

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

Studijní program: Biologie  
Studijní obor: Zoologie



**Bc. Tomáš Peterka**

Charakteristika interindividuálního vztahu (přítel vs. konkurent) jelena evropského a její vliv na agonistické chování a endokrinní zpětnou vazbu

Characteristics of inter-individual relationship (friend vs. rival) in red deer and its effect on agonistic behavior and endocrinological feedback

Diplomová práce

Vedoucí závěrečné práce: prof. Ing. Luděk Bartoš, DrSc.

Praha, 2014

**Prohlášení:**

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

V Praze, 14. 8. 2014

Podpis:

Poděkování:

Rád bych zde poděkoval svému školiteli prof. Ing. Luďkovi Bartošovi, DrSc za zajímavé téma, vedení práce a pomoc při jejím zpracování. Dále zaměstnancům oddělení etologie VÚŽV v Praze – Uhřetěvesi, kteří mi byli během experimentu nápomocni při získávání telemetrických dat a pravidelných manipulacích s jeleny.

Děkuji Báře Lepkové za neustálou podporu a také své rodině a přátelům za pochopení a podporu během celého již sedmnáctiletého studia.

## Abstrakt

Samci jelena evropského se během roku sdružují do mládeneckých skupin. Sociální postavení jedince – rank – je v takové skupině značně nestabilní. Předchozí experimenty prokázaly, že sociální postavení modulované agonistickým chováním ovlivňuje parožní růst jelena a klíčové události parožního cyklu. Paroží je sekundárním pohlavním znakem čeledi jelenovitých a jednou z nejrychleji rostoucích tkání u obratlovců. Jeho vývoj je řízen samčím pohlavním hormonem, testosteronem. V našem experimentu jsme pozorovali agonistické chování skupiny 19 jelenů. Samci byli vybaveni GPS obojky a pozorování probíhalo po dvě hodiny ráno a večer, jednou až dvakrát týdně od konce května do konce srpna. V pravidelných intervalech byli jeleni manipulováni pro odběr krevních vzorků a telemetrických dat. Po statistické analýze získaných dat se ukázalo, že v rámci mládenecké skupiny udržuje 13 jelenů průměrnou vzdálenost mezi sebou do 22 metrů. Tito jedinci – nejbližší společníci se liší v počtu agonistických interakcí. Ti, co dosáhli 8 nebo méně označujeme jako Přátele, zatímco podskupinu druhých, dosáhnuvších mnohonásobně více interakcí, klasifikujeme jako Konkurenty. Zjistili jsme, že počet interakcí byl závislý na průměrné vzdálenosti mezi samci uvnitř skupin (Přátelé a Konkurenti). Konkurenti se zvětšující se vzdáleností zvyšovali počet interakcí, zatímco u Přátel se nic podobného nepotvrdilo. Průměrná vzdálenost mezi jedinci byla pozitivně korelována s věkem.

Zdá se tedy, že mládenecká skupina jelenů je složená z podskupin. Podskupina nejbližších společníků se dále dělí na Přátele a Konkurenty. Obě kategorie udržují obdobnou interindividuální vzdálenost, nicméně Konkurenti se snaží vyhýbat. Když už se k sobě dostanou, častěji se napadají.

Klíčová slova: jelen evropský, agonistické chování, sociální postavení, interindividuální vzdálenosti, Přátelé, Konkurenti

## Abstract

Red deer males aggregate during the period of antler growth to bachelor groups. Social position – Rank – is unstable in these groups. Previous experiments revealed that rank modulated by agonistic behaviour influence the antler growth and antler cycle timing. Antlers are the secondary sexual characteristics of the deer family and one of the fastest growing tissue in vertebrate taxa. Their development is modulated by androgenic hormone, testosterone. In our experiment, we observed agonistic behaviour of 19 males. They were equipped with GPS collar and observation lasted for two hours in the evening and in the morning, once or twice a week from the end of May to the end of August. Deer were handled regularly for blood samples and downloading the telemetry data from collars. Based on a statistical analysis we found that in our bachelor group 13 stags kept similar interindividual distances which did not exceed the 22 metres level. These stags – the closest associates – differed in the sum of agonistic interactions. Those who reached 8 or less interactions were called Friends, while subgroup of the others reaching much more interactions were classified as Rivals. We found that number of interactions depended on average distance among males in groups (Friends and Rivals).

Rivals with increasing distance increased the number of interactions, while Friends did not show this trend. Average distance between stags was positively correlated with age. It seems that bachelors group of stags is composed of subgroups. Subgroup of closest associates can be divided on Friends and Rivals. Both categories kept the same distances, however Rivals tended to avoid each other. But when they did get closer they usually attacked each other.

Key words: red deer, agonistic behaviour, rank, interindividual distances, Friends, Rivals

## Obsah

1	Úvod.....	7
1.1	Obecný úvod k druhu.....	8
1.2	Sociální postavení jedince ve skupině - Rank.....	12
1.3	Agonistické chování .....	15
1.4	Hormony .....	17
1.4.1	Hormonální regulace.....	18
1.4.1.1	Testosteron.....	18
1.4.1.2	Kortizol .....	19
1.4.1.3	Inzulinu podobný růstový faktor 1 (IGF1) .....	20
1.5	Telemetrické obojky .....	21
1.6	Závěr literárního přehledu .....	22
2	Cíle práce.....	23
4	Metodika.....	24
4.1	Popis chovu.....	24
4.2	Sběr dat .....	24
4.2.1	Pozorování .....	24
4.2.2	Manipulace se zvířaty .....	25
4.3	Statistické zpracování .....	26
5	Výsledky.....	28
5.1	GLMM .....	28
6	Diskuse.....	35
7	Závěr.....	37
9	Použitá literatura .....	40

## 1 Úvod

Jelen evropský (*Cervus elaphus*) je početným volně žijícím kopytníkem. Samci během růstu paroží formují mládenecké skupiny, ve kterých je značně nestabilní sociální postavení, které je modulované agonistickým chováním. Mnohé studie dokládají vztah mezi sociálním postavením a charakteristikami paroží (Bartoš & Hyánek 1982a,b). Dominantní jedinci dosahují větší velikosti paroží a klíčové události parožního cyklu u nich nastávají dříve (Bartoš 1980; Bartoš 1985a) Hlavní roli v regulaci má zde samčí pohlavní hormon testosteron (Bartoš 1980). Paroží jako sekundární pohlavní znak podléhá pohlavnímu výběru. Je zároveň hojně studováno kvůli výjimečné schopnosti regenerovat (Price & Allen 2004; Price et al. 2005; Kierdorf et al. 2009; Cegielski et al. 2009).

## 1.1 Obecný úvod k druhu

Jelen evropský (*Cervus elaphus*) Linnaeus, 1758 je početným a široce rozšířeným kopytníkem primárně eurasijské temperátní oblasti. Na severu dosahuje rozšířením přibližně 60° s. s., nejjihnější oblastí výskytu jsou populace v Alžírsku, Tunisu a populace v pohoří Zagros v Íránu. Byl introdukován do několika oblastí: na Nový Zéland, do Austrálie, Argentiny a Chile (iucnredlist.org, 2014).

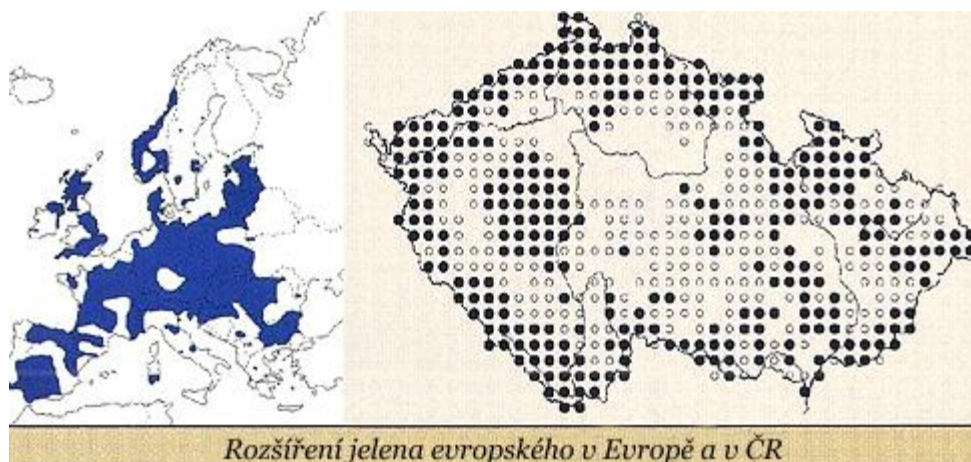


Figure 1 mapa rozšíření převzata a upravena dle Červeného (2010)

Biotopem mu vyhovují jak listnaté a jehličnaté porosty, tak otevřené plochy, louky a pastviny (Koubek a Zima 1999, in Mitchell-Jones et al. 1999). To odráží i potravní preference jelena. V lesních celcích více okusuje stromy a keře, kdežto v otevřených plochách spásá traviny. V současnosti některé studie upouštějí od chápání druhu jako spásáče a uvádějí variabilitu v potravních preferencích (Krojerová-Prokešová et al. 2010).

Hmotnost jelenů se pohybuje v rozmezí od 80 do 250 kilogramů s délkou 1,6 až 2,7 metru a výškou v kohoutku do 1,5 metru. Laně jsou z pravidla lehčí a nižší. Zbarvení jedinců se pohybuje od letní červenohnědé až po hnědošedou zimní srst. Paroží samců má dvě hlavní lodyhy s výsadami a dosahuje obvykle hmotnosti do 13 kilogramů (Anděra a Horáček 2005). Nicméně v některých populacích mohou být významné rozdíly ve hmotnosti a velikosti jelena i paroží. Základem paroží hmoty je kostní tkáň, která je během růstu pokryta jemnou kůží, lýčím. Po skončení růstu paroží kůže pokrývající paroh odumírá a jeleni se jí zbavují odíráním o vegetaci (vytloukají). Vzápětí po shoení paroží tkáň regeneruje ze stálých pučnic, výčnělku



kosti čelní (Li & Suttie 2001). Proces opětovného růstu je podmíněný aktivací kmenových buněk z perioste pučnice (Kierdorf et al. 2009). Vývoj parožní tkáně není závislý jen na stáří jelena, jak je často v obecném povědomí. Faktorů zodpovědných za velikost paroží je mnoho. Výraznou roli hraje samozřejmě výživa (Gaspar-López et al. 2010), ale též například sociální postavení (Bartoš et al. 1987; Bartoš 1990).

Paroží, které je autapomorfii čeledi (Gilbert et al. 2006), je nejrychleji rostoucí kostní tkání u obratlovců (Gomez et al. 2013). Price & Allen (2004) dokonce paroží označují za nejrychleji rostoucí orgán v celé živočišné říši. U jelena evropského může denní přírůstek dosáhnout až 0,67 cm, jak odhadl Gomez et al. (2013) na základě práce Gaspara-Lópeze et al. (2010). U ostatních druhů cervidů se rychlosti liší (viz Bubenik et al. 2000; Gomez et al. 2013).

Z taxonomického hlediska není snadné vymezit druhy a subspecie v tomto komplexu. Obecně se autoři shodují na existenci několika geograficky odlišených větví. Ludt et al. (2004) uvádí pro druh *C. elaphus sensu lato* asijsko-americkou větev se třemi subspeciemi, euroasijskou se čtyřmi a větev centrální Asie s jedním až dvěma poddruhy. Dělení na čtyři skupiny navrhuje Pitra et al. (2004). Na druhou stranu, IUCN (iucnredlist.org, 2014) uvádí jelena evropského pod druhem jediným. Nově pozměněné názvy jelenovitých vydané v periodiku Lynx (Pluháček et al. 2011) uvádí větve následovně: asijsko-americkou - wapiti (*C. canadensis*), euroasijskou - jelena evropského a středoasijskou – jelena středoasijského (*C. yarkandensis*). Jelen evropský je pak uveden s devíti poddruhy. Podrobnější taxonomické shrnutí přesahuje rozsah tohoto úvodu a pro porozumění kontextů předkládané práce jsou uvedené informace dostatečné.

Živočich podobný recentním cervidům se oddělil od zvířat podobných spíše žirafovitým asi před třiceti miliony let. Nejpůvodnější druhy byli spíše menší nebo střední velikosti a samci byli vybaveni dlouhými horními caniny podobně jako recentní srnčík (*Hydropotes inermis*.) První opravdový cervid se v Eurasii objevil zhruba před dvaceti miliony lety a připomínal spíše dnešní kabary (Clutton-Brock, Albon 1989). To je v rozporu s novějším názorem Gilberta et al. (2006). Ti tvrdí, že předek jelenovitých žil v otevřených habitatech a samci nosili paroží se třemi výsadami a postrádaly zvětšené horní caniny, kterými jsou naopak kabaři vybaveni. Před patnácti miliony lety došlo k výraznému rozšíření druhů

s anuální výměnou parohů v Eurasii a biotop bažinatých křovin vystřídalý sušší lesní oblastí (Clutton-Brock, Albon 1989).

Během roku se jeleni většinou sdružují do pohlavně oddělených skupin. Laně udržují příbuzenské skupiny spolu s kolouchy. Takové skupiny se dále mohou seskupovat do větších stád, která jsou ale velice nestabilní. Přítomnost v takových skupinách je ovlivněna pohlavím (Clutton-Brock, Albon 1989). Samice v rodinných skupinách zpravidla zůstávají, kdežto mladí samci jsou nejdéle do tří let ze skupiny vyháněni. Mladí jeleni proto formují takzvané mládenecké skupiny, které udržují celoročně kromě období říje (Clutton-Brock et al. 1982). Starší jedinci jsou většinou samotáři. U harému laní se tak setkávají neznámí samci, kteří často měří své síly.

Reprodukční systém jelenů evropských je převážně polygynie, obrana harému, ačkoliv bylo popsáno za výjimečných ekologických podmínek i teritoriální chování (Carranza et al. 1996). Skupina samic si vybírá říjiště podle potravní nabídky. Samec, který je držitelem harému, se s laněmi během estru páří a odhání soky. Takovou roli ale obvykle zastávají jeleni středního věku. Mladší a starší jedinci (do čtyř let a nad jedenáct let věku) musejí vsadit na alternativní reprodukční strategii a zpravidla se snaží spářit s laněmi oddělenými od harému, nebo se je i sami aktivně snaží oddělit (Clutton-Brock et al. 1982). V důsledku obrany harému, omezení příjmu potravy a celkové změny aktivity během období říje ztrácejí říjící samci přes 80% tělesného tuku, což je až 20% hmotnosti (Clutton-Brock, Albon 1989).

Během říje jeleni hojně troubí. Častá vokalizace je i součástí obrany harému, kdy se samci troubením snaží dát najevo svou přítomnost. Pokud se samec dočká odpovědi, jeleni se troubením nějaký čas navzájem měří a často příchozí odstoupí. Pokud se přiblíží, troubení se stupňuje a ne zřídka po chvíli přejde do paralelního pochodu. Ten je orientován často v pravém úhlu k oběma příchozím. Během něj může kterýkoliv ze soupeřů sklonit hlavu s parožím a otočit se k rivalovi, což bývá promptně následováno i druhým ze soupeřů. To má za následek sérii kroužení a přetlačování. Během dlouhých soubojů může docházet i k momentům kdy se oba jeleni na okamžik vzdálí, aby vzápětí opět sklonili hlavy k boji. Celé střetnutí končí zpravidla tehdy, když se jeden z páru otočí a rychle se snaží vzdálit. Nežádka je několik desítek metrů pronásledován vítězem (Clutton-Brock et al. 1982).

Jelen evropský je významným lovným druhem a v poslední době se zvětšuje i počet jedinců farmově chovaných k produkci masa. Počty volně žijící zvěře, mnohde přikrmované

během zimního období, se dostávají do střetu s lesnickými zájmy. Mnohá rizika, která ohrožují populace, nejsou primárně dobře rozpoznatelná. Možné křížení s ostatními druhy (poddruhy) jako je například wapiti (*C. canadensis*), nebo sika (*C. nippon*) (Bartos & Zirovnicky 1981) způsobuje nenávratné poškození genofondu (iucnredlist.org, 2014).

## 1.2 Sociální postavení jedince ve skupině - Rank

Mladí jeleni, jak již bylo uvedeno výše, formují během období růstu paroží nestabilní mládenecké skupiny (*bachelor groups*) (Clutton-Brock et al. 1982). Sociální postavení jelena v takové skupině je ovlivňováno jeho chováním. To, které mu zpravidla umožní v hierarchii postoupit výše, tedy to, které v sobě zahrnuje všechny prvky aktivního i pasivního bojového chování mezi příslušníky jednoho druhu, se označuje jako agonistické. Hrozby a útoky probíhají během celého roku, ale některá období jsou na tyto události daleko bohatší. Mezi ně patří období shazování paroží a vytloukání, po ukončení růstu, tedy krátce před počátkem říje.

V osmdesátých letech minulého století začaly vznikat studie zabývající se sociálním postavením bílých jelenů evropských na našem území (viz Bartoš 1980; Bartoš & Hyánek 1982a; Bartoš & Hyánek 1982b; Bartoš 1986a; Bartoš 1986b). Bílí jeleni jsou u nás spojeni převážně s oborou Žehušice, která byla po dlouhou dobu jediným místem jejich trvalého chovu.

Právě na žehušických jelenech ukázal Bartoš (1980) spojitost mezi sociálním postavením jelena a datem shazování paroží. Jeleni s vyšším rankem shazovali paroží dříve a též paroží dříve vytloukali, než ti v hierarchii níže postavení. Nicméně závislost mezi sociálním postavením a datem byla výraznější u shazování než u vytloukání, ačkoliv by tomu teoreticky mělo být naopak. Jak se ukázalo, za méně zřetelný vztah ranku a vytloukání je zjevně zodpovědný rozpad mládenecké skupiny před obdobím říje, tedy i před obdobím vytloukání paroží (Bartoš 1985a). Obecně byla závislost shazování a vytloukání paroží korelována s měřením agresivity. Čím více agresivního chování mezi jeleny bylo, tím těsnější byl vztah mezi rankem a shazováním a vytloukáním (Bartoš 1986b). Mladí jeleni s dominantním postavením shazovali paroží dříve, než staří, což napovídá tomu, že sociální postavení má zde větší význam než věk jedince.

Vliv sociálního postavení na charakteristiky paroží studovali Bartoš a Hyánek (1982a, 1982b). Z jejich práce vyplývá zřetelný vliv sociálního postavení a s ním spojeného agonistického chování na hmotnost, délku paroží a počet výsad. Vyšší sociální postavení jelena během období růstu paroží totiž stimuluje jeho růst (Bartoš et al. 1988). I když nemusí vždy existovat korelace mezi hmotností jedince a jeho rankem (Bartoš et al. 1988) ve většině

případů tomu tak je (např. Clutton-Brock et al. 1979). Tělesná hmotnost zvířat může být totiž často ovlivněna právě sociálním postavením a chováním s ním spojeným.

Výsledné paroží je tedy odrazem ranku jelena během růstu paroží, a vzestup samce v hierarchii je následován zvětšením parožní hmoty (Bartoš & Losos 1997). Bartoš a Hyánek (1982) uvádí, že takováto závislost, zjištěná u jelenů v Žehušicích, nemusí ale platit u jedinců v jiných podmínkách. Žehušičtí jeleni se totiž vyznačovali mimořádně stabilní hierarchií s jen ojedinělými změnami v průběhu období růstu paroží. Odlišné výsledky publikoval Suttie (1980 in Bartoš & Hyánek 1982b). V jeho práci byla patrná závislost sociálního postavení pouze na hmotnosti paroží. Bartoš et al. (1987) později v další studii potvrzují, že jeleni s vyšším postavením během doby, kdy bylo paroží v lýči, měli paroží těžší, větší a více větvené. Početnější a delší byly převážně vrcholové části paroží (koruna).

Experiment provedený na daňcích evropských (*Dama dama*) poukazuje na výraznou dynamiku růstu paroží a potvrzuje výsledky studií provedených na jelenech evropských. Autoři chtěli ověřit předpoklad, že změna v sociálním postavení samce bez prodlení vyústí v nadprůměrný růst právě té části paroží, která se vyvíjí a naopak sestup v hierarchii bude následován podprůměrným růstem paroží. U daňků, kteří dosáhli lepšího sociálního postavení, se projevil zvýšený růst právě té části paroží, která se intenzivně vyvíjela (Bartoš & Losos 1997). Je nepravděpodobné, že by mechanismus zde byl opačný a právě excesivně se vyvíjející paroží by prokazatelně mohlo ovlivnit rank jedince (Bartoš et al. 1988).

Důležitým faktorem je též počet interagujících jedinců. Zvýšení počtu jelenů vyústí ve větší počet sociálních interakcí u jedinců na počátku a na konci ranku (Bartoš 1986b). Jedinci s vyšším rankem projevují agonistické chování častěji, zatímco ti ve středu naopak méně často. Výsledně tedy vyšší početnost skupiny ovlivňuje převážně jeleny na konci ranku, kteří inkasují nejvíce útoků a hrozeb od těch v hierarchii nejvyš postavených.

V podstatě záhy po shození paroží dochází k rozvolnění mládeneckých skupin. To může mít za následek méně výrazný vztah mezi rankem a velikostí paroží (Bartoš 1986a). Podobně jako již připomínaný vztah ranku a vytloukání (Bartoš 1985a).

Poměrně zásadním se jeví typ utvářené hierarchie. Její linearita se ukazuje jako klíčová. Autoři (Bartoš et al. 1988) v této studii museli čelit mnohým změnám. Hierarchie byla komplikovanější s přítomností mnoha trojúhelníkových vztahů oproti lineární hierarchii

v předchozích studiích, která byla velice stabilní. Linearita hierarchie se ukázala jako zásadní při odhadu vztahu mezi sociálním postavením jelena a důsledku toho na parožení (Bartoš 1990). Suttie (1985b) uvádí v jeho experimentu hierarchii jako lineární. Trojúhelníkové vztahy byly v jeho studii marginální.

Zástupci čeledi jelenovitých se sezónním parožním cyklem jsou často rozlišovány do dvou skupin. Do první skupiny patří druhy, u kterých je shovení paroží vzápětí následováno růstem nového: jelen evropský, wapiti (*C. canadensis*), sika (*C. nippon*), daněk evropský, srnec obecný (*Capreolus capreolus*), jelen milu (*Elaphurus davidianus*), huemul jižní (*Hippocamelus bisulcus*) a pudu jižní (*Pudu puda*). U druhů patřících do druhé skupiny je krátké období mezi shazováním a začátkem růstu paroží: jelenec běloocasý (*Odocoileus virginianus*) jelenec ušatý (*O. hemionus*), los evropský (*Alces alces*) a sob polární (*Rangifer tarandus*) (Bartoš 1990, Bartoš & Bubenik 2011). Zatímco u první skupiny je shazování paroží spojeno s počátkem nového růstu, u skupiny druhé je časová prodleva. To může mít za následek i odlišný vliv sociálního postavení na parožní cyklus (Bartoš 1990).

### 1.3 Agonistické chování

Termín agonistické chování bývá používán pro označení behaviorálních projevů, jakými jsou například hrozby, útok, obrana a útek. Časté zastoupení termínem agresivní je značně neúplné. Jako agresivní bývá často označováno chování spojené s útokem. Agonistické chování je tedy pojmem přesahujícím označení agresivní chování.

U jelena evropského a obecně u kopytníků s omezeným obdobím rozmnožování se toto chování projevuje u samců nejčastěji před a během říje (Koutník 1981). Během celého roku je ale pozorovatelné jak u skupiny samic s mláďaty, tak i u mládeneckých skupin jelenů. Jednotlivé typy hrozeb se liší mezi jeleny a laněmi, a dále je rozdíl u jelenů v době růstu paroží a v době s vytlučeným parožím (Bartoš 1982).

Laně podle Clutton-Brocka et al. (1982) projevují nejčastěji dva typy agonistického chování. Prvním z nich je hlasité frknutí se zakloněnou hlavou a druhým sklopení ušních boltců. Dalším četným projevem je odehnání konkurenta, kdy se k němu laně přibližuje plynulou chůzí. Vážnější hrozby jsou u samic taktéž přítomny. Skládají se z kopání, a to buď jednou přední nohou, nebo oběma, dále z kousání a boxování (jako takové uváděné Clutton-Brockem et al. 1982). Kousání je často zaměřeno na oblast hlavy, krku a hřbetu. Boxování, byť se zprvu může jevit jako pojem zavádějící, dobře vystihuje dané chování. Laně se při něm zvednou na zadní končetiny a předními uštědří rivalovi několik úderů často do oblasti krku, hrudi a hlavy. Bartoš (1982) stejné chování označuje jako „flail“. Českým ekvivalentem by tedy bylo kopání při stoji na zadních.

Clutton-Brock et al. (1982) zaznamenali ve studované populaci u jelenů nejčastěji odehnání. To dominantní jedinci občasně doplňují topornou chůzí s bočním pohledem. Vážnějším projevem během růstu paroží je hrozba zvednutou hlavou (Bartoš 1982), kdy jelen zakloní hlavu a bradou směřuje k oponentovi. Často může být doprovázena syčením a skřípáním zubů. Mimo parožní růst je uplatňována hlavně vůči výrazně slabším jedincům, nebo samicím (Bartoš 1982). Dalším projevem je hrozba parožím, kdy jedinec sehne hlavu s parožím k oponentovi. To může být oponentem přijato, což má za následek vzájemné přetlačování (Bartoš 1985b). Zejména v pozdním létě se mladí jeleni vzájemně zaklesnou parožím a přetlačují se. Takové chování ale jen velmi zřídka přejde do vážného souboje (Clutton-Brock et al. 1982). Kopání se u jelenů také vyskytuje a to jak jednou, tak oběma

předními končetinami. Kopání zadními končetinami je u jelenovitých neobvyklé. Jediným druhem z čeledi, který tento projev využívá je los (De Vos et al. 1967). Jeden případ zaznamenala i Koutník (1981) u jelence ušatého. Boxování (kdy se jedinci stojící na zadních atakují předními končetinami) je často přítomno během růstu paroží, kdy je rostoucí tkáň citlivá a snadno zranitelná (Clutton-Brock et al. 1982). Obdobně to uvádí i Koutník (1981) pro jelence ušatého (*Odocoileus hemionus*). Je to patrně nejsilnějším projevem agonistického chování u laní a jelenů během parožního růstu (Bartoš 1982). Dalším doposud nezmiňovaným, avšak v etologii jelenovitých důležitým projevem je takzvaný přímý pohled (Bartoš 1982; Bartoš 1985b), kdy na poměrně krátkou vzdálenost jelen přímo dívá na rivala.

Během období, kdy je paroží plně vyvinuté, používají jeleni nejčastěji hrozbu parožím (pro subordinátní adresáty – samce i samice) a přímý pohled (určený zpravidla subordinátním samcům). V období růstu paroží uplatňovali jeleni proti hierarchicky níže postaveným samcům hlavně hrozbu hlavou a přímý pohled (Bartoš 1985b).



## 1.4 Hormony

Po kapitole věnované ranku, agonistickým interakcím, bude zcela logicky následovat krátké obecné pojednání o hormonech, kterými se zabývá náš experiment a v literatuře byly shledány jako klíčové. Pozornost bude věnována testosteronu, kortizolu a stručně se zmíníme i o insulinu podobnému růstovému faktoru 1 (IGF-1).

Testosteron je steroidním hormonem rozšířeným u řady obratlovců (Bartoš et al. 2012). U třídy savců je produkován primárně v samčích pohlavních žlázách, varlatech, v menším množství je dále secernován v nadledvinách a v ovariích samic. V gonádách samců je produkován Leydigovými buňkami, jejichž počet je regulován luteinizačním (LH) a folikulo-stimulačním hormonem (FSH) (Randal et al. 2002). Luteinizační hormon je dále zodpovědný i za přímou produkci testosteronu. Jeho syntéza je řízena hypotalamo-hypofyzárním systémem, kde jsou v předním laloku hypofýzy (adenohypofýzy) produkovány folikuly stimulační a luteinizační hormony (Randal et al. 2002).

Testosteron řídí spermatogenezi a růst sekundárních pohlavních znaků. U čeledi jelenovitých řídí testosteron načasování klíčových událostí parožního cyklu (Lincoln et al. 1972; Bartoš 1980; Malo et al. 2009; Bartoš et al. 2012).

Kortizol je steroidním hormonem ze skupiny glukokortikoidů a je produkován kůrou nadledvin. Jeho sekrece je regulována hypotalamem, cestou kortikotropin-uvolňujícího hormonu (CRH), působícího na adenohypofýzu. V dalším kroku se z předního laloku hypofýzy uvolňuje adrenokortikotropní hormon (ACTH), který přímo ovlivňuje nadledviny a tím i syntézu kortizolu. Do organismu bývá kortizol uvolňován v situacích spojených se stresem, ačkoliv jeho primární funkcí je zvyšování hladiny cukru v krvi cestou glukoneogeneze (tvorbou glukózy). Antagonistou je mu v tomto ohledu insulin (Randal et al. 2002).

Insulinu podobný růstový faktor I (IGF 1) je na rozdíl od předchozích dvou hormonů proteinového původu. Bývá též označován jako somatomedin c. Nejvýznamnějším místem jeho syntézy jsou játra. IGF 1 má výrazný vliv při vnitrobuněčné komunikaci. Navázáním na příslušný receptor pomáhá aktivovat buněčný růst a proliferaci. Uplatňuje se při regulaci růstu

ností a částečně i v parožním růstu, ačkoliv přesný mechanismus není zcela popsán (Suttie et al. 1985; Sadighi et al. 2001; Bartoš et al. 2012;).

#### 1.4.1 Hormonální regulace

Již jsme uvedli, že sociální postavení – rank jedince má významný vliv na parožní cyklus a jednotlivé charakteristiky paroží. Sociální postavení jelena je modulováno agonistickým chováním, jemuž byla věnována předešlá kapitola. Nicméně otázkou zůstává regulace tohoto fenoménu na hormonální úrovni.

Již od prvních studií zmíněných v kapitole o sociálním postavení se objevuje předpoklad o řízení parožního cyklu a růstu paroží několika hormony. Bartoš a Hyánek (1982a) označují za důležité kortikoidy a testosteron. Obecně byly popsány korelace mezi rankem a hladinami některých hormonů u několika druhů savců (Bartoš et al. 1987).

##### 1.4.1.1 Testosteron

Testosteron, jak již bylo uvedeno v obecném představení hormonů, je spojen s produkcí mikrogamet (spermií) (Malo et al. 2009). Dále se podílí na formování pučnice a regulaci růstu paroží, tedy stejně jako u dalších druhů, řídí vývoj sekundárních pohlavních znaků (Li et al. 2003). U jelena evropského, obdobně jako i u jiných sezónně se rozmnožujících druhů, je velká sezónní variabilita v hladinách testosteronu. Během jara zůstávají hladiny nízko (kromě krátkodobého zvýšení ke konci července (Bartoš et al. 2009)), aby s postupným vzestupem během léta kulminovaly těsně před začátkem říje. Během zimy dochází k prudkému poklesu (Lincoln 1972a). Kromě anuálního cyklu hladin testosteronu byly u jelenů popsány i změny spojené se zvyšujícím se věkem. Výrazný vzestup mezi druhým a třetím rokem pozorovali Malo et al. (2009). U starších jedinců (3-6 let věku) jsou pak hladiny testosteronu velice podobné.

Zvýšené hladiny testosteronu bývají pozitivně korelovány se vzestupem počtu parazitických hlístic (*nematoda*), což potvrzuje takzvanou imunokompetentní hypotézu hendikepu (*immunocompetence handicap hypothesis*). Tu popisují Folstad a Karter (1992). Jedná se o duální efekt testosteronu, který na jedné straně řídí vývoj znaků podléhajících pohlavnímu výběru, avšak na straně druhé snižuje rezistenci k parazitům. Pozitivní závislost

nákazy nematody na testosteronu potvrzují dále Malo et al. (2009). Tento trend ale ve své studii nepotvrdili Ditchkoff et al. (2001a). Nicméně ti měli velmi omezenou dobu sběru dat (říjen a listopad ve dvou po sobě následujících letech), která může výsledky ovlivnit.

Vývoj parožní hmoty je spojen se zvýšením koncentrace testosteronu u mnoha druhů cervidů (Bartos et al. 2012). Během parožního růstu stoupající hladiny testosteronu nejprve stimulují parožní růst. Po překročení určité prahové hodnoty zastavují růst parohu mineralizací a jeleni paroží vytloukají. To je ve shodě se studii, které provedli Bartoš et al. (2012), Gaspar-López et al. (2010), Malo et al. (2009), Suttie et al. (1995) a Suttie et al. (1984).

Růst nového paroží je spojen s krátkodobým testosteronovým pulsem. Dominantní jedinci mají dřívější a vyšší nárazové zvýšení hladin testosteronu během období, kdy jsou hladiny nízké. To má za následek rychlejší zahájení růstu a tedy i dřívější vytloukání paroží (Bartoš 1990).

Vytloukání paroží nastává v období, kdy se hladiny testosteronu sezónně zvyšují (Lincoln 1992). Interakce mezi dominantními samci mohou být zodpovědné za zvýšení testosteronu, zatímco u subordinátních jedinců dochází vlivem interakcí ke zvýšení hladiny glukokortikoidů snižujících hladinu testosteronu (Bartoš 1990).

To, že je růst paroží doprovázen nízkými hladinami testosteronu, potvrzují i studie prováděné na kastrovaných jedincích. Samci jsou po kastraci totiž schopni dosáhnout stejného paroží jako při zachování schopnosti reprodukce. Paroží ale zůstává v lýči a nemineralizuje (Price & Allen 2004; Li et al. 2003).

Testosteron má dále přímý vliv na agresivitu samců. Podle Lincolna et al. (1972b), mají jeleni s vysokými hladinami zjevnou tendenci ve střetnutích používat paroží a nejsou schopni při potyčkách použít přední končetiny. Ty jsou ale běžně používány během období růstu paroží, nebo po říji, kdy jsou hladiny testosteronu nízké.

#### **1.4.1.2 Kortizol**

Kortizol, jak bylo uvedeno, je hormon spojený se stresovou reakcí organismu. Nejvyšší hodnoty byly u jelenů evropských pozorovány během jara, zatímco během období rozmnožování se snižovaly (Gaspar-López et al. 2010). Podle autorů je pokles během říje daný inhibičním účinkem testosteronu na uvolňování kortizolu. V experimentu spojeném s agonistickým chováním odrážejícím se v ranku a některými hormony, došli Bartoš et al.

(2010) k zajímavým výsledkům. Přidání zdatně mladších a slabších jelenů do stávající skupiny dospělých samců přeměrovalo agonistické chování dospělců. Ti se náhle zaměřovali v útocích na slabší a hierarchicky níže postavené jeleny. Nicméně pokud byla skupina dospělých samců s vysokým rankem bez vlivu mladších, měli dospělci výrazně nižší hladiny testosteronu. Po přidání mladších jelenů byla situace zcela opačná. Když byli dospělci ve skupině sami, byli stresováni kompeticí se stejně silným soupeřem, což vyústilo ve zvýšené hladiny kortizolu, zatímco po přidání mladíků hodnoty kortizolu poklesly.

Nízké koncentrace testosteronu byly spojené s vysokými hladinami kortizolu a nízkou tělesnou hmotností, ale nebyla prokázána žádná závislost kortizolu na testosteronu (Bartoš et al. 2010). Bylo prokázáno, že chronický stres může způsobovat zvýšení hladin kortizolu, což má za následek pokles hladin testosteronu.

#### **1.4.1.3 Inzulinu podobný růstový faktor 1 (IGF1)**

Vlivem IGF 1 na paroží růst se zabývali především studie Suttieho od počátku osmdesátých let minulého století. Při porovnání hormonálních hladin během růstu paroží uvádí Suttie et al. (1985a) insulinu podobný růstový faktor 1 jako stěžejní hormon při parožním růstu. Závěr vychází z vlivu IGF 1 na chrupavky, tedy i na paroží v růstu. Zvýšené hladiny hormonu na konci období parožního růstu prokázal i Reyes et al. (1997), ačkoliv Ditchkoff et al.(2001b) dokládají snížení až o 40% s přicházející říjí. Převládlo tedy dočasné přesvědčení, že IGF 1 je zodpovědný za regulaci vývoje paroží. Nicméně další studie, provedená na pudu jižním uvádí, že vzestup IGF 1 koreloval s parožním růstem pouze u dominantních jedinců. Paroží však rostlo i těm subordinátním (Bartoš et al. 1998). Experiment na dalším druhu jelenovitých, kde není paroží jen výsadou samců, na sobu polárním, poukázal na odlišnost mezi pohlavími. IGF 1 totiž odpovídalo růstu paroží u samců, nikoliv však u samic (Bubenik et al. 1998). V pozdější studii se ukázalo, že efekt IGF 1 není tak přímočarý a primárním hormonem zodpovědný za růst paroží je testosteron, jak se řada autorů domnívala již dříve (Bartoš 1980, Bartoš et al. 2009).

## 1.5 Telemetrické obojky

S rozvojem telemetrických systémů v posledních dvaceti letech stoupá i počet studií, které telemetrii využívají ke sledování mnoha informací o vybraných druzích. Tím patrně nejrozšířenějším systémem je GPS (*global positioning system*). Systém pracuje na bázi satelitů a přijímacím zařízením jsou u velkých savců nejčastěji obojky (Lotek Wireless Inc. 2006). Kromě informace o poloze sledovaného zvířete jsou obojky schopné poskytovat například data k měření aktivity (Turner et al. 2000; Ungar et al. 2005; Coulombe et al. 2006), informace o teplotě a další informace, volitelné často podle potřeb experimentátora. Poziční data jsou zaznamenávána v intervalu, který může být nastavitelný podle potřeb experimentu.

V nedávné době bylo provedeno mnoho studií využívajících systém GPS pro sledování několika zástupců jelenovitých. Studie se zaměřily na jelence běloocasé (Kochanny et al. 2009), jeleny evropské (Löttker et al. 2009; Sunde et al. 2009), srnce evropské (Heurich et al. 2012) a losy evropské (Moen et al. 1996).

V námi provedené studii jsme použili telemetrické obojky Lotek 3300s. Pomocí nich byla zaznamenávána poziční data jelenů. Informace byly ukládány do paměťového modulu obojku a během pravidelných manipulací staženy k dalšímu zpracování.

## 1.6 Závěr literárního přehledu

Velikost paroží může být dobrým ukazatelem nositelovy kvality a tudíž mít významnou roli v pohlavním výběru (Bartoš et al. 2007; Kruuk et al. 2002). Ditchkoff et al. (2001a) uvádí velikost paroží jako nefalšovaný signál kvality jedince. To je ve shodě s hypotézou dobrých genů (good gene hypotheses (Hamilton & Zuk 1982)). Podle ní si samice vybírají samce s výraznou přítomností sekundárních pohlavních znaků, které jsou nefalšovaným signálem jeho kvality. Předpokladem je předání „dobrých genů“, takových, které kódují právě vybraný fenotyp jedince.

Větší a více členité paroží je typické pro jeleny s vyšším sociálním postavením (Bartoš & Hyánek 1982; Bartoš & Hyánek 1982), což dobře odpovídá uvedené hypotéze. U dominantních jelenů zároveň nastávají důležité události parožního cyklu dříve než u ostatních. Majoritním regulačním hormonem růstu paroží je testosteron (Lincoln et al. 1972; Bartoš 1980; Malo et al. 2009; Bartoš et al. 2012). Změny v ranku modulované agonistickým chováním vedou i ke změnám v hladinách testosteronu. Ukázalo se, že i relativně nevýznamná změna, jako přidání mladších jedinců do skupiny, může mít velké následky (Bartoš et al. 2010). Konkrétně změnu hormonálních hladin. Klíčové se tedy zdá to, jak jedinec sám vnímá vlastní sociální postavení ve vztahu k okolí (Bartoš et al. 2010).

Vlivy sociálního postavení ve skupině a s ním spojených hormonálních změn byly popsány v předcházejících kapitolách. Zejména experiment s přidáváním slabších jedinců do sociálně stabilizované skupiny dospělých jedinců ukázal, jak je klíčové důležité vycházet při hodnocení z detailních sociálních vztahů (Bartoš et al. 2010). Protože víme, že se různí jedinci sdružují s jinými nenáhodným způsobem (Bartoš & Perner 1985), soustředili jsme se v předkládané práci na to, kdo se sdružuje s kým a z jakých pohnutek. Předpokladem bylo, že se budou jeleni sdružovat buď proto, že je jim spolu dobře („Přátelé“), nebo proto, že spolu soupeří o sociální postavení a sdružují se proto, aby si toto postavení vybojovali a upevnili („Konkurenti“). Z toho vyplývá, že jsme očekávali malý počet agonistických interakcí mezi „Přáteli“ a vysoký počet agonistických interakcí mezi „Konkurenty“. Na tuto úvahu navazuje předpoklad, že pokud se naše očekávání naplní, bude sdružování „Přátel“ a „Konkurentů“ reflektováno odlišnou fyziologickou reakcí. To však v této práci ještě testováno nebylo.

## 2 Cíle práce

Na základě předchozích studií bychom chtěli ověřit předpoklad, že jeleni mezi sebou udržují sociální vztahy i na nižší než skupinové úrovni a že to samo o sobě zásadně ovlivňuje klíčové hormony. Studie dokládají vliv sociálního postavení na velikost paroží a parožní cyklus. Ten je regulován hormonálně androgenním hormonem, testosteronem. Dominantní jedinci mají větší paroží a dříve paroží jak shazují, tak i vytloukají.

Hlavní otázkou je, co může jedinec dál udělat pro zvýšení růstu vlastního paroží, a tedy (bereme-li v potaz hypotézu dobrých genů) pro zvýšení své reprodukční zdatnosti.

Naše předpoklady tedy jsou:

- 1) Mládenecká skupina se dále rozpadá na podskupiny, ve kterých jeleni mezi sebou udržují podobné vzdálenosti.
- 2) Tyto podskupiny se skládají jednak z těch jedinců, které se napadají zcela ojedinele, tedy „Přátel“, a z těch, co na sebe útočí opakovaně, tedy „Konkurentů“.

Na tyto základní předpoklady naváže analýza hormonálních koncentrací. Ačkoliv jsou spočítány předběžné výsledky, tato část bude dopracována a uplatněna až v navazující práci a proto se o hormonech ve výsledcích zmiňovat nebudeme.

## 4 Metodika

### 4.1 Popis chovu

Experiment probíhal na pokusném farmovém chovu Podlesko Výzkumného ústavu živočišné výroby v Praze-Uhřetěvesi. Jeleni se během pokusu pohybovali volně ve dvou až třech 0,75 ha velkých oplocených pastvinách. V každém výběhu byl přítomný přístřešek, uměle vytvořené kaliště a nádrž s vodou. Zvířata převážně spásala přítomnou vegetaci, měla přístup k minerálnímu lizu a pravidelně byla dokrmována doplňkovým krmivem. To je, kromě zimních měsíců, složeno ze třech částí. Třetinu tvoří celý oves a další dvě třetiny jsou složeny z ječného a sojového šrotu. Tato krmná směs je v pokusném chovu zavedena dlouhodobě a pro jeleny je vysoce palatabilní.

### 4.2 Sběr dat

Data byla sbírána jak přímým pozorováním jelenů, tak během pravidelných manipulací. Do pokusu bylo zahrnuto celkem devatenáct jelenů od dvou do sedmi let věku.

#### 4.2.1 Pozorování

Pozorování agonistického chování probíhalo jednou až dvakrát v týdnu od konce května do konce srpna 2013, a to vždy večer a následující ráno, tedy v obdobích zvýšené aktivity zvířat. Večer bylo samcům podáno suplementární krmivo. Ráno pozorování probíhalo bez tohoto stimulu. Standardním časem jednoho pozorování byly dvě hodiny. Chování bylo pozorováno ze stacionárního posedu jedním pozorovatelem. K rozpoznání typu interakce a účastníků se samců byl používán dalekohled s patnáctinásobným zvětšením a stabilizací obrazu. Pozorované chování bylo souběžně nahráváno na digitální záznamník a později dále zpracováno.

Projevy agonistického chování byly pro účely experimentu následovně rozděleny a charakterizovány na základě již dříve uvedených prací (Koutník 1981; Bartoš 1982; Clutton-Brock et al. 1982.; Bartoš 1985).

*Poskočení* – jelen vymrští přední končetiny, o které se zapře, směrem k oponentovi.

*Prohánění* – pronásledování oponenta v běhu. Jak na několik málo metrů, tak i na desítky.

*Kopání* – zahrnuje jak kopání jednou přední končetinou, tak oběma.



*Kousání* – nejčastěji mířené na hřbet jedince.

*Přímý pohled* – jasně orientovaný a adresovaný pohled k oponentovi.

*Hrozba zvednutou hlavou* – zaklonění hlavy, kdy je brada nasměrována k oponentovi.

*Hrozba parožím* – sklonění hlavy s parožím směrem k oponentovi.

*Atak parožím* – úder parožím při skloněné hlavě, výpad, často následuje po hrozbě parožím.

*Atak předními* – jedinci se postaví na zadní končetiny a předními se snaží zasáhnout protivníka.

*Šermování parožím* – obsahuje přetlačování, kroužení, měření síly oponentů.

Kromě agonistického chování byly zaznamenávány i přátelské interakce – zahrnují vzájemné drbání parožím, očichávání atd.

Celkově bylo během třiceti pozorování zaznamenáno přes dvanáct set interakcí.

#### **4.2.2 Manipulace se zvířaty**

Zvířata zařazená do experimentu byla pravidelně manipulována. Zpravidla v časovém rozvrhu jednou za měsíc byly zkontrolovány a očištěny rozpoznávací obojky a v případě potřeby nahrazeny za nové. Dále byla stažena telemetrická data z GPS obojků (Lotek serie 3300s) a byly odebrány krevní vzorky pro stanovení hormonálních hladin. Manipulace a odběr vzorků probíhal v k tomu určeném speciálním manipulačním zařízení (*Crush*, též například (Kierdorf & Bartos 1999; Baxter et al. 1999; Gómez et al. 2006; Barrell et al. 2009), kde byli samci omezeni v pohybu a odběry krevních vzorků mohly být uskutečněny rychle a bezpečně.

### 4.3 Statistické zpracování

Statistická analýza byla provedena v programu SAS. Základním předpokladem bylo, že se někteří jedinci budou sdružovat častěji s určitými dalšími jedinci a dále, že každý jelen se bude stýkat buď s „Přáteli“, tedy s těmi, se kterými nebude mít žádné nebo jen málo agonistických interakcí, nebo s „Konkurenty“, se kterými bude naopak mít často a hodně agonistických interakcí. Na počátku zpracování dat byly proto z telemetrických GPS dat vypočítané průměrné interindividuální vzdálenosti za celou sezónu. Pro počáteční roztřídění podle průměrné vzdálenosti mezi jedinci jsme použili shlukovou analýzu, provedenou v Proc Cluster s defaultní metodou (method = hierarchical). Stejně tak byla shluková analýza použita při rozdělení podskupin podle počtu agonistických interakcí.

Na vlastní zpracování dat byly použity zobecněné lineární smíšené modely (GLMM). Náhodným efektem zde byla identita jedinců (Iniciátor a Recipient interakce) kvůli ošetření vlivu opakovaných měření stejných subjektů. Pevnými efekty byly Věk v letech (2 – 9 let), Tělesná hmotnost na začátku pozorování (50 – 152 kg), Tělesná hmotnost na konci pozorování (42 – 196 kg) a Kategorie pozorování (u krmiva, bez krmiva). Protože však tyto proměnné byly vzájemně vysoce korelovány (Věk vs. Tělesná hmotnost na začátku pozorování  $r = 85$ ,  $P < 0.001$ , Věk vs. Tělesná hmotnost na konci pozorování  $r = 74$ ,  $P < 0.001$ ), vstupoval do modelu vždy jen jeden faktor. Počty agonistických interakcí u krmení byly prakticky identické s počty agonistických interakcí celkem ( $r = 0.98$ ,  $P < 0.001$ ), a proto bylo počítáno jen s jednou proměnnou. GLMM byl budován tak, že do něj nejdříve byly vloženy efekty, které jsme predikovali, že budou mít vliv. Pak byly k modelu postupně přidávány další pevné faktory. Ty, které nebyly statisticky významné, byly z modelu vyřazeny a nebudou ani dále diskutovány.

Výsledky jsou uváděné v podobě predikovaných hodnot, tedy hodnot statisticky ošetřených od vlivu všech ostatních faktorů v daném modelu.

Jako další proměnná bylo počítáno skóre, neboli dominantní index. Skóre bylo počítáno podle následujícího vzorce.

$$skóre = \frac{\text{počet výher} + 1}{\text{počet proher} + 1}$$

kde „počet výher“ a „počet proher“ je počet vítězných nebo prohraných agonistických interakcí za celou sezónu v rámci diadického vztahu pro každou dvojici jelenů. Výhra byla stanovena v případě delších interakcí ústupem protivníka, kdy ustupující prohrál. Pokud se jednalo o kratší interakce (kopání, kousání), vítězem byl iniciátor, poraženým adresát. Jedna se přičítá v čitateli i jmenovateli pro případ, že by byl počet roven nule.

První ze dvou sestavených GLMM měl stanovenou jako závisle proměnnou počet agonistických interakcí za sezónu. U druhého byla závislou proměnnou průměrná interindividuální vzdálenost za sezónu.

Konečné grafy byly vytvořeny v programech SigmaPlot 12.0 a Excel.

## 5 Výsledky

Za čtyři měsíce pozorování bylo za celkovou dobu pozorování v úhrnné době šedesáti hodin zaznamenáno 1209 agonistických interakcí. Při porovnání množství a typu interakcí mezi jednotlivými pozorováními jsme zjistili, že vykazují jistou periodicitu (viz Fig. 4) Souhrnné množství agonistických interakcí se výrazně lišilo mezi pozorováním večer (986) a pozorováním ráno (223) (Fig. 6). Přátelské reakce byly velmi vzácné (3.9%) a proto nebyly dále vůbec vyhodnocovány.

V mládenecké skupině složené z devatenácti jedinců shluková analýza rozdělila skupinu jelenů na jedince, kteří se od sebe v průměru za celou sezónu nevzdálili na více než 22 metrů („nejbližší společníci“) a jedince, kteří byli od sebe vzdáleni v průměru na více než 22 m („mimoskupinová“), často až na vzdálenost několika set metrů.

Klastrovou analýzou jsme testovali agonistické chování na úrovni dvojic jelenů. Dvojice byly tvořeny párovým porovnáním každého s každým a pro každou dvojici byly vypočítány párové vztahy. Touto metodou jsme rozdělili skupinu nejbližších společníků na dvojice zvané „Přátele“ a na „Konkurenty“. „Přátele“ se vyznačovali malým počtem agonistických interakcí (méně než 9), zatímco „Konkurenti“ dosahovali až několika desítek agonistických interakcí.

### 5.1 GLMM

V prvním modelu, byl závisle proměnnou počet agonistických interakcí za sezónu. Z testovaných pevných efektů byly signifikantní pouze dva, průměrná vzdálenosti mezi jeleny uvnitř podskupiny nejbližších společníků nestovaná do kategorie „Přítel“/„Konkurent“ (Fig. 2,  $F_{2,68.3}=86.23$ ,  $P<0.0001$ ) a skóre (Fig. 3,  $F_{1,66.5}=4.28$ ,  $P<0.05$ ). U Konkurentů se počet interakcí zvyšoval se zvětšující se vzdáleností mezi jedinci ( $t=7.78$ ,  $P<0.0001$ ), zatímco u Přátel nebyla závislost signifikantní ( $t=0.14$ , NS). Počet interakcí se zvyšoval s vyšší hodnotou skóre, to znamená s vyšší úspěšností v agonistických střetnutích.

Protože byl počet interakcí závislý na průměrné vzdálenosti mezi jedinci, chtěli jsme zjistit, na čem byla závislá průměrná vzdálenost, kterou jsme zařadili jako závisle proměnnou

do druhého GLMM. Vzdálenost byla závislá ze všech testovaných pevných efektů pouze na věku, kdy se se stoupajícím věkem zvyšovala i interindividuální vzdálenost ( $F_{1,7.29}=8.45$ ,  $P<0.02$ ). Interindividuální vzdálenost tudíž nezávisela kromě jiného ani na kategorii Přítel/Konkurent ( $F_{1,33.6}=0.01$ ,  $P=0.92$ ), ani na počtu celkových interakcí ( $F_{1,35.3}=0.25$ ,  $P=0.62$ ).

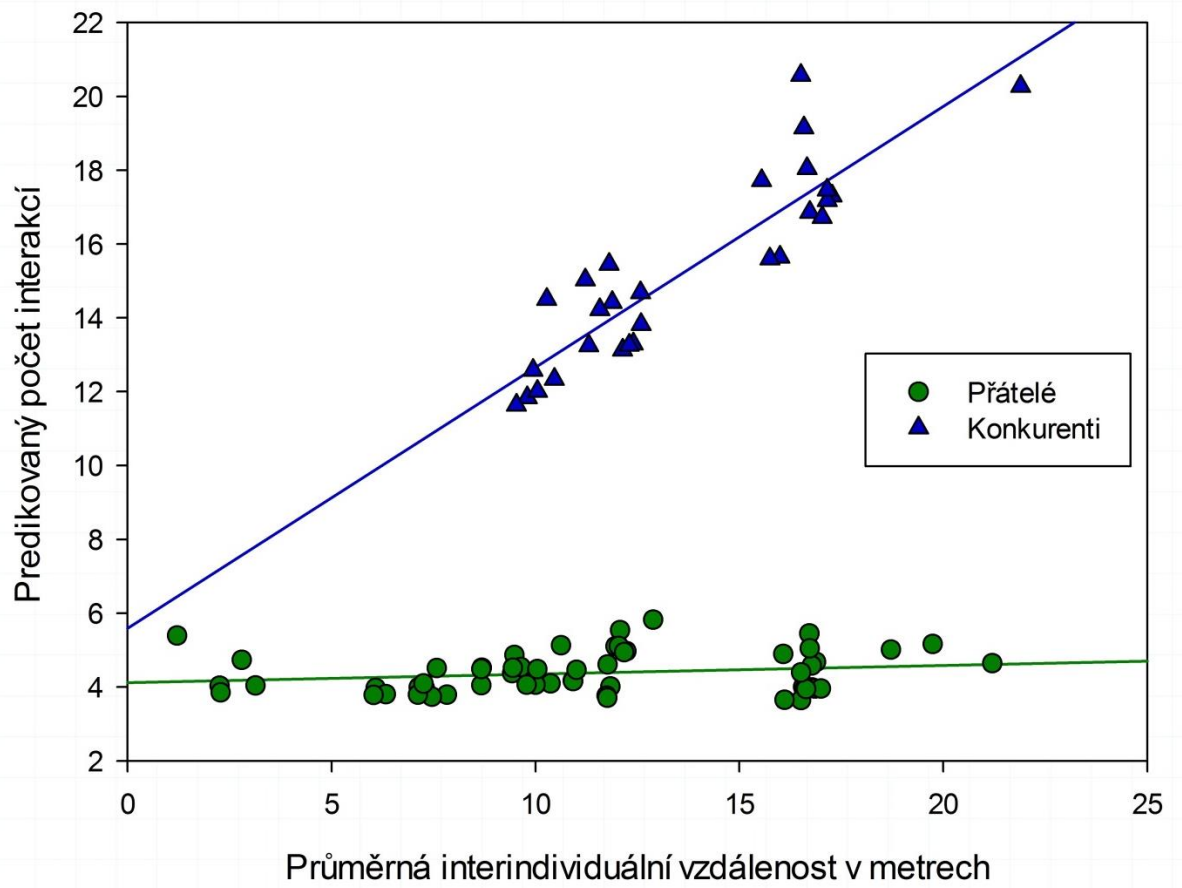


Fig. 2) Graf závislosti interindividuální vzdálenosti na počtu interakcí

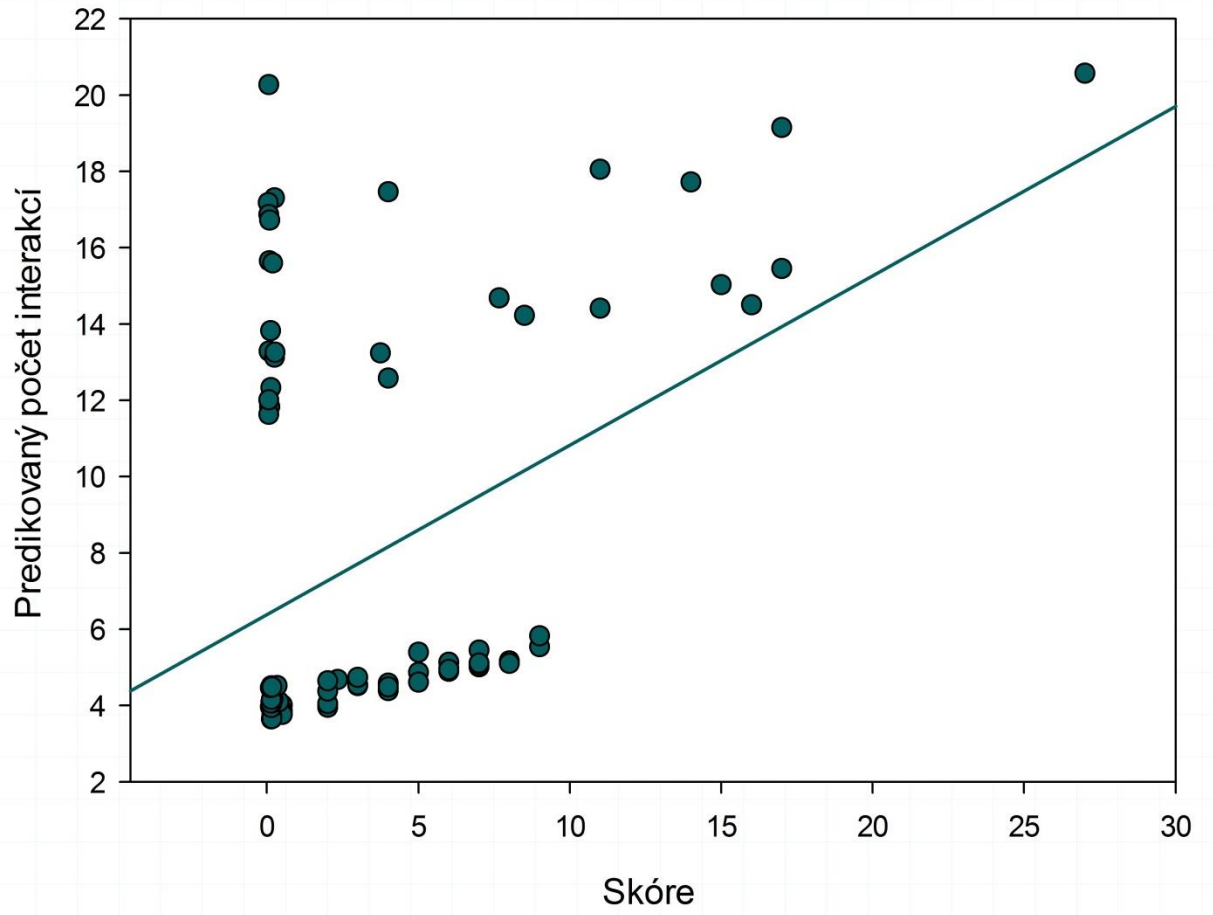


Fig. 3) Graf závislosti skóre (dominanční index) na počtu interakcí

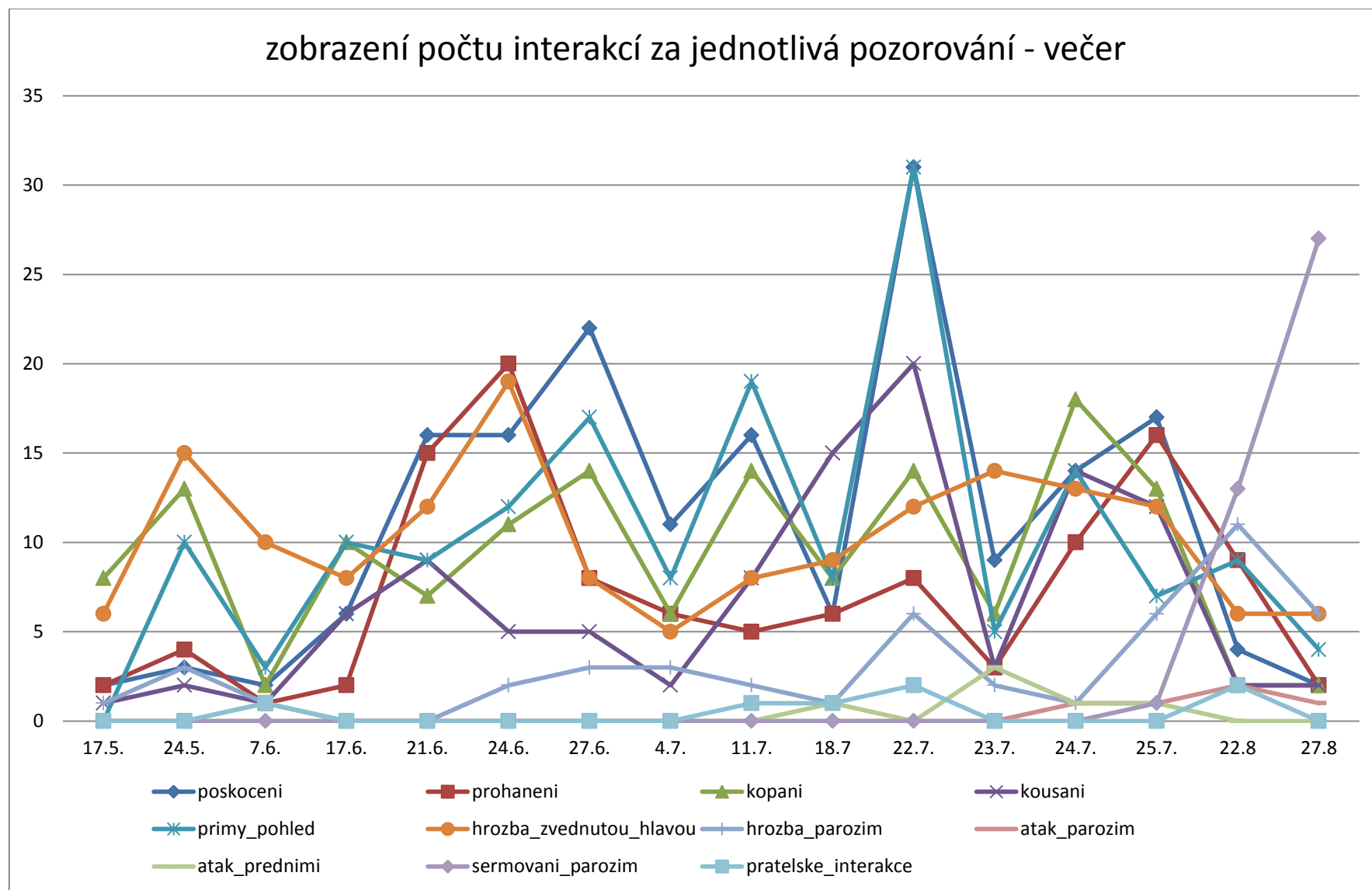


Fig. 4) Graf typu a počtu zaznamenaných interakcí během večerních pozorování



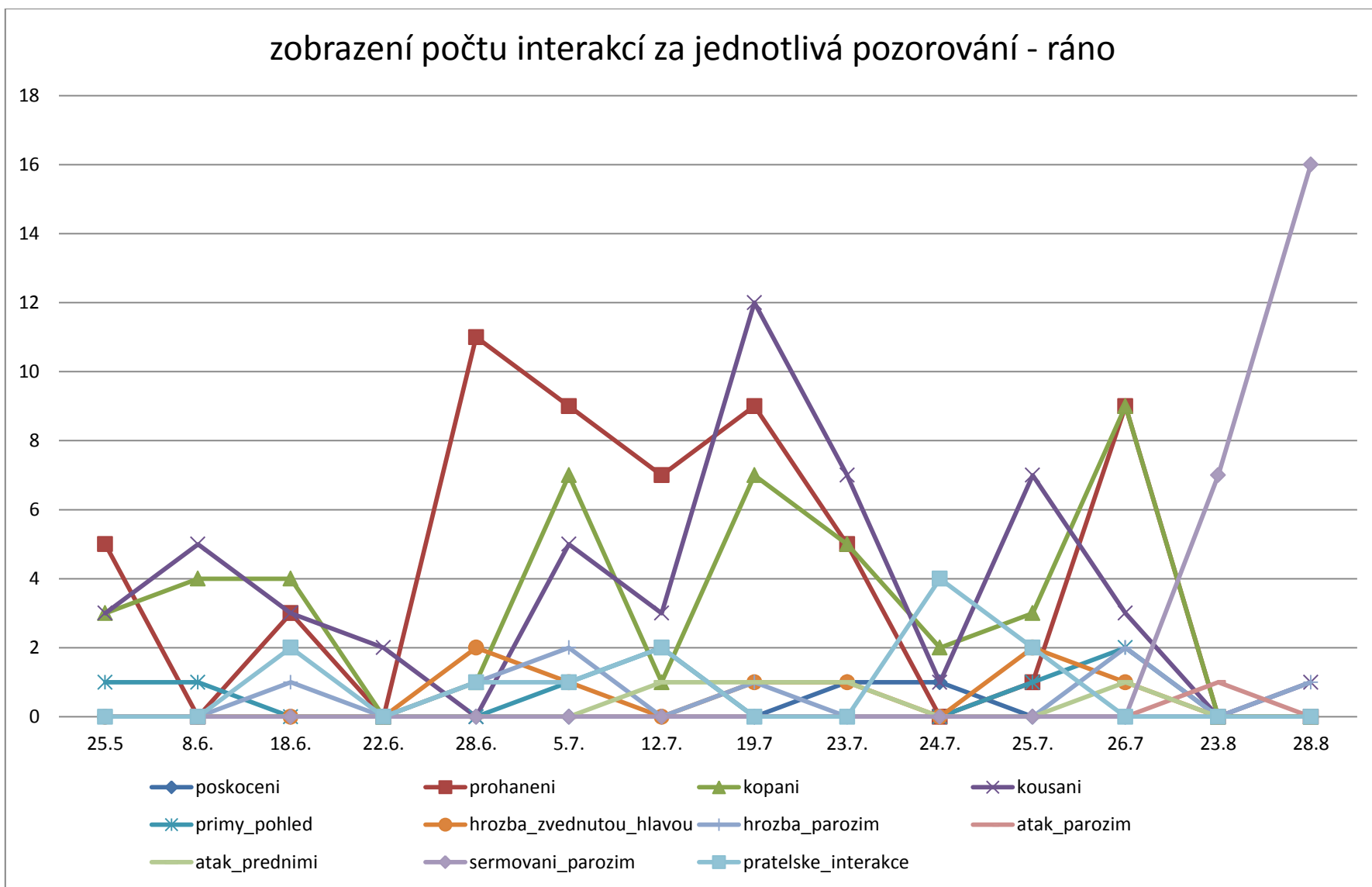


Fig. 5) Graf typu a počtu zaznamenaných interakcí během ranních pozorování

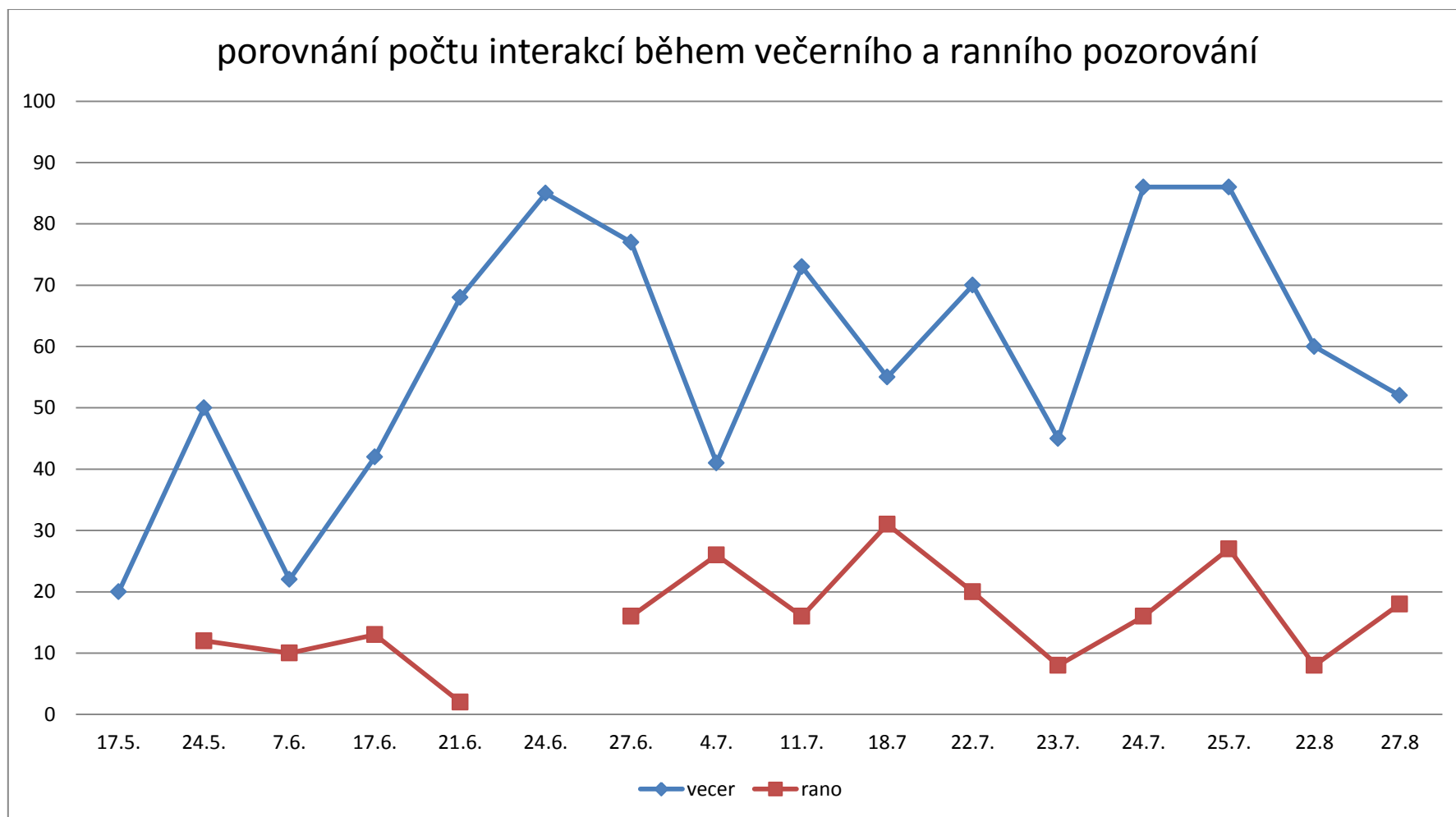


Fig. 6) Graf porovnání počtu interakcí během večerních a ranních pozorování

## 6 Diskuse

Výsledky našeho experimentu odhalily přítomnost podskupin v mládenecké skupině jelena evropského. Taková podskupina, která byla složena z více než poloviny jedinců studované skupiny, se vyznačovala přítomností jelenů udržujících mezi sebou výrazně menší vzdálenosti, než zbytek mládenecké skupiny. Právě na této podskupině tzv. nejbližších společníků jsme dál potvrdili náš předpoklad, že se jeleni navzájem liší v počtu pozorovaných interakcí podle vzájemného vztahu v rámci dvojice. „Přátelé“ (s nízkým počtem vzájemných interakcí) se spolu pohybovali pokojně a na jejich vzájemné málokdy se vyskytující agonistické interakce neměl vliv, jak daleko se od sebe pohybovali. Naopak „Konkurenti“ se zjevně i v rámci podskupiny snažili vyhnout fyzickému kontaktu a ti, kteří se vzdalovali od sebe více, měli mezi sebou také více agonistických interakcí. „Přátelé“ i „Konkurenti“ tedy mezi sebou navzájem udržovali přibližně stejné vzdálenosti. „Konkurenti“ se snažili mezi sebou vyhýbat, nicméně pokud se k sobě jednou dostali, častěji se napadali. Obecně více interakcí iniciovali jedinci, kteří byli ve střetnutích úspěšnější. Na druhé straně interindividuální vzdálenosti byly ovlivňovány pouze věkem, kdy platilo obecné logické pravidlo, že čím starší jelen, tím měl větší tendenci k nesnášenlivosti. Předpokládáme, že tyto závislosti zásadně ovlivní hormonální hladiny zúčastněných zvířat.

Naše zjištění přináší doposud nepublikovanou informaci o dynamice na nižší úrovni skupiny, tedy tam, kde většina studií končí. Ojedinělost našeho výsledku je zajímavá nejen u jelena evropského. Pokud můžeme srovnávat s běžně dostupnou literaturou (databáze WoS), tak podobné tvrzení není vědě známo nejen u jelenů, ale u převážné části druhů tvořících mládenecké skupiny. Studie se až dosud zabývají dynamikou samčích vztahů převážně jen u primátů (Mitani 2009).

Z porovnání večerního a ranního pozorování (s doplňkovým krmením a bez něj) (Fig. 6) je zcela zřejmé, že bez suplementárního krmiva by nebylo možné pokus provést v časovém horizontu diplomové práce. Mládenecká skupina jelenů testovaná v pokusu je dlouhodobě stabilní a všichni jedinci se zde znají. Bez stimulu ve formě doplňkového krmiva jsou agonistické interakce poměrně málo časté a tudíž pro pozorovatele těžko viditelné. Sběr dat pro takovýto pokus by byl jen stěží časově představitelný.

Z uvedeného literárního přehledu vyplývá stěžejní osa: Rank – agonistické chování – hormonální hladiny. Agonistické chování moduluje postup v rámci hierarchie skupiny. Sociální postavení jedince ve skupině je tedy závislé na agonistickém chování a cestou hormonální regulace řídí parožní růst. Ten je majoritně řízený androgenním hormonem testosteronem (Lincoln et al. 1972; Bartoš 1980; Malo et al. 2009; Bartoš et al. 2012). Paroží u dominantních jedinců je ve všech směrech více vyvinuté (těžší, větší a více větvené) a klíčové události parožního cyklu (shazování a vytloukání) u nich nastávají dříve, než u zbytku skupiny (Bartoš & Hyánek 1982; Bartoš et al. 1987; Bartoš & Bubenik 2011).

Naše výsledky poukazující na existenci podskupin v mládeneckých skupinách, které se dále liší vzájemným vztahem, jsou nové a je příhodné tázat se, jakým způsobem se námi zjištěné sociální uspořádání bude podepisovat na hormonálních hladinách, odvozeně tedy na parožním růstu a v širším kontextu na reprodukční zdatnosti jedince. Jak již bylo uvedeno dříve, paroží jako i jiné excesivní struktury podléhají pohlavnímu výběru.

Následující experimenty by se mohly ubírat směrem podrobnějšího popisu uvedených období. Námi podávaná informace se vztahuje k celé sledované sezóně. Nicméně podrobnější sběr dat by mohl být důležitý pro popis sezónních změn v mládenecké skupině a poskytovat tak ucelenou informaci. Jak bylo představeno v literárním přehledu, testosteron podléhá sezónnímu cyklu a bylo by bezesporu zajímavé sledovat hormonální hladiny v souvislosti s dynamikou mládenecké skupiny a popsané skupiny blízkých společníků.

## 7 Závěr

Výsledky našeho experimentu potvrzují existenci podskupin v mládenecké skupině jelena evropského. Skupina jelenů udržujících mezi sebou malé vzdálenosti, tedy skupina nejbližších společníků, se dále lišila v dosaženém počtu agonistických interakcí. Ti co jich mezi sebou měli zanedbatelné množství, jsou označováni jako „Přátelé“, oproti „Konkurentům“, kteří měli interakcí mnohonásobně více. Ti se i v rámci skupiny nejbližších společníků snaží držet dále, a pokud se k sobě někdy dostanou dostatečně blízko, mají vyšší počet konfliktů.

Pokračováním v této problematice bychom chtěli doplnit předběžné výsledky hormonálních analýz. Další návaznost této práce by mohla směřovat zjištěním sezónní dynamiky v agonistickém chování a popsání skupinách jedinců.

## 9 Použitá literatura

Sekundární citace jsou značeny \*

- ANDĚRA, Miloš a Ivan HORÁČEK. *Poznáváme naše savce*. 2., přeprac. vyd. Ilustrace Jan Hošek. Praha: Sobotáles, 2005, 327 s. ISBN 80-868-1708-3.
- Barrell, G.K. et al., 2009. Effects of a synthetic gonadotrophin-releasing hormone agonist, leuprolide, on rut-associated events in male red deer. *Animal Production Science*, 49(12), pp.1120–1124.
- Bartos, L. et al., 1998. Rank dependent seasonal levels of IGF-1, cortisol and reproductive hormones in male pudu (*Pudu puda*). *Comparative biochemistry and physiology. Part A, Molecular & integrative physiology*, 120(2), pp.373–8.
- Bartos, L., 1985. Social activity and the antler cycle in red deer stags. *Biology of deer production. R. Soc. NZ Bull*, 22, pp.269–272
- Bartos, L., Bubenik, G. & Kuzmova, E., 2012. Endocrine relationships between rank-related behavior and antler growth in deer. *Frontiers in Bioscience*, 207(8), pp.1111–1126.
- Bartos, L. & Hyánek, J., 1982. Social position in the red deer stag. I. The effect on developing antlers. *Antler development in Cervidae*, pp.451–461.
- Bartos, L., Perner, V. & Losos, S., 1988. Red deer stags rank position, body weight and antler growth. *Acta Theriologica*, 33(14), pp.209–217.
- Bartos, L., Schams, D. & Bubenik, G. a, 2009. Testosterone, but not IGF-1, LH, prolactin or cortisol, may serve as antler-stimulating hormone in red deer stags (*Cervus elaphus*). *Bone*, 44(4), pp.691–8.
- Bartos, L. & Zirovnicky, J., 1981. Hybridization between red and sika deer I. *Zoologischer Anzeiger*, pp.260–270.
- Bartoš, L., 1986a. Dominance and aggression in various sized groups of red deer stags. *Aggressive Behavior*, 12, pp.175–182.
- Bartoš, L., 1990. *Horns, pronghorns, and antlers: evolution, morphology, physiology, and social significance* G. Bubenik & B. Bubenik, eds., Springer-Verlag New York, Inc.
- Bartoš, L. et al., 2010. Relationship between rank and plasma testosterone and cortisol in red deer males (*Cervus elaphus*). *Physiology & behavior*, 101(5), pp.628–634.

- Bartoš, L., 1986b. Relationships between behaviour and antler cycle timing in red deer. *Ethology*, 71, pp.305–314.
- Bartoš, L., 1982. Reproductive and social aspects of the behaviour of “white”red deer. *Säugetierkundliche Mitteilungen*, pp.89–117.
- Bartoš, L., 1980. The date of antler casting, age and social hierarchy relationships in the red deer stag. *Behavioural Processes*, 5, pp.293–301.
- Bartoš, L., Bahbouh, R. & Vach, M., 2007. Repeatability of size and fluctuating asymmetry of antler characteristics in red deer (*Cervus elaphus*) during ontogeny. *Biological Journal of the ...*, 91, pp.215–226.
- Bartoš, L. & Bubenik, G., 2011. Relationships between rank-related behaviour, antler cycle timing and antler growth in deer: behavioural aspects. *Animal Production Science*, 51, pp.303–310.
- Bartoš, L. & Hyánek, J., 1982. Social position in the red deer stag II. The relationship with developed antlers. *Antler development in Cervidae*, pp.463–466.
- Bartoš, L. & Losos, S., 1997. Response of antler growth to changing rank of fallow deer buck during the velvet period. *Canadian journal of zoology*, 75, pp.1934–1939.
- Bartoš, L. & Perner, V., 1985. Integrity of a red deer stag group during the velvet period, association of individuals and timing of antler cleaning. *Behaviour*, pp.314–323.
- Bartoš, L., Perner, V. & Procházka, B., 1987. On relationship between social rank during the velvet period and antler parameters in a growing red deer stag. *Acta Theriologica*, 32(24), pp.403–412.
- Baxter, B.J., Andrews, R.N. & Barrell, G.K., 1999. Bone turnover associated with antler growth in red deer (*Cervus elaphus*). *The Anatomical record*, 256(1), pp.14–9.
- Bubenik, G. a et al., 1998. Seasonal levels of metabolic hormones and substrates in male and female reindeer (*Rangifer tarandus*). *Comparative biochemistry and physiology. Part C, Pharmacology, toxicology & endocrinology*, 120(2), pp.307–15.
- Bubenik, G., White, R. & Bartoš, L., 2000. Antler growth in male and female reindeer and its relationship to seasonal blood levels of alkaline phosphatase. *Folia Zoologica*, 49(3), pp.161–166.
- Carranza, J., Fernandez-Llario, P. & Gomendio, M., 1996. Correlates of territoriality in rutting red deer. *Ethology*, 4305(102), pp.793–805.

- Cegielski, M. et al., 2009. Histological studies of growing and mature antlers of red deer stags (*Cervus elaphus*). *Anatomia, histologia, embryologia*, 38(3), pp.184–8.
- Clutton-Brock, T. et al., 1979. The logical stag: Adaptive aspects of fighting in red deer (*Cervus elaphus* L.). *Animal Behaviour*, 27, pp.211–225.
- CLUTTON-BROCK, T a S ALBON. *Red deer in the Highlands*. Boston: BSP Professional Books, 1989, vii, 260 p. ISBN 06-320-2244-2.
- CLUTTON-BROCK, T, F GUINNESS a S ALBON. *Red deer: behavior and ecology of two sexes*. Chicago: University of Chicago Press, c1982, xxii, 378 p. ISBN 02-261-1057-5.
- \*CLUTTON-BROCK, TH. Ranks and relationships in Highland ponies and Highland Cows. *Zeitschrift für Tierpsychologie*[online]. 1976, vol. 41, issue 2, s. 202-16. In Bartos, L. et al., 1998. Rank dependent seasonal levels of IGF-1, cortisol and reproductive hormones in male pudu (*Pudu puda*). *Comparative biochemistry and physiology. Part A, Molecular & integrative physiology*, 120(2), pp.373–8.
- Coulombe, M.-L., Massé, A. & Côté, S.D., 2006. Quantification and accuracy of activity data measured with VHF and GPS telemetry. *Wildlife Society Bulletin*, 34(1), pp.81–92.
- ČERVENÝ, Jaroslav. *Myslivost: Ottova encyklopedie. 2.*, upr. vyd. Praha: Ottovo nakladatelství, 2010, 591 s. ISBN 978-80-7360-895-8.
- Ditchkoff, S.S., Spicer, L.J., et al., 2001. Concentrations of insulin-like growth factor-I in adult male white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*): associations with serum testosterone, morphometrics and age during and after the breeding season. *Comparative biochemistry and physiology. Part A, Molecular & integrative physiology*, 129(4), pp.887–95.
- de Vos A, Brokx P, and Geist V. “A Review of Social Behavior of the North American Cervids During the Reproductive Period.” *American Midland Naturalist*, 1967.
- Ditchkoff, S.S., Lochmiller, R.L., et al., 2001. Major-histocompatibility-complex-associated variation in secondary sexual traits of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*): evidence for good-genes advertisement. *Evolution; international journal of organic evolution*, 55(3), pp.616–25.
- FOLSTAD, Ivar a Andrew John KARTER. Parasites, Bright Males, and the Immunocompetence Handicap. *The American Naturalist* [online]. 1992, vol. 139, issue 3, s. 603



- Gaspar-López, E. et al., 2010. Biometrics, testosterone, cortisol and antler growth cycle in Iberian red deer stags (*Cervus elaphus hispanicus*). *Reproduction in domestic animals = Zuchthygiene*, 45(2), pp.243–9.
- Gilbert, C., Ropiquet, A. & Hassanin, A., 2006. Mitochondrial and nuclear phylogenies of Cervidae (Mammalia, Ruminantia): Systematics, morphology, and biogeography. *Molecular phylogenetics and evolution*, 40(1), pp.101–17.
- Gómez, J.A. et al., 2006. Effect of advancing births on testosterone until 2.5 years of age and puberty in Iberian red deer (*Cervus elaphus hispanicus*). *Animal reproduction science*, 96(1-2), pp.79–88.
- Gomez, S. et al., 2013. Labeling studies on cortical bone formation in the antlers of red deer (*Cervus elaphus*). *Bone*, 52(1), pp.506–15.
- \* Goss RJ, 1983: Deer Antlers, Regeneration, Evolution and Function. Academic Press, New York. In Gaspar-López, E., Landete-Castillejos, T., Estevez, J. a, Ceacero, F., Gallego, L., & García, a J. (2010). Biometrics, testosterone, cortisol and antler growth cycle in Iberian red deer stags (*Cervus elaphus hispanicus*). *Reproduction in Domestic Animals = Zuchthygiene*, 45(2), 243–9.
- Hamilton, W.D. & Zuk, M., 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science (New York, N.Y.)*, 218(4570), pp.384–7.
- Heurich, M. et al., 2012. Calibration of remotely collected acceleration data with behavioral observations of roe deer (*Capreolus capreolus* L.). *Acta Theriologica*, 57(3), pp.251–255.
- Kierdorf, U. & Bartos, L., 1999. Treatment of the growing pedicle with retinoic acid increased the size of the first antlers in fallow deer (*Dama dama* L.). *Comparative biochemistry and physiology. Part C, Pharmacology, toxicology & endocrinology*, 124(1), pp.7–9.
- Kierdorf, U., Li, C. & Price, J.S., 2009. Improbable appendages: Deer antler renewal as a unique case of mammalian regeneration. *Seminars in cell & developmental biology*, 20(5), pp.535–42.
- Kochanny, C.O., Delgiudice, G.D. & Fieberg, J., 2009. Comparing Global Positioning System and Very High Frequency Telemetry Home Ranges of White-Tailed Deer. *Journal of Wildlife Management*, 73(5), pp.779–787.
- Koubek, P. and Zima, J. 1999. *Cervus elaphus*. In: A. J. Mitchell-Jones, G. Amori, W. Bogdanowicz, B. Kryštufek, P. J. H. Reijnders, F. Spitzenberger, M. Stubbe, J. B. M.

- Thissen, V. Vohralík and J. Zima (eds), *The Atlas of European Mammals*, pp. 388–389. Academic Press, London, UK
- Koutnik, D., 1981. Sex-related differences in the seasonality of agonistic behavior in mule deer. *Journal of Mammalogy*, 62(1), pp.1–11.
- Krojerová-Prokešová, J. et al., 2010. Feeding patterns of red deer *Cervus elaphus* along an altitudinal gradient in the Bohemian Forest: effect of habitat and season. *Wildlife Biology*, 16(2), pp.173–184.
- Kruuk, L., Slate, J. & Pemberton, J., 2002. Antler size in red deer: heritability and selection but no evolution. *The Society for the Study of Evolution*, 56(8), pp.1683–1695.
- Li, C. et al., 2003. Effects of testosterone on pedicle formation and its transformation to antler in castrated male, freemartin and normal female red deer (*Cervus elaphus*). *General and Comparative Endocrinology*, 131(1), pp.21–31.
- Li, C. & Suttie, J.M., 2001. Deer antlerogenic periosteum: a piece of postnatally retained embryonic tissue? *Anatomy and embryology*, 204(5), pp.375–88.
- Lincoln, G., 1992. Biology of antlers. *Journal of Zoology*, 226, pp.517–528.
- Lincoln, G., 1972. The role of antlers in the behaviour of red deer. *Journal of experimental zoology*, 182, pp.233–250.
- Lincoln, G., Guinness, F. & Short, R., 1972. The way in which testosterone controls the social and sexual behavior of the red deer stag (*Cervus elaphus*). *Hormones and behavior*, 396, pp.375–396.
- Lotek Wireless Inc., 2006. Small and middle size animals GPS location system. User's manual.
- Löttker, P. et al., 2009. New Possibilities of Observing Animal Behaviour from a Distance Using Activity Sensors in Gps-Collars: An Attempt to Calibrate Remotely Collected Activity Data with Direct Behavioural Observations in Red Deer *Cervus elaphus*. *Wildlife Biology*, 15(4), pp.425–434.
- Lovari, S., Herrero, J., Conroy, J., Maran, T., Giannatos, G., Stubbe, M., Aulagnier, S., Jdeidi, T., Masseti, M. Nader, I., de Smet, K. & Cuzin, F. 2008. *Cervus elaphus*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.1. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>.
- Ludt, C.J. et al., 2004. Mitochondrial DNA phylogeography of red deer (*Cervus elaphus*). *Molecular phylogenetics and evolution*, 31(3), pp.1064–83.

- Malo, A.F. et al., 2009. What does testosterone do for red deer males? *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 276(1658), pp.971–80.
- Mitani, J., 2009. Male chimpanzees form enduring and equitable social bonds. *Animal Behaviour*, 77(3), pp.633–640.
- Moen, R., Pastor, J. & Cohen, Y., 1996. Interpreting behavior from activity counters in GPS collars on moose. *Alces*, 32, pp.101–108.
- Pitra, C. et al., 2004. Evolution and phylogeny of old world deer. *Molecular phylogenetics and evolution*, 33(3), pp.880–95.
- Pluháček, J., Hrabina, P. & Robovský, J., 2011. České názvy živočichů. Savci (Mammalia). Dodatek 2--jelenovití (Cervidae), kabarovití (Moschidae) a kančilovití (Tragulidae). *Lynx, series nova*, 42, pp.281–296.
- Price, J. & Allen, S., 2004. Exploring the mechanisms regulating regeneration of deer antlers. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 359(1445), pp.809–22.
- Price, J.S. et al., 2005. Deer antlers: a zoological curiosity or the key to understanding organ regeneration in mammals? *Journal of anatomy*, 207(5), pp.603–18.
- RANDALL, David J, Warren W BURGGREN, Kathleen FRENCH a Roger ECKERT. *Eckert animal physiology: mechanisms and adaptations*. Ed. 5. New York: W.H. Freeman and Co., c2002, xvii, 736, [56] p. ISBN 07-167-3863-5.
- Reyes, E. et al., 1997. Seasonal levels of cortisol, IGF-1 and triiodothyronine in adult male pudu (*Pudu pudu*). *Folia Zoologica*, 46(2), pp.109–116.
- Sadighi, M. et al., 2001. Effects of testosterone either alone or with IGF-I on growth of cells derived from the proliferation zone of regenerating antlers in vitro. *Growth hormone & IGF research: official journal of the Growth Hormone Research Society and the International IGF Research Society*, 11(4), pp.240–6.
- Sunde, P. et al., 2009. Behavioural Responses of GPS-Collared Female Red Deer *Cervus elaphus* to Driven Hunts. *Wildlife Biology*, 15(4), pp.454–460.
- \* SUTTIE, JM. EFFECT OF ANTLER REMOVAL ON DOMINANCE AND FIGHTING BEHAVIOR IN FARMED RED DEER STAGS. *Journal of zoology* [online]. 1980, vol. 190, FEB, s. 217-224 [cit. 2014-07-30]. In Bartos, L. et al., 1998. Rank dependent seasonal levels of IGF-1, cortisol and reproductive hormones in male pudu (*Pudu pudu*).

- Comparative biochemistry and physiology. Part A, Molecular & integrative physiology, 120(2), pp.373–8.
- Suttie, J. et al., 1985. Insuline-like Growth Factor 1 (IGF-1) Antler-Stimulating Hormone? *Endocrinology*, 116, pp.846–849.
- Suttie, J., 1985. Social dominance in farmed red deer stags. *Applied Animal Behaviour Science*, 14, pp.191–199.
- Suttie, J., Lincoln, G. & Kay, R., 1984. Endocrine control of antler growth in red deer stags. *Journal of reproduction and ...*, 71, pp.7–15.
- Suttie, J.M. et al., 1995. Role of steroids in antler growth of red deer stags. *The Journal of experimental zoology*, 271(2), pp.120–30.
- Turner, L.W. et al., 2000. Monitoring cattle behavior and pasture use with GPS and GIS. *Canadian Journal of Animal Science*, 80(3), pp.405–413.
- Ungar, E.D. et al., 2005. Inference of animal activity from GPS collar data on free-ranging cattle. *Rangeland Ecology &*, 58(3), pp.256–266.