech, které pomáhají stádu včas zpozorovat predátora a utéct. Mezi tyto vlastnosti patří například dominance, schopnost rychlé reakce a zkušenost. Při útěku před predátorem vede stádo, zatímco hřebec popohání jeho zaostávající členy (Haupt & Keiper, 1982; McCort, 1984; Miller, 1995; McGreevy, 2012). Pro studium hierarchie u koní chovaných v zajetí byla v jedné z prací vybrána tři smíšená stáda (hřebci, valaši a klisny) (Haupt & Keiper, 1982). Ve všech třech stádech byl i přes přítomnost hřebce na vrcholu hierarchie nejstarší valach, který byl i nejdominantnějším členem každého stáda (Haupt & Keiper, 1982). Toto pozorování bylo ve shodě s výsledky studie Houpta et al. (1978), kde byl ve stádech obsahujících klisny, valachy i hřebce na vrcholu hierarchie opět valach. Ve stádech tvořených pouze klisnami a valachy byl v jednom případě na vrcholu hierarchie valach (2 klisny a 3 valaši), ve druhém klisna (5 klisen a 1 valach). Druhý případ je ve shodě se Sigurjónsdóttirem et al. (2003), kde byla v čele stáda také dominantní klisna (17 klisen, 2 valaši). Věk nebyl ve výše uvedených studiích vždy nejzásadnějším kritériem pro stupeň sociálního postavení, často se odvíjel od dominance, která se projevovala agresivním chováním, stejně jako v případě koní ferálních.

U ferálních populací oslů nenalezneme dominantní hierarchii. Jsou zde samozřejmě dominantní hřebci, kteří obhajují své teritorium, ale ostatní dospělí jedinci ve skupinách mají rovnocenné postavení. V případech, kdy tvoří osli harémy v důsledku příznivého klimatu a podmínek prostředí, je skupina tvořena buď jedním hřebcem, který je dominantní, nebo hřebci dvěma, z nichž jeden je dominantní a druhý subdominantní, hierarchické uspořádání ostatních členů skupiny nebylo zaznamenáno (Moehlman, 1998c). U domácích oslů nejsou o přítomnosti hierarchie záznamy, a to

pravděpodobně proto, že se u nich nevyskytuje, stejně jako je tomu u jedinců ferálních, kde je určitá dominance pozorována jen v případě obhajování teritoria hřebcem, což je u jedinců domácích vzhledem k podmínkám jejich chovu (viz kapitola 3) znemožněno.

U ferálních prasat se vyskytuje lineární hierarchie, která se projevuje hlavně při kompetici o potravu, a která je řízena pohlavím, tělesnou váhou, velikostí a fyzickou zdatností. Divočáci starší 3 let jsou dominantní ve všech typech sociálního uspořádání. Ve skupinách prasníc s potomky je nejdominantnější obvykle nejstarší prasnice (Mauget, 1981). Stejně tak je i u domácích prasat sociální organizace založena na lineární hierarchii, která byla pozorována u kříženců od 8 do 30 týdnů věku (Meese & Ewbank, 1973).

Co se existence hierarchie u ferálních turů týče, byla zaznamenána jen v jedné studii u populace na ostrově Swona (Hall & Moore, 1986). Dominantní chování zde bylo pozorováno mezi dospělými býky. U chovných turů se vyskytuje jasně stanovená hierarchie, od které se odvíjí přístup jednotlivých členů skupiny ke zdrojům (například potravě či prostoru) (Phillips, 2008). Bouissou (1972) se ve své studii domácích krav zabývala faktory, které ovlivňují jejich postavení ve skupině. Došla k závěru, že těmito faktory jsou tělesná hmotnost a přítomnost rohů, neboť pokud se spárovala kráva s rohy a kráva bez nich (krávy obdobné hmotnosti), kráva s rohy byla v 85 % případů dominantnější, naopak při spárování krav dvou odlišných hmotností (obě krávy s rohy) byla hmotnější kráva dominantnější v 90 % případů (Bouissou, 1972).

Samci a samice ve ferálních populacích koz a ovcí se vyznačují hierarchickým sociálním uspořádáním určeným dominancí. Dominantní jedinci si své postavení udržují výhradně díky svým rohům, které prezentují jejich připravenost k boji a společenské postavení. V případě, že dojde k boji, jedinec s vyšším společenským postavením a tím pádem většími rohy pravděpodobně zvítězí (shrnuto v Shackleton & Shank, 1984). Dominantní hierarchie byla pozorována i mezi samicemi koz chovanými v zajetí (kříženci) (Barroso et al., 2000). Postavení v hierarchii se odvíjelo od věku, tělesné velikosti a přítomnosti či nepřítomnosti rohů. Nejstarší a největší samice s rohy se nacházely na vrcholu hierarchie (Barroso et al., 2000). Stejně tak u ovcí se vyskytovala dominantní hierarchie, ve které postavení jedince korelovalo s tělesnou hmotností a velikostí (Dove et al., 1974).

Z výše uvedeného vyplývá, že pokud se u jedinců ferálních projevuje určitý typ hierarchie, dochází k jeho utváření i u jedinců chovaných v zajetí, pokud jim to podmínky chovu umožňují. V případě koní, oslů a prasat je hierarchie utvářena prostřednictvím dominantního chování, které je provázeno agresivitou (viz následující kapitola), u koní se v některých případech odvíjí od věku. U turů, koz a ovcí postavení ve skupině koreluje s tělesnou hmotností či velikostí, věkem a přítomností či absencí rohů.

6.2 Agresivita

Agresivní chování můžeme u koní a oslů nalézt například při kompetici o limitované zdroje nebo při zisku či udržení si dominantního postavení (Berger, 1977; Miller, 1983; McCort, 1984; Miller, 1995; Moehlman, 1998a; Powell, 2008). U koní je agrese běžná při obraně hříběte klisnou, u oslů k ní může docházet vůči hříběti ze strany matky v období kojení (Klingel, 1974; French, 1998; Moehlman, 1998b; Moehlman, 1998c; Cameron et al., 2003). Agresivita při kompetici se může projevovat stupňováním agresivního chování od pouhých hrozeb až po fyzický kontakt mezi jedinci. Při hrozbách se vyskytuje toto chování – natáčení zadku ve směru protivníka, takzvaný head bob (pohyby hlavou vedoucí k vyhnání jedince z jednoho místa na jiné) a přinucení protivníka ke změně pozice lehkým bočním tělesným kontaktem. Hrozby jsou prezentovány zdvižením zadní nohy do pozice, která předchází kopu, vztyčením uší a skloněním hlavy či ohnáním se po jedinci se záměrně neúspěšným kousnutím. V nejvyšším stupni agresivity dochází ke kopnutí protivníka buď jednou nebo oběma zadními nohama, přední nohou či k jeho kousnutí (shrnuto v Klingel, 1974; Berger, 1977). Stejně tak u prasat, turů, koz i ovcí (ať ferálních či domácích) jsou agresivní interakce běžné při kompetici o potravu, obhajobě teritoria nebo při soupeření o sexuálního partnera. Hypotéza stanovená pro tuto kapitolu předpokládá, že v lidské péči bude docházet k častějším agresivním interakcím než v přírodě, a to v důsledku jejich chovu v podmínkách, které nerespektují jejich přirozené potřeby, jako jsou sociální skladba skupiny a prostorové nároky.

Při porovnání ferální populace koní z ostrova Assateague s domácími koňmi na Cornell University bylo u koní v chovu zaznamenáno 47 projevů agresivity za hodinu, kdežto v populaci ferální pouhých 13 (Haupt & Keiper, 1982). Nutno dodat, že ferální populace čítala 50 jedinců, kteří se pohybovali podél části ostrova dlouhé 35 km, zatímco 3 stáda domácích koní čítající 7, 6 a 10 koní byla držena skupinově ve stáji, v případě třetího stáda přes den ve výběhu. Za projevy agresivity se považovalo přetlačování, hrozba kousnutí a kopu, kopnutí a kousnutí a odhánění (chasing). Za zmínku jistě stojí i fakt, že domácí koně při neúspěšném přetlačování přecházeli mnohem častěji k pouhým hrozbám než k fyzickému střetu, kdežto ferální koně v případě neúspěšného vyhnutí se (displacementu) volili fyzický souboj (Haupt & Keiper, 1982). Ve ferální populaci koní z Hato El Frió ve Venezuele byla zkoumána z hlediska agresivity 2 stáda. Jedno čítalo 31–35 jedinců, druhé 22–30 jedinců a obě se pohybovala v přírodní rezervaci o rozloze 150 km². Ani u jednoho stáda nebyly pozorovány projevy agresivního chování (Pacheco & Herrera, 1997). Při studiu agresivity mezi 40 dospělými klisnami opět na ostrově Assateague, bylo během pozorování v roce 1997 zaznamenáno 1,8 agresivních interakcí za hodinu, v roce 1998 2,7/h (Powell, 2008). Při pozorování

tohoto chování u 14 domácích klisen bylo zaznamenáno 6,28 agresivních interakcí za hodinu (Weeks et al., 2000).

Agresivitu u ferálních oslů zkoumala Moehlman (1998c) u populace v Death Valley a na ostrově Ossabaw. Agresivní chování se nečastěji vyskytovalo mezi samci v aridní oblasti Death Valley, kde byli osli teritoriální (63 % setkání zahrnovalo agresivní chování), na rozdíl od druhé populace, kde byli osli harémoví (vzhledem k příznivým podmínkám prostředí) a výskyt agresivity mizivý. Tato rozdílnost v míře agresivity může být vysvětlena právě typem sociálního uspořádání, kdy teritoriální osli kompetovali o samice v říji, na rozdíl od oslů, kteří vykazovali stabilní harémové uskupení. Při studiu agresivního chování u oslů chovaných v zajetí může být toto chování vyvoláno náhlým kontaktem mezi samicí a hřebcem, který od ní byl delší dobu izolován, stejně tak chovem hřebců ve vzájemné blízkosti (bez fyzického kontaktu), což vyvolává teritoriální obranné chování, projevující se právě agresivitou (Canisso et al., 2009). Konkrétní čísla týkající se frekvence agresivity nebyla uvedena.

Stejně jako u koní a oslů se i u ferálních prasat projevuje agresivní chování. U ferální populace na ostrově Ossabaw, která čítala 28 samců a 34 samic, bylo pozorováno agresivní chování u selat při kojení (za účelem zisku místa u struku), u dospělých samců v období říje, a nepatrná míra agrese při kompetici o potravu. Ani v jednom případě však nebyly uvedeny počty agresivních interakcí (Graves, 1984). U dvou skupin domácích prasat chovaných celoročně venku (na oplocených pastvinách o rozloze 7 a 13 ha), kde první skupina v 7 hektarové ohradě čítala 8 jedinců (2 samice, 1 dospělého samce, 1 ročního samce a 4 mláďata), druhá skupina v 13 hektarové ohradě 9 jedinců (3 samice, 1 dospělého samce, 1 ročního samce a 4 mláďata), tvořily ze všech pozorovaných interakcí 17 % interakce agresivní (Petersen et al., 1989). U domácích jedinců je obecně problém s agresivitou v důsledku omezeného prostoru, introdukce nových jedinců a nepřírozeného složení skupin (Andersen et al., 2004; Samarakone & Gonyou, 2009). Andersen et al. (2004) zkoumali výskyt agresivního chování u domácích prasat (kříženců 6 týdnů starých) v souvislosti s velikostí chovné skupiny. Po dobu pozorování byla zvířata držena ve smíšených skupinách v ohradách, ve kterých na jednoho jedince vycházel prostor o rozloze 0,35 m². Skupiny obsahovaly 6, 12 a 24 jedinců a četnost agresivních interakcí se lišila v závislosti na velikosti skupiny. V šestičlenných skupinách byla jejich frekvence průměrně 2,76 ± 0,27/h, ve dvanáctičlenných 2,82 ± 0,23/h a ve čtyřicetičlenných 0,43 ± 0,13/h (Andersen et al., 2004). Mezi dvěma menšími skupinami byl tedy opomenutelný rozdíl ve frekvenci agresivních interakcí, výrazně méně oproti dvěma předchozím se jich vyskytovalo ve skupinách s 24 jedinci. Navíc se v těchto skupinách agresivních interakcí neúčastnilo největší procento jedinců (ve dvou menších skupinách bylo toto procento nulové). Z toho tedy vyplývá, že míra agresivity je vyšší v malých skupinách a naopak menší ve skupinách větších. Toho si všimli i Turner et al. (2001) ve své souhrnné práci týkající se domácích prasat, ve které potvrdili, že dostatečná velikost skupiny (více než 12 jedinců) snižuje míru agrese jejích členů. Také byla

zkoumána agresivita mezi selaty domácích prasat, přičemž se zjistilo, že k ní dochází při kompetici o struky, což může vést až k jejich poranění a způsobení bolesti prasnici. Přestože konkrétní čísla frekvence agresivního chování nebyla uvedena, můžeme předpokládat, že vzhledem k výrazně větší velikosti vrhu, a tedy vyššímu počtu selat (průměr v této studii $12,4 \pm 1,2$), která kompetují o místo u struku, je agresivita vyšší než u selat ferálních (Bozděchová et al., 2014).

Agrese u ferálních turů se vyskytuje stejně jako u všech výše zmíněných druhů v kompetici o zdroje, pokud je jich nedostatek (Barrett, 1982; Miller, 1983). Při bližším zkoumání u nich nebyly zaznamenány žádné agresivní interakce, na rozdíl od turů chovaných v zajetí. U těch byly pro účely studie použity dojně krávy chované v podmínkách bez ustájení – ve výběžích či na pastvinách. U krav ve výběžích vycházelo z prostorového hlediska 35 m^2 na krávu a agresivní interakce se vyskytovaly s frekvencí $0,21/\text{h}$. U krav chovaných pastevně vycházelo na jednu krávu $4\ 000 \text{ m}^2$ a agresivita se vyskytovala s frekvencí $0,04/\text{h}$. Velikost prostoru tedy výrazně ovlivňovala míru agrese. Pokud měly krávy k dispozici více prostoru, byla jejich agresivita 5,25krát méně častá než v méně prostorných podmínkách chovu (Krohn, 1994).

Samci ferálních koz se při kompetici o samici staví na zadní nohy, což značí hrozbu druhému jedinci. Pokud následuje boj, používají během něj samci koz své rohy k trkání, stejně jako samice ferálních ovcí při intrasexuální kompetici o zdroje, nebo silovém přetlačování se s rohy vzájemně propletenými. Hrozbu signalizují samice ferálních ovcí sklopením uší či přední nohou (shrnuto v Shackleton & Shank, 1984; Robinson & Kruuk, 2007). Konkrétní čísla byla zaznamenána pouze při pozorování ferálních koz chovaných v zajetí, u kterých se sledovala míra agresivity v důsledku introdukce nových jedinců do smíšeného stáda. Frekvence agresivních interakcí byla v průměru $2,29/\text{h}$ (Alley & Fordham, 1994). Na téma agresivity u ferálních a domácích ovcí jsou informace velmi obecné, tudíž pro naše záměry nedostačující.

Z výše uvedených informací vyplývá, že u domácích druhů studovaných kopytníků jsou agresivní interakce mezi jedinci častější než u druhů ferálních. Tento fakt je způsoben introdukcí nových jedinců do chovné skupiny i jejich vyjímáním, což vede k narušení stability sociální struktury, chovem ve stísněných prostorech (mnoho jedinců na malé ploše) a kompeticemi o potravu. U ferálních jedinců se agresivita projevuje v podstatně menší míře, obvykle jen při kompetici samců o samice v říji nebo při kompetici o potravu v případě, že je jí nedostatek. Nezdá se být tedy pravděpodobné, že by zvýšená agresivita u zvířat v lidské péči přetrvávala i poté, co se jedinci feralizují.

6.3 Přátelské chování

Mezi nejčastější projevy přátelského chování u kopytníků patří grooming (někdy mutual grooming či allogrooming). V doslovném překladu znamená „péči o vzhled“ a je popisován jako vzájemné čištění jedinců za pomoci pysků, zubů a kopyt, a kromě tohoto vzájemného čištění se a sociální funkce vykazuje i jistou sezonalitu spojenou s každoročním pelicháním a výskytem vnějších parazitů (Moehlman, 1998a; Mills & Nankervis, 2013). Ke groomingu nemusí docházet jen mezi dvěma jedinci (jak je patrné z obrázku 1), může ho provozovat i jedinec sám (v případě ferálních oslů), například třením se o skály nebo stromy, či válením se na zemi ze strany na stranu, po čemž většinou následuje oklepání se (Moehlman, 1998a). Dle mé hypotézy budou přátelské interakce v lidské péči častější, než u jedinců ferálních, a to z důvodu dostatku stravy (a „volného“ času), případně jakožto kompenzace stresujícího prostředí.

U ferálních koní ve francouzském Národním parku Camargue, tzv. Camargue horses, se allogrooming vyskytoval s frekvencí 0,06–0,19/h (nejméně mezi ročky a klisnami, nejvíce mezi hříbaty (Wells & Goldschmidt-Rothschild, 1979). Allogrooming u těchto koní byl pozorován i z hlediska jeho vlivu na srdeční tep (Feh & de Mazières, 1993). Ukázalo se, že pokud dochází k allogroomingu na místě nacházejícím se na spodní části krku (v blízkosti hlavního ganglia autonomního nervového systému), vede to ke snížení frekvence srdečního tepu u recipienta, a tedy k uklidňujícímu účinku, a to jak u hříbat, tak u dospělých jedinců (Feh & de Mazières, 1993). Allogrooming zmiňuje ve své práci i Hoffmann (1985), který zaznamenal grooming za celou dobu studie (září 1980 – červenec 1982) jen u 20–30 % dospělých jedinců. Nejčastěji byl grooming pozorován u hříbat, avšak konkrétní čísla nebyla uvedena (Hoffmann, 1985). Allogrooming u koní v zajetí pozorovali Van Dierendonck et al. (1994), kteří ve své práci na chování islandských koní uvedli, že k němu došlo téměř mezi všemi sledovanými jedinci obou pohlaví a všech věkových kategorií (26 koní, 433 hodin pozorování). Sigurjónsdóttir et al. (2003) pozorovali ve své studii také islandské koně (34 koní, 488 hodin pozorování), a zaznamenali allogrooming u všech jedinců s výjimkou hříbat mladších sedmi dní, s průměrnou frekvencí 0,24/h (0,05–0,39). Obě výše zmíněná stáda byla smíšená (bez dospělého hřebce) a chována po celý rok venku (Van Dierendonck et al., 1994; Sigurjónsdóttir et al., 2003).

U ferálních oslů pozorovaných v Death Valley byla frekvence groomingu 0,3/h, u oslů na ostrově Ossabaw byla 5krát častější, tedy 1,5/h, což mohlo být způsobeno stabilním typem sociální organizace a častějším výskytem ektoparazitů (Moehlman, 1998a; Moehlman, 1998c). Zajímavý jev byl pozorován při porovnání výskytu groomingu u oslů v aridních oblastech a oblastech mírného pásma, kdy v aridním prostředí k němu docházelo mezi hřebci, mezi klisnami, nebo mezi klisnou a hříbětem, v mírném klimatu se grooming vyskytoval navíc i mezi hřebcem a klisnou, hřebcem a hříbětem a mezi klisnou a jí nepřibuzným hříbětem (Moehlman, 1998c). Stejně tak byl grooming

pozorován u oslů chovaných v zajetí, kde k němu docházelo nejčastěji mezi příbuznými jedinci, konkrétně mezi matkou a dospělým potomkem. Tento blízký vztah byl umožněn absencí dřívějšího odstavu hříběte od matky (French, 1998). Frekvence allogroomingu nebyla zaznamenána, avšak délka jeho trvání byla půl hodiny i déle (French, 1998).

U ferálních turů je zaznamenán pouze jeden případ olizování (allo-licking), a to v populaci na skotském ostrově Swona, kde byl jeden dospělý býk pozorován, jak olizuje obličej jiného býka (Hall & Moore, 1986; Laffont et al., 2001). U domácích turů se grooming projevuje taktéž olizováním druhého zvířete (Laffont et al., 2001). Krohn (1994) pozoroval allo-licking u dojných krav bez ustájení (ve výbězích či na pastvinách) a u krav ustájených. U krav bez ustájení docházelo k allo-lickingu s frekvencí $0,19 \pm 0,05/h$ a u krav ustájených s průměrnou frekvencí $0,24 \pm 0,03/h$. U ustájených krav byl tedy nepatrně častější. Stejně jako u ferálních oslů, i zde bylo toto chování zaznamenáno i mimo svou sociální funkci, tedy olizováním sebe sama. Toto chování se vyskytovalo s průměrnou frekvencí $0,24 \pm 0,05/h$ u krav bez ustájení a průměrnou frekvencí $0,59 \pm 0,05/h$ u krav ustájených (Krohn, 1994). Toto chování bylo tedy opět častější u ustájených krav. Kromě allo-lickingu byl u domácích turů zaznamenán i allogrooming, který měl, stejně jako v případě ferálních koní, vliv na jejich srdeční tep, konkrétně snižoval tepovou frekvenci jedinců, a měl tedy na dané jedince uklidňující efekt (Sato & Tarumizu, 1993).

Ze všech studovaných druhů kopytníků se grooming vyskytoval jen ve ferálních populacích koní, oslů a turů. U ferálních koz, ovcí ani prasat nebyl případ groomingu zaznamenán (Petersen et al., 1989). Stejně tak ani u koz, ovcí a prasat chovaných v zajetí.

Z výše zmíněných informací je zřejmé, že k allogroomingu, jakožto projevu přátelského chování, dochází častěji mezi jedinci domácími. Je to pravděpodobně způsobeno tím, že skupiny jedinců chovaných v zajetí jsou drženy na omezené ploše, a tudíž jsou si jedinci blíže, což vede k častějším interindividuálním interakcím mezi nimi, v tomto případě interakcím přátelským.



Obrázek 1 - Grooming u semi-ferálních exmoorských poníků. Fotografie: Michal Köpping

7. Závěr

Hned na začátku své práce při výkladu slova “ferální” jsem narazila na problém, neboť na něj existují dva protichůdné pohledy – populační a individuální. Stejně tak byl občas problém rozlišit mezi literaturou zabývající se skutečně ferálními populacemi a populacemi, které autoři ferálními sice nazývali, ale ve skutečnosti to byli jedinci domácí, tedy v péči člověka.

Po zpracování tabulky s výskytem ferálních populací studovaných kopytníků ve světě a literatury o místech jejich feralizace vyplynulo, že ačkoliv se ferální populace vyskytují téměř po celém světě, literatura popisující lokality a data jejich zdivočení se soustředí jen na určité geografické oblasti, konkrétně na kontinent americký a australský.

Při zjišťování, zda má domestikace vliv na chování ferálních populací, jsem prostřednictvím odborné literatury došla k následujícím závěrům. Rozdíly v sociálním systému u domácích a ferálních jedinců existují, u domácích dochází k zamezení obvyklé sociální organizace, což se může projevit výrazným omezením v utváření určitého typu sociálního uskupení u jedinců ferálních – creches u ferálních koz. V případě behaviorálních adaptací na prostředí bylo patrné zvýšení efektivity rozmnožování u jedinců domácích, které přetrvávalo i u jedinců ferálních, u poměru pohlaví nebyla nalezena žádná souvislost mezi preferovaným pohlavím v závislosti na životě v zajetí či nikoliv. Co se týče vlivu ferálních jedinců na prostředí, značný negativní dopad na prostředí byl pozorován u druhů s vysokou plodností, krátkou březostí a častou reprodukcí, tedy u prasat, koz a ovcí, kdy vyšší plodnost může být právě následkem domestikace. Naopak při porovnání míry agresivních a přátelských interakcí u jedinců domácích a ferálních jsem došla k závěru, že domestikace na intenzitu tohoto chování neměla vliv, neboť jejich zvýšená frekvence výskytu u domácích jedinců po feralizaci již nepřetrvává. Z výše uvedených informací vyplývá, že domestikační zkušenost může mít v některých případech dopad na chování ferálních jedinců.

S nedostatečnými informacemi jsem se při studiu literatury na dané téma setkávala v případě konkrétních projevů chování jednotlivých druhů kopytníků, neboť autoři často uváděli jen obecně přítomnost/nepřítomnost daného typu chování u dané populace či jedinců a již blíže nezmiňovali jeho konkrétní frekvence výskytu. Naopak dostatečné množství informací jsem nacházela k tématu zabývající se vlivem kopytníků na prostředí, ve kterém se vyskytují. Z toho vyplývá, že budoucí výzkum studované problematiky by se měl do budoucna více zaměřovat na behaviorální projevy jedinců i celých populací, s konkrétními čísly a údaji o studovaných jedincích.

8. Seznam použité literatury

- Alexander, R. D. (1974). The evolution of social behavior. *Annual review of ecology and systematics*, 325-383.
- Alley, J. C., & Fordham, R. A. (1994). Social events following the introduction of unfamiliar does to a captive feral goat (*Capra hircus L.*) herd. *Small Ruminant Research*, 13(1), 103-107.
- Alley, J. C., Fordham, R. A., & Minot, E. O. (1995). Mother-offspring interactions in feral goats—a behavioural perspective of maternal investment. *New Zealand Journal of Zoology*, 22(1), 17-23.
- Andersen, I. L., Nævdal, E., Bakken, M., & Bøe, K. E. (2004). Aggression and group size in domesticated pigs, *Sus scrofa*: 'when the winner takes it all and the loser is standing small'. *Animal Behaviour*, 68(4), 965-975.
- Andersen, I. L., Roussel, S., Ropstad, E., Braastad, B. O., Steinheim, G., Janczak, A. M., Jørgensen, G. H. M., & Bøe, K. E. (2008). Social instability increases aggression in groups of dairy goats, but with minor consequences for the goats' growth, kid production and development. *Applied Animal Behaviour Science*, 114(1), 132-148.
- Asa, C. S. (1999). Male reproductive success in free-ranging feral horses. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 47(1-2), 89-93.
- Aurich, C. (2011). Reproductive cycles of horses. *Animal reproduction science*, 124(3), 220-228.
- Baker, J. K. (1979). The feral pig in Hawaii Volcanoes National Park. In *Proceedings of the first conference on Scientific Research in the National Parks, New Orleans, Louisiana, USA* (pp. 365-367).
- Barrett, R. H. (1982). Habitat preferences of feral hogs, deer, and cattle on a Sierra foothill range. *Journal of Range Management*, 342-346.
- Barroso, F. G., Alados, C. L., & Boza, J. (2000). Social hierarchy in the domestic goat: effect on food habits and production. *Applied Animal Behaviour Science*, 69(1), 35-53.
- Bartoš, L., Bartošová, J., Pluháček, J., & Šindelářová, J. (2011). Promiscuous behaviour disrupts pregnancy block in domestic horse mares. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(8), 1567-1572.
- *Beja-Pereira, A., England, P. R., Ferrand, N., Jordan, S., Bakhiet, A. O., Abdalla, M. A., Mashkour, M., Jordana, J., Taberlet, P., & Luikart, G. (2004). African origins of the domestic donkey. *Science*, 304(5678), 1781-1781.
- Berger, J. (1977). Organizational systems and dominance in feral horses in the Grand Canyon. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2(2), 131-146.
- Berger, J. (1983). Induced abortion and social factors in wild horses. *Nature*, 303(5912), 59-61.
- Berger, J. (1983). Predation, sex ratios, and male competition in equids (Mammalia: Perissodactyla). *Journal of zoology*, 201(2), 205-216.
- Berry, D. P., & Cromie, A. R. (2007). Artificial insemination increases the probability of a male calf in dairy and beef cattle. *Theriogenology*, 67(2), 346-352.

Berteaux, D. (1993). Female-biased mortality in a sexually dimorphic ungulate: feral cattle of Amsterdam Island. *Journal of Mammalogy*, 74(3), 732-737.

Berteaux, D., & Micol, T. (1992). Population studies and reproduction of the feral cattle (*Bos taurus*) of Amsterdam Island, Indian Ocean. *Journal of Zoology*, 228(2), 265-276.

Bleul, U. (2011). Risk factors and rates of perinatal and postnatal mortality in cattle in Switzerland. *Livestock Science*, 135(2), 257-264.

Bos, H., & Van der Mey, G. J. W. (1980). Length of gestation periods of horses and ponies belonging to different breeds. *Livestock Production Science*, 7(2), 181-187.

Bouissou, M. F. (1972). Influence of body weight and presence of horns on social rank in domestic cattle. *Animal Behaviour*, 20(3), 474-477.

Bouissou, M. F. (1980). Social relationships in domestic cattle under modern management techniques. *Italian Journal of Zoology*, 47(3-4), 343-353.

Boyd, I. L. (1981). Population changes and the distribution of a herd of feral goats (*Capra* sp.) on Rhum, Inner Hebride, 1960–78. *Journal of Zoology*, 193(3), 287-304.

Boyd, J. M., Doney, J., Gunn, R. G., & Jewell, P. A. (1964, January). The Soay sheep of the island of Hirta, St. Kilda. A study of a feral population. In *Proceedings of the Zoological Society of London* (Vol. 142, No. 1, pp. 129-164). Blackwell Publishing Ltd.

Bozděchová, B., Illmann, G., Andersen, I. L., Haman, J., & Ehrlenbruch, R. (2014). Litter competition during nursings and its effect on sow response on Day 2 postpartum. *Applied Animal Behaviour Science*, 150, 9-16.

Burris, M. J., & Blunn, C. T. (1952). Some factors affecting gestation length and birth weight of beef cattle. *Journal of animal science*, 11(1), 34-41.

Cameron, E. Z., Linklater, W. L., Stafford, K. J., & Minot, E. O. (2003). Social grouping and maternal behaviour in feral horses (*Equus caballus*): the influence of males on maternal protectiveness. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 53(2), 92-101.

Cameron, E. Z., Linklater, W. L., Stafford, K. J., & Veltman, C. J. (1999). Birth sex ratios relate to mare condition at conception in Kaimanawa horses. *Behavioral Ecology*, 10(5), 472-475.

Cameron, E. Z., Stafford, K. J., & Minot, E. O. (2001). *Estimating Kaimanawa feral horse population size and growth*. Department of Conservation.

Canisso, I. F., Morel, M. C. G., & McDonnell, S. (2009). Strategies for the management of donkey jacks in intensive breeding systems. *Equine Veterinary Education*, 21(12), 652-659.

Carrion, V., Donlan, C. J., Campbell, K., Lavoie, C., & Cruz, F. (2007). Feral donkey (*Equus asinus*) eradications in the Galápagos. *Biodiversity and Conservation*, 16(2), 437-445.

Clutton-Brock, J. (1999). *A natural history of domesticated mammals*. Cambridge University Press.

Clutton-Brock, J. (2014). *The walking larder: patterns of domestication, pastoralism, and predation* (Vol. 15). Routledge.

- Clutton-Brock, T. H., Greenwood, P. J., & Powell, R. P. (1976). Ranks and relationships in highland ponies and highland cows. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, *41*(2), 202-216.
- Collins, G. H., Petersen, S. L., Carr, C. A., & Pielstick, L. (2014). Testing VHF/GPS Collar Design and Safety in the Study of Free-Roaming Horses.
- Contasti, A. L., Van Beest, F. M., Vander Wal, E., & Mcloughlin, P. D. (2013). Identifying hidden sinks in growing populations from individual fates and movements: the feral horses of Sable Island. *The Journal of Wildlife Management*, *77*(8), 1545-1552.
- Cooper, S. M., Scott, H. M., De la Garza, G. R., Deck, A. L., & Cathey, J. C. (2010). Distribution and interspecies contact of feral swine and cattle on rangeland in south Texas: implications for disease transmission. *Journal of wildlife diseases*, *46*(1), 152-164.
- Cosyns, E., Degezelle, T., Demeulenaere, E., & Hoffmann, M. (2001). Feeding ecology of Konik horses and donkeys in Belgian coastal dunes and its implications for nature management. In *8th Benelux congress of zoology* (Vol. 131, No. s2, pp. 111-118). Koninklijke Belgische Vereniging voor Dierkunde.
- Cowled, B. D., Aldenhoven, J., Odeh, I. O., Garrett, T., Moran, C., & Lapidge, S. J. (2008). Feral pig population structuring in the rangelands of eastern Australia: applications for designing adaptive management units. *Conservation genetics*, *9*(1), 211-224.
- Cruz, F., Donlan, C. J., Campbell, K., & Carrion, V. (2005). Conservation action in the Galapagos: feral pig (*Sus scrofa*) eradication from Santiago Island. *Biological Conservation*, *121*(3), 473-478.
- Cushman, J. H., Tierney, T. A., & Hinds, J. M. (2004). Variable effects of feral pig disturbances on native and exotic plants in a California grassland. *Ecological Applications*, *14*(6), 1746-1756.
- Daniels, T. J., & Bekoff, M. (1989). Feralization: the making of wild domestic animals. *Behavioural processes*, *19*(1), 79-94.
- Darwin, C. (1868). *The variation of animals and plants under domestication*(Vol. 2). O. Judd.
- Dawson, M. J., & Hone, J. (2012). Demography and dynamics of three wild horse populations in the Australian Alps. *Austral Ecology*, *37*(1), 97-109.
- Daycard, L. (1990). Structure sociale de la population de bovins sauvages de l'île Amsterdam, sud de l'Océan Indien.
- DeVries, T. J., Von Keyserlingk, M. A. G., & Weary, D. M. (2004). Effect of feeding space on the inter-cow distance, aggression, and feeding behavior of free-stall housed lactating dairy cows. *Journal of dairy science*, *87*(5), 1432-1438.
- Dilks, P. J., & Wilson, P. R. (1979). Feral sheep and cattle and royal albatrosses on Campbell Island; population trends and habitat changes. *New Zealand Journal of Zoology*, *6*(1), 127-139.
- Dove, H., Beilharz, R. G., & Black, J. L. (1974). Dominance patterns and positional behaviour of sheep in yards. *Animal Production*, *19*(02), 157-168.
- Duncan, P. (2012). *Horses and grasses: the nutritional ecology of equids and their impact on the Camargue* (Vol. 87). Springer Science & Business Media.

- Dwyer, C. (2009). The behaviour of sheep and goats. *The Ethology of Domestic Animals, 2nd Edition: An Introductory Text*. Wallingford, Oxfordshire, UK: CAB International, 161-176.
- Dzięciołowski, R. M., & Clarke, C. M. H. (1989). Age structure and sex ratio in a population of harvested feral pigs in New Zealand. *Acta Theriologica*, *34*(38), 525-536.
- Dzięciołowski, R. M., Clarke, C. M. H., & Frampton, C. M. (1992). Reproductive characteristics of feral pigs in New Zealand. *Acta theriologica*, *37*(3), 259-270.
- Edge, W. D., & Olson-Edge, S. L. (1990). Population characteristics and group composition of *Capra aegagrus* in Kirthar National Park, Pakistan. *Journal of Mammalogy*, *71*(2), 156-160.
- Echternkamp, S. E., Thallman, R. M., Cushman, R. A., Allan, M. F., & Gregory, K. E. (2007). Increased calf production in cattle selected for twin ovulations. *Journal of animal science*, *85*(12), 3239-3248.
- Fatet, A., Pellicer-Rubio, M. T., & Leboeuf, B. (2011). Reproductive cycle of goats. *Animal reproduction science*, *124*(3), 211-219.
- Feh, C., & de Mazières, J. (1993). Grooming at a preferred site reduces heart rate in horses. *Animal Behaviour*, *46*(6), 1191-1194.
- Feist, J. D., & McCullough, D. R. (1976). Behavior patterns and communication in feral horses. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, *41*(4), 337-371.
- Fernández, M. A., Alvarez, L., & Zarco, L. (2007). Regrouping in lactating goats increases aggression and decreases milk production. *Small Ruminant Research*, *70*(2), 228-232.
- Fisher, A., & Matthews, L. (2001). The Social Behaviour of Sheep 8. *Social Behavior in Farm Animals*, 211.
- French, J. M. (1998). Mother–offspring relationships in donkeys. *Applied Animal Behaviour Science*, *60*(2), 253-258.
- Gabor, T. M., Hellgren, E. C., Bussche, R. A., & Silvy, N. J. (1999). Demography, sociospatial behaviour and genetics of feral pigs (*Sus scrofa*) in a semi-arid environment. *Journal of Zoology*, *247*(3), 311-322.
- Gamborg, C., Gremmen, B., Christiansen, S. B., & Sandoe, P. (2010). De-domestication: Ethics at the intersection of landscape restoration and animal welfare. *Environmental Values*, *19*(1), 57-78.
- Garrott, R. A. (1991). Sex ratios and differential survival of feral horses. *The Journal of Animal Ecology*, *60*, 929-936.
- Gentry, A., Clutton-Brock, J., & Groves, C. P. (2004). The naming of wild animal species and their domestic derivatives. *Journal of Archaeological Science*, *31*(5), 645-651.
- Girard, T. L., Bork, E. W., Neilsen, S. E., & Alexander, M. J. (2013). Landscape-scale factors affecting feral horse habitat use during summer within the Rocky Mountain foothills. *Environmental management*, *51*(2), 435-447.
- *Giuffra, E. J. M. H., Kijas, J. M. H., Amarger, V., Carlborg, Ö., Jeon, J. T., & Andersson, L. (2000). The origin of the domestic pig: independent domestication and subsequent introgression. *Genetics*, *154*(4), 1785-1791.

- Graves, H. B. (1984). Behavior and ecology of wild and feral swine (*Sus scrofa*). *Journal of Animal Science*, 58(2), 482-492.
- Gray, M. E., Cameron, E. Z., Peacock, M. M., Thain, D. S., & Kirchoff, V. S. (2012). Are low infidelity rates in feral horses due to infanticide?. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66(4), 529-537.
- Hafez, E. S. (1952). Studies on the breeding season and reproduction of the ewe Part I. The breeding season in different environments Part II. The breeding season in one locality. *The Journal of Agricultural Science*, 42(03), 189-231.
- Hagen, D. R., & Kephart, K. B. (1980). Reproduction in domestic and feral swine. I. Comparison of ovulatory rate and litter size. *Biology of Reproduction*, 22(3), 550-552.
- Hall, S. J. G., & Moore, G. F. (1986). Feral cattle of Swona, Orkney islands. *Mammal Review*, 16(2), 89-96.
- Hamann, O. (1979). Regeneration of vegetation on Santa Fé and Pinta Islands, Galápagos, after the eradication of goats. *Biological Conservation*, 15(3), 215-235.
- Hampson, B. A., de Laat, M. A., Mills, P. C., Walsh, D. M., & Pollitt, C. C. (2013b). The feral horse foot. Part B: radiographic, gross visual and histopathological parameters of foot health in 100 Australian feral horses. *Australian veterinary journal*, 91(1-2), 23-30.
- Hampson, B. A., Laat, M. A., Mills, P. C., & Pollitt, C. C. (2013a). The feral horse foot. Part A: observational study of the effect of environment on the morphometrics of the feet of 100 Australian feral horses. *Australian veterinary journal*, 91(1-2), 14-22.
- Hanson, R. P., & Karstad, L. (1959). Feral swine in the southeastern United States. *The Journal of Wildlife Management*, 64-74.
- Haskell, M. J., Rennie, L. J., Howell, V. A., Bell, M. J., & Lawrence, A. B. (2006). Housing system, milk production, and zero-grazing effects on lameness and leg injury in dairy cows. *Journal of dairy science*, 89(11), 4259-4266.
- Henry, V. G. (1968). Length of estrous cycle and gestation in European wild hogs. *The Journal of Wildlife Management*, 406-408.
- Hernández, L., Barral, H., Halffter, G., & Colón, S. S. (1999). A note on the behavior of feral cattle in the Chihuahuan Desert of Mexico. *Applied Animal Behaviour Science*, 63(4), 259-267.
- Hoffmann, R. (1985). On the development of social behaviour in immature males of a feral horse population (*Equus przewalskii f. caballus*). *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 50, 302-314.
- Holechek, J. L., Berry, T. J., & Vavra, M. (1987). Grazing system influences on cattle performance on mountain range. *Journal of Range Management*, 55-59.
- Hone, J. (2002). Feral pigs in Namadgi National Park, Australia: dynamics, impacts and management. *Biological Conservation*, 105(2), 231-242.
- Hosseini-Zadeh, N. G., Nejati-Javaremi, A., Miraei-Ashtiani, S. R., & Kohram, H. (2008). An observational analysis of twin births, calf stillbirth, calf sex ratio, and abortion in Iranian Holsteins. *Journal of dairy science*, 91(11), 4198-4205.

- Haupt, K. A., & Keiper, R. (1982). The position of the stallion in the equine dominance hierarchy of feral and domestic ponies. *Journal of Animal Science*, 54(5), 945-950.
- Haupt, K. A., Law, K., & Martinisi, V. (1978). Dominance hierarchies in domestic horses. *Applied Animal Ethology*, 4(3), 273-283.
- Hugason, K., Arnason, T., & Jónmundsson, J. V. (1985). A note on the fertility and some demographical parameters of Icelandic toelter horses. *Livestock Production Science*, 12(2), 161-167.
- Challies, C. N. (1975). Feral pigs (*Sus scrofa*) on Auckland Island: status, and effects on vegetation and nesting sea birds. *New Zealand Journal of Zoology*, 2(4), 479-490.
- Chemineau, P., Malpoux, B., Delgadillo, J. A., Guerin, Y., Ravault, J. P., Thimonier, J., & Pelletier, J. (1992). Control of sheep and goat reproduction: use of light and melatonin. *Animal Reproduction Science*, 30(1), 157-184.
- Choquenot, D. (1991). Density-dependent growth, body condition, and demography in feral donkeys: testing the food hypothesis. *Ecology*, 805-813.
- Johnson, R. A., Carothers, S. W., & McGill, T. J. (1987). Demography of feral burros in the Mohave Desert. *The Journal of wildlife management*, 916-920.
- Kampmann, S., Hampson, B. A., & Pollitt, C. C. (2013). Population dynamics of feral horses (*Equus caballus*) following above-average rainfall in a semi-arid environment of Australia. *Australian veterinary journal*, 91(11), 482-487.
- Kaseda, Y., & Khalil, A. M. (1996). Harem size reproductive success of stallions in Misaki feral horses. *Applied Animal Behaviour Science*, 47(3), 163-173.
- Kent, J. P. (1992). Birth sex ratios in sheep over six lambing seasons. *Behavioral ecology and sociobiology*, 30(3-4), 151-155.
- Khalil, A. M., & Kaseda, Y. (1997). Behavioral patterns and proximate reason of young male separation in Misaki feral horses. *Applied Animal Behaviour Science*, 54(4), 281-289.
- *Kimura, B., Marshall, F. B., Chen, S., Rosenbom, S., Moehlman, P. D., Tuross, N., Sabin, R. C., Peters, J., Barich, B., Yohannes, H., Teclai, R., Beja-Pereira, A., & Kebede, F. (2011). Ancient DNA from Nubian and Somali wild ass provides insights into donkey ancestry and domestication. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 278(1702), 50-57.
- Kimura, R. (1998). Mutual grooming and preferred associate relationships in a band of free-ranging horses. *Applied Animal Behaviour Science*, 59(4), 265-276.
- Klingel, H. (1974). A comparison of the social behaviour of the Equidae. In *The behaviour of ungulates and its relation to management* (Vol. 1, pp. 124-132). IUCN Morges, Switzerland.
- Krohn, C. C. (1994). Behaviour of dairy cows kept in extensive (loose housing/pasture) or intensive (tie stall) environments. III. Grooming, exploration and abnormal behaviour. *Applied Animal Behaviour Science*, 42(2), 73-86.
- Kváč, M., Kouba, M., & Vítovec, J. (2006). Age-related and housing-dependence of *Cryptosporidium* infection of calves from dairy and beef herds in South Bohemia, Czech Republic. *Veterinary parasitology*, 137(3), 202-209.

- Laffont, C. M., Alvinerie, M., Bousquet-Mélou, A., & Toutain, P. L. (2001). Licking behaviour and environmental contamination arising from pour-on ivermectin for cattle. *International journal for parasitology*, 31(14), 1687-1692.
- Lazo, A. (1994). Social segregation and the maintenance of social stability in a feral cattle population. *Animal Behaviour*, 48(5), 1133-1141.
- Lindström, J., Coulson, T., Kruuk, L., Forchhammer, M. C., Coltman, D. W., & Clutton-Brock, T. (2002). Sex-ratio variation in Soay sheep. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 53(1), 25-30.
- Linklater, W. L. (1998). The social and spatial organisation of horses. *Unpublished PhD thesis. Massey University, Palmerston North, New Zealand.*
- Linklater, W. L. (2000). Adaptive explanation in socio-ecology: lessons from the Equidae. *Biological reviews of the Cambridge philosophical society*, 75(01), 1-20.
- Linklater, W. L., & Cameron, E. Z. (2000). Tests for cooperative behaviour between stallions. *Animal Behaviour*, 60(6), 731-743.
- Linklater, W. L., Cameron, E. Z., Minot, E. O., & Stafford, K. J. (1999). Stallion harassment and the mating system of horses. *Animal Behaviour*, 58(2), 295-306.
- Linklater, W. L., Cameron, E. Z., Minot, O., & Stafford, K. J. (2004). Feral horse demography and population growth in the Kaimanawa Ranges, New Zealand. *Wildlife Research*, 31(2), 119-128.
- *Loftus, R. T., Machugh, D. E., Bradley, D. G., Sharp, P. M., & Cunningham, P. (1994). Evidence for two independent domestications of cattle. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 91(7), 2757-2761.
- Lorimer, J., Sandom, C., Jepson, P., Doughty, C., Barua, M., & Kirby, K. J. (2015). Rewilding: Science, Practice, and Politics. *Annual Review of Environment and Resources*, 40, 39-62.
- *Ludwig, A., Pruvost, M., Reissmann, M., Benecke, N., Brockmann, G. A., Castañón, P., Cieslak, M., Lippold, S., Llorente, L., Malaspinas, A. - S., Slatkin, M., & Hofreiter, M. (2009). Coat color variation at the beginning of horse domestication. *Science*, 324(5926), 485-485.
- *MacHugh, D. E., Shriver, M. D., Loftus, R. T., Cunningham, P., & Bradley, D. G. (1997). Microsatellite DNA variation and the evolution, domestication and phylogeography of taurine and zebu cattle (*Bos taurus* and *Bos indicus*). *Genetics*, 146(3), 1071.
- MacMillan, K. L. (1983). Post-partum interval to oestrus in monozygous twin cows and possible effects of maternal bonding. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 26(4), 451-454.
- MacNeil, M. D., Cronin, M. A., Blackburn, H. D., Richards, C. M., Lockwood, D. R., & Alexander, L. J. (2007). Genetic relationships between feral cattle from Chirikof Island, Alaska and other breeds. *Animal genetics*, 38(3), 193-197.
- Mapston, M. (2007). Feral hogs in Texas.
- Massei, G., Koon, K. K., Benton, S., Brown, R., Gomm, M., Orahood, D. S., Pietravalle, S., & Eckery, D. C. (2015). Immunocontraception for Managing Feral Cattle in Hong Kong.

- Mauget, R. (1981). Behavioural and reproductive strategies in wild forms of *Sus scrofa* (European wild boar and feral pigs). In *The welfare of pigs* (pp. 3-15). Springer Netherlands.
- McCort, W. D. (1984). Behavior of feral horses and ponies. *Journal of Animal Science*, 58(2), 493-499.
- McDonnell, S. M. (1998). Reproductive behavior of donkeys (*Equus asinus*). *Applied Animal Behaviour Science*, 60(2), 277-282.
- McDonnell, S. M. (2000). Reproductive behavior of stallions and mares: comparison of free-running and domestic in-hand breeding. *Animal reproduction science*, 60, 211-219.
- McGreevy, P. (2012). *Equine Behavior: A Guide for Veterinarians and Equine Scientists*. Elsevier Health Sciences.
- McKnight, T. L. (1959). The feral horse in Anglo-America. *Geographical review*, 506-525.
- Meese, G. B., & Ewbank, R. (1973). The establishment and nature of the dominance hierarchy in the domesticated pig. *Animal Behaviour*, 21(2), 326-334.
- Meikle, D. B., Drickamer, L. C., Vessey, S. H., Arthur, R. D., & Rosenthal, T. L. (1996). Dominance rank and parental investment in swine (*Sus scrofa domesticus*). *Ethology*, 102(8), 969-978.
- Mendl, M., Zanella, A. J., Broom, D. M., & Whittemore, C. T. (1995). Maternal social status and birth sex ratio in domestic pigs: an analysis of mechanisms. *Animal Behaviour*, 50(5), 1361-1370.
- Menzies, F. D., Bryson, D. G., McCallion, T., & Matthews, D. I. (1996). Mortality in cattle up to two years old in Northern Ireland during 1992. *Veterinary record*, 138, 618-621.
- Merino, M. L., & Carpinetti, B. N. (2003). Feral pig *Sus scrofa* population estimates in Bahía Samborombón conservation area, Buenos Aires province, Argentina. *Mastozool Neotrop*, 10, 269-275.
- Micol, T., & Jouventin, P. (1995). Restoration of Amsterdam Island, South Indian Ocean, following control of feral cattle. *Biological Conservation*, 73(3), 199-206.
- Middleton, B. A., & Mason, D. H. (1992). Seed herbivory by nilgai, feral cattle, and wild boar in the Keoladeo National Park, India. *Biotropica*, 538-543.
- Miller, R. (1983). Habitat use of feral horses and cattle in Wyoming's Red Desert. *Journal of Range Management*, 195-199.
- Miller, R. M. (1995). The dominance hierarchy. *Journal of Equine Veterinary Science*, 15(11), 467-468.
- Mills, D. S., & Clarke, A. (2007). Housing, management and welfare. In *The welfare of horses* (pp. 77-97). Springer Netherlands.
- Mills, D. S., & Nankervis, K. J. (2013). *Equine behaviour: principles and practice*. John Wiley & Sons.
- Moehlman, P. D. (1998a). Behavioral patterns and communication in feral asses (*Equus africanus*). *Applied Animal Behaviour Science*, 60(2), 125-169.
- Moehlman, P. D. (1998c). Feral asses (*Equus africanus*): intraspecific variation in social organization in arid and mesic habitats. *Applied Animal Behaviour Science*, 60(2), 171-195.

- Moehlman, P. D., Fowler, L. E., & Roe, J. H. (1998b). Feral asses (*Equus africanus*) of Volcano Alcedo, Galapagos: behavioral ecology, spatial distribution, and social organization. *Applied Animal Behaviour Science*, 60(2), 197-210.
- Morrant, A. J., & Dun, R. B. (1960). Artificial insemination of sheep. *Australian Veterinary Journal*, 36(1), 1-7.
- Notzke, C. (2013). An exploration into political ecology and nonhuman agency: The case of the wild horse in western Canada. *The Canadian Geographer/Le Géographe canadien*.
- O'Brien, P. H. (1984). Feral goat home range: influence of social class and environmental variables. *Applied Animal Behaviour Science*, 12(4), 373-385.
- Ostermann-Kelm, S. D., Atwill, E. A., Rubin, E. S., Hendrickson, L. E., & Boyce, W. M. (2009). Impacts of feral horses on a desert environment. *BMC ecology*, 9(1), 22.
- Pacheco, M. A., & Herrera, E. A. (1997). Social structure of feral horses in the llanos of Venezuela. *Journal of Mammalogy*, 78(1), 15-22.
- Papachristou, T. G., Platis, P. D., & Nastis, A. S. (2005). Foraging behaviour of cattle and goats in oak forest stands of varying coppicing age in Northern Greece. *Small Ruminant Research*, 59(2), 181-189.
- Parkes, J. P. (1984). Feral goats on Raoul Island. I. Effect of control methods on their density, distribution, and productivity. *New Zealand Journal of Ecology*, 7, 85-94.
- Parkes, J. P. (1990). Eradication of feral goats on islands and habitat islands. *Journal of the Royal Society of New Zealand*, 20(3), 297-304.
- Pavlov, P. M., & Edwards, E. C. (2014). Feral pig ecology in Cape Tribulation National Park, North Queensland, Australia. *Journal of Mountain Ecology*, 3.
- Petersen, H. V., Vestergaard, K., & Jensen, P. (1989). Integration of piglets into social groups of free-ranging domestic pigs. *Applied Animal Behaviour Science*, 23(3), 223-236.
- Phillips, C. (2008). *Cattle behaviour and welfare*. John Wiley & Sons.
- Powell, D. M. (2008). Female–female competition or male mate choice? Patterns of courtship and breeding behavior among feral horses (*Equus caballus*) on Assateague Island. *Journal of Ethology*, 26(1), 137-144.
- Powell, D. M., Danze, D. E., & Gwinn, M. A. (2006). Predictors of biting fly harassment and its impact on habitat use by feral horses (*Equus caballus*) on a barrier island. *Journal of ethology*, 24(2), 147-154.
- Price, E. O. (1984). Behavioral aspects of animal domestication. *Quarterly Review of Biology*, 1-32.
- Reale, D., Bousses, P., & Chapuis, J. L. (1996). Female-biased mortality induced by male sexual harassment in a feral sheep population. *Canadian Journal of Zoology*, 74(10), 1812-1818.
- Reid, S. W., Godley, B. J., Henderson, S. M., Lawrie, G. J., Lloyd, D., Small, K., Swannie, N., & Thomas, R. L. (1997). Ecology and behaviour of the feral donkey, *Equus asinus*, population of the Karpas Peninsula, northern Cyprus. *Zoology in the Middle East*, 14(1), 27-36.

- Robinson, M. R., & Kruuk, L. E. (2007). Function of weaponry in females: the use of horns in intrasexual competition for resources in female Soay sheep. *Biology Letters*, 3(6), 651-654.
- Rubenstein, D. I. (1981). Behavioural ecology of island feral horses. *Equine Veterinary Journal*, 13(1), 27-34.
- Ruckstuhl, K. E. (1998). Foraging behaviour and sexual segregation in bighorn sheep. *Animal Behaviour*, 56(1), 99-106.
- Rudge, M. R. (1970). Mother and kid behaviour in feral goats (*Capra hircus* L.). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 27(6), 687-692.
- Rudman, R. (1998). The social organisation of feral donkeys (*Equus asinus*) on a small Caribbean island (St. John, US Virgin Islands). *Applied Animal Behaviour Science*, 60(2), 211-228.
- Rudman, R., & Keiper, R. R. (1991). The body condition of feral ponies on Assateague Island. *Equine veterinary journal*, 23(6), 453-456.
- Ruffner, G. A., & Carothers, S. W. (1982). Age structure, condition and reproduction of two *Equus asinus* (Equidae) populations from Grand Canyon National Park, Arizona. *The Southwestern Naturalist*, 403-411.
- Rutherford, K. M. D., Baxter, E. M., D'Eath, R. B., Turner, S. P., Arnott, G., Roehe, R., Ask, B., Sandøe, P., Moustsen, V. A., Thorup, F., Berg, P., Lawrence, A. B., & Edwards, S. A. (2013). The welfare implications of large litter size in the domestic pig I: biological factors. *Animal Welfare*, 22(2), 199-218.
- Salter, R. E., & Hudson, R. J. (1979). Feeding ecology of feral horses in western Alberta. *Journal of Range Management*, 221-225.
- Salter, R. E., & Hudson, R. J. (1980). Range relationships of feral horses with wild ungulates and cattle in western Alberta. *Journal of Range Management*, 266-271.
- Salter, R. E., & Hudson, R. J. (1982). Social organization of feral horses in western Canada. *Applied Animal Ethology*, 8(3), 207-223.
- Samarakone, T. S., & Gonyou, H. W. (2009). Domestic pigs alter their social strategy in response to social group size. *Applied Animal Behaviour Science*, 121(1), 8-15.
- Santiapillai, C., Wijeyamohan, S., & Ashby, K. R. (1999). The ecology of a free-living population of the ass (*Equus africanus*) at Kalpitiya, Sri Lanka. *Biological conservation*, 91(1), 43-53.
- Sato, S., & Tarumizu, K. (1993). Heart rates before, during and after allo-grooming in cattle (*Bos taurus*). *Journal of Ethology*, 11(2), 149-150.
- Scowcroft, P. G., & Giffin, J. G. (1983). Feral herbivores suppress mamane and other browse species on Mauna Kea, Hawaii. *Journal of Range Management*, 638-645.
- Seddon, P. J., Griffiths, C. J., Soorae, P. S., & Armstrong, D. P. (2014). Reversing defaunation: restoring species in a changing world. *Science*, 345(6195), 406-412.
- Servanty, S., Gaillard, J. M., 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(2), 427-432.

- Shackleton, D. M., & Shank, C. C. (1984). A review of the social behavior of feral and wild sheep and goats. *Journal of Animal Science*, 58(2), 500-509.
- Schuyler, P. T., Garcelon, D. K., & Escover, S. (2002). Eradication of feral pigs (*Sus scrofa*) on Santa Catalina island, California, USA. *Veitch, CR and MN Clout. Turning the tide: the eradication of invasive species. IUCN Species Specialist Group. IUCN, Gland Switzerland and Cambridge, UK (see <http://www.issg.org/Eradicat.html>), 274-286.*
- Sigurjónsdóttir, H., Van Dierendonck, M. C., Snorrason, S., & Thórhallsdóttir, A. G. (2003). Social relationships in a group of horses without a mature stallion. *Behaviour*, 140(6), 783-804.
- Solaiman, S. G. (2010). *Goat science and production*. Wiley-Blackwell.
- Spatz, G., & Mueller-Dombois, D. (1973). The influence of feral goats on koa tree reproduction in Hawaii Volcanoes National Park. *Ecology*, 870-876.
- Stronge, D. C., Fordham, R. A., & Minot, E. O. (1997). The foraging ecology of feral goats *Capra hircus* in the Mahoenui giant weta reserve, southern King Country, New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology*, 81-88.
- Špinka, M. (2009). Behaviour of pigs. *Jensen, P.(eds.)*, 177-191.
- Taylor, R. B., & Uvalde, T. X. (1999). Seasonal diets and food habits of feral swine. *FERAL SWINE*.
- Telezhenko, E., Lidfors, L., & Bergsten, C. (2007). Dairy cow preferences for soft or hard flooring when standing or walking. *Journal of dairy science*, 90(8), 3716-3724.
- Trivers, R. L., & Willard, D. E. (1973). Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science*, 179(4068), 90-92.
- Turner, S. P., Horgan, G. W., & Edwards, S. A. (2001). Effect of social group size on aggressive behaviour between unacquainted domestic pigs. *Applied Animal Behaviour Science*, 74(3), 203-215.
- Tyler, S. J. (1972). The behaviour and social organization of the New Forest ponies. *Animal Behaviour Monographs*, 5, 87-196.
- Van Dierendonck, M. C., DeVries, H., & Schilder, M. B. (1994). An analysis of dominance, its behavioural parameters and possible determinants in a herd of Icelandic horses in captivity. *Netherlands Journal of Zoology*, 45(3), 362-385.
- Van Vuren, D. (1992, March). Eradication of feral goats and sheep from island ecosystems. In *Proceedings of the Fifteenth Vertebrate Pest Conference 1992*(p. 82).
- Vega-Pla, J. L., Calderón, J., Rodríguez-Gallardo, P. P., Martínez, A. M., & Rico, C. (2006). Saving feral horse populations: does it really matter? A case study of wild horses from Doñana National Park in southern Spain. *Animal genetics*, 37(6), 571-578.
- Veissier, I., Capdeville, J., & Delval, E. (2004). Cubicle housing systems for cattle: Comfort of dairy cows depends on cubicle adjustment. *Journal of animal science*, 82(11), 3321-3337.
- Víchová, J., & Bartoš, L. (2005). Allosuckling in cattle: Gain or compensation? *Applied Animal Behaviour Science*, 94(3), 223-235.

*Warmuth, V., Eriksson, A., Bower, M. A., Barker, G., Barrett, E., Hanks, B. K., Li, S., Lomitashvili, D., Ochir-Goryaeva, M., Sizonov, G. V., Soyonov, V., & Manica, A. (2012). Reconstructing the origin and spread of horse domestication in the Eurasian steppe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(21), 8202-8206.

Weeks, J. W., Crowell-Davis, S. L., Caudle, A. B., & Heusner, G. L. (2000). Aggression and social spacing in light horse (*Equus caballus*) mares and foals. *Applied Animal Behaviour Science*, 68(4), 319-337.

Wells, S. M., & Goldschmidt-Rothschild, B. (1979). Social behaviour and relationships in a herd of Camargue horses. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 49(4), 363-380.

Winton, C. L., Hegarty, M. J., McMahon, R., Slavov, G. T., McEwan, N. R., Davies-Morel, M. C., Morgan, Ch. M., Powell, W., & Nash, D. M. (2013). Genetic diversity and phylogenetic analysis of native mountain ponies of Britain and Ireland reveals a novel rare population. *Ecology and evolution*, 3(4), 934-947.

Wood, G. W., Mengak, M. T., & Murphy, M. (1987). Ecological importance of feral ungulates at Shackleford Banks, North Carolina. *American Midland Naturalist*, 236-244.

Woodward, S. L. (1979). The social system of feral asses (*Equus asinus*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 49(3), 304-316.

Zeder, M. A., & Hesse, B. (2000). The initial domestication of goats (*Capra hircus*) in the Zagros Mountains 10,000 years ago. *Science*, 287(5461), 2254-2257

9. Přílohy

Příloha 1

Tabulka 1 – Rozmístění ferálních populací ve světě

Druh	Kontinent	Lokalita	Velikost populace
<i>Equus caballus</i>	Severní Amerika	USA - Kalifornie - Státní park Anza-Borrego Desert - Coyote Canyon (Ostermann-Kelm et al., 2009)	30
		USA - Oregon - Beauty Butte Herd Management Area (Asa, 1999)	167
		USA - Nevada - Bureau of Land Management Area, Virginia Mountain Range, Granite Range (Berger, 1983; Asa, 1999, Gray et al., 2012)	320, 1 400, 129
		USA - Severní Karolína - Shackleford Banks, ostrov Carrot - Bird Shoal (Rubenstein, 1981; Hoffmann, 1985; Wood et al., 1987)	81 - 108, 24 - 50
		USA - Maryland, Virginia – ostrov Assateague (Haupt & Keiper, 1982; Rudman & Keiper, 1991; Powell et al., 2006; Powell, 2008)	47 - 173
		USA - Arizona - Grand Canyon (Berger, 1977)	78
		USA - Montana/Wyoming - Pryor Mountain (Feist & McCullough, 1976)	270
		USA - Wyoming – Red Desert (Miller, 1983)	270 - 660
		Kanada - BC - Chilcotin Plateau, Alberta - Rocky Mountain Foothills, Saskatchewan - Bronson Forest (Salter & Hudson, 1979, 1980; Girard et al., 2013; Notzke, 2013)	400, 200, //
	Kanada - Nové Skotsko – ostrov Sable (Contasti et al., 2013)	390 - 484	
	Jižní Amerika	Venezuela - Hato El Frió (Pacheco & Herrera, 1997)	~59
	Evropa	Velká Británie – Národní park Exmoor (Linklater, 2000)	68 (dospělí jedinci)
		Velká Británie - ostrov Rùm (Clutton-Brock et al., 1976)	~20
		Velká Británie - Wales - Národní park Snowdonia (Winton et al., 2013)	~300
		Francie – Camargue (Feh & de Mazières, 1993)	22 (dospělí jedinci)
		Španělsko – Národní park Doñana (Vega-Pla et al., 2006)	55
	Asie	Japonsko - ostrov Yururi (Kimura, 1998)	18 - 19
		Japonsko – ostrov Kyushu - Cape Toi (Kaseda & Khalil, 1996; Khalil & Kaseda, 1997)	88 - 91
	Oceánie	Austrálie – MacDonnell Ranges (Linklater, 2000)	80
		Austrálie – národní parky Austrálských Alp - Currango, Big Boggy, Cowombat (Dawson & Hone, 2012)	53 - 109
Austrálie - Severní teritorium - Tempe Downs Station (Kampmann et al., 2013)		1 424	
NZ – Aupouri Forest (Linklater, 2000)		129	
NZ - Kaimanawa Ranges (Linklater, 1998; Cameron et al., 1999; Linklater et al., 1999; Linklater & Cameron, 2000; Cameron et al., 2003; Hampson et al., 2013a,b)		100 - 413	
<i>Equus asinus</i>	Severní Amerika	USA – Kalifornie – Death Valley, Chemehuevi Mountains, Mohave Desert (Woodward, 1979; Johnson et al., 1987; Moehlman, 1998a,c)	237, 80, 631
		USA - Arizona - Národní park Grand Canyon (Ruffner & Carothers, 1982)	~143
		USA - Georgia – ostrov Ossabaw (Moehlman, 1998a,b)	40
		USA - Panenské ostrovy – ostrov Svatý Jan (Rudman, 1998)	//
	Jižní Amerika	Ekvádor – Galapážské souostroví – ostrovy Santiago a Isabela (Alcedo Volcano) (Moehlman, 1998b; Cruz et al., 2005; Carrion et al., 2007) †	†
		Ekvádor - Galapážské souostroví - ostrovy Santa Cruz, Floreana, San Cristobal a Isabela (Sierra Negra Volcano) (Carrion et al., 2007)	//
	Evropa	Kypr - poloostrov Karpas (Reid et al., 1997)	300 - 400
	Asie	Srí Lanka – poloostrov Kalpitiya (Santiapillai et al., 1999)	877
Oceánie	Austrálie – Severní teritorium - Victoria River region (Choquenot, 1991)	150	

<i>Sus scrofa</i>	Severní Amerika	USA – Kalifornie – Santa Catalina, Sacramento Valley, Státní park Salt Point (Barrett, 1982; Schuyler et al., 2002; Cushman et al., 2004)	272, 50 - 100, //
		USA - Georgia – ostrov Ossabaw, Butlerův ostrov, ostrov Champney (Hanson & Karstad, 1959; Hagen & Kephart, 1980)	//
		USA - Havaj - Národní park Hawaii Volcanoes (Baker, 1979)	//
		USA – Texas – Rio Grande Plains, South Texas Plains, Chaparral Wildlife Management Area (Taylor et al., 1998; Gabor et al., 1999; Cooper et al., 2010)	197, //, //
	Jižní Amerika	Argentina - Buenos Aires - Bahía Samborombón Conservation Area (Merino & Carpinetti, 2003)	3 427
		Ekvádor - Galapážské souostroví - ostrov Santiago (Cruz et al., 2005) †	†
	Evropa	Kypr - poloostrov Karpas (Reid et al., 1997)	//
	Oceánie	Austrálie – Nový Jižní Wales, Queensland (Cowled et al., 2008)	306
		Austrálie - Queensland - Národní park Cape Tribulation (Pavlov & Edwards, 2014)	61
		Austrálie – Národní park Namadgi (Hone, 2002)	//
NZ – ostrov Auckland, Jižní ostrov - Nelson, Marlborough, North Canterbury a South Canterbury (Challies, 1975; Dzięciołowski et al., 1992)		74	
<i>Bos taurus</i> <i>Bos indicus</i>	Severní Amerika	USA – Aljaška – ostrov Chirikof (MacNeil et al., 2007)	21
		USA - Severní Karolína - Shackleford Banks (Wood et al., 1987)	64 - 89
		USA - Wyoming – Red Desert (Miller, 1983)	13 - 414
		USA - Kalifornie - Sacramento Valley (Barrett, 1982)	//
		Mexiko - Chihuahuan Desert (Hernández et al., 1999)	~1 000
	Evropa	Skotsko – Orkneje – ostrov Swona (Hall & Moore, 1986)	33
		Francie - ostrov Amsterdam (Daycard, 1990; Berteaux & Micol, 1992; Berteaux, 1993; Micol & Jouventin, 1995)	2 000 ± 100 - 532
		Španělsko - Biologická rezervace Doñana (Lazo & Soriguer, 1993; Lazo, 1994)	191
	Asie	Čínská lidová republika - Hong Kong - ostrov Lantau, Sai Kung/ Ma On Shan, Central New Territories, Northeast New Territories (Massei et al., 2015)	//
		Indická republika - Národní park Keoladeo (Middleton & Mason, 1992)	//
	Oceánie	NZ - ostrovy Enderby a Campbell (Challies, 1975; Dilks & Wilson, 1979)	//, 11 - 20
	<i>Capra hircus</i>	Severní Amerika	USA - Havaj - Národní park Hawaii Volcanoes (Spatz & Mueller-Dombois, 1973)
USA - Havaj - Mauna Kea (Scowtoft & Giffin, 1983) †			†
USA - Severní Karolína - Shackleford Banks (Wood et al., 1987)			100 - 150
Jižní Amerika		Ekvádor - Galapážské souostroví - Rabida, Santa Fé (Hamann, 1979) †	†
		Ekvádor - Galapážské souostroví - Española, Marchena, Pinta (Hamann, 1979)	< 100 - ≥ 2 000
Evropa		Velká Británie - Národní přírodní rezervace Rùm (Boyd, 1981)	86 - 185
Oceánie		Austrálie - Queensland - ostrov Moreton (O'Brien, 1984)	99
		NZ - ostrovy - Great Barrier, Arapawa, Forsyth, Auckland, Rakitu, Kaikoura, Stephenson (Challies, 1975; Parkes, 1990)	//
		NZ - ostrovy - Raoul, Kapiti, Great, Macauley, Maud, Ocean, South East, Cuvier, Whale, Mokoia, Burgess, Herekopare, Ernest (Parkes, 1984; Parkes, 1990) †	†
		NZ - ostrovy - Nukutaunga, East, Rurima (Parkes, 1984; Parkes, 1990) †	†
	NZ - Ruahine Ranges, Rimutaka Range (Rudge, 1970; Alley et al., 1995)	>109, //	
NZ - King Country - Mahoenui giant weta reserve (Stronge et al., 1997)	29		
<i>Ovis aries</i>	Severní Amerika	USA - Severní Karolína - Shackleford Banks (Wood et al., 1987)	104 - 144
		USA - Havaj - Mauna Kea (Scowtoft & Giffin, 1983) †	†
	Evropa	Skotsko - St. Kilda - Hirta (Boyd et al., 1964; Lindström et al., 2002; Robinson & Kruuk, 2007)	600 – 1 400
		Francie - Kergueleny - Île Longue (Reale et al., 1996)	1 000
Oceánie	NZ - ostrov Campbell (Dilks & Wilson, 1979)	596 – 2 861	

Vysvětlivky: † - populace byla vyhubena, // - není znám údaj o početnosti populace