

**UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE**  
**PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA**

**Studijní program: ZOOLOGIE**



**Mgr. Martina Komárková**

Mateřská investice a reprodukční strategie u domácích koní

*(Equus caballus)*

Maternal investment and reproductive strategy in domestic horses (*Equus*

*caballus)*

**Disertační práce**

Školitelka: Ing. Jitka Bartošová, Ph.D.

Praha, 2013



Klisna Robinia s potomkem

Komárková M., 2013. Mateřská investice a reprodukční strategie u domácích koní (*Equus caballus*). Disertační práce. Oddělení Ekologie a etologie, Katedra Zoologie, Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze, Praha.

Klíčová slova: kůň, mateřské chování, kojení, dominance, dominantní postavení, lateralita

**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 9. 9. 2013

Podpis:

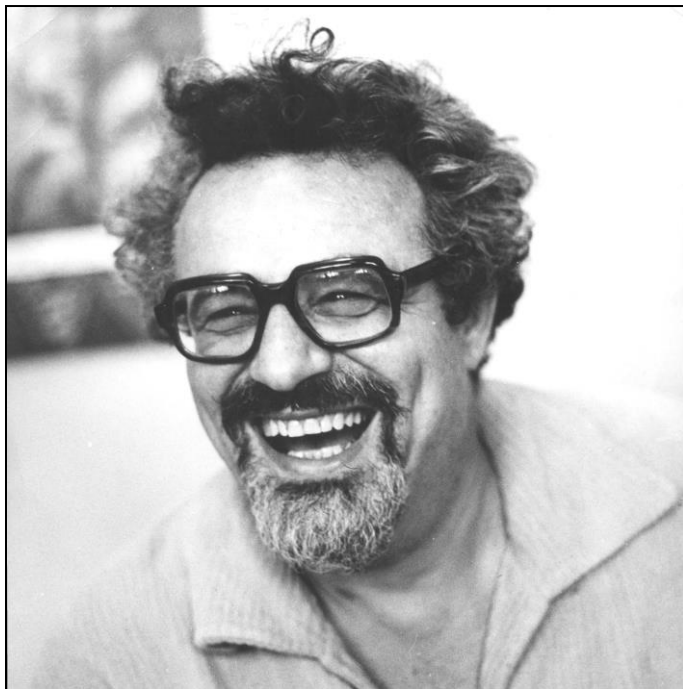
## Poděkování

Na začátku nebylo doktorské studium. A jelikož bez začátku se začínat nedá, chtěla bych v první řadě poděkovat mamince. Kromě jiného přispěla k mé akademické dráze tím, že mě naučila číst, skoro počítat a dlela nade mnou, když jsem ztrácela optimismus ohledně dalšího směřování. A byla to ona, kdo vyslyšel mé dětské prosby, vzala mě poprvé ke koním a posléze se i přímo zapojila do mých pokusů a mohly jsme tak společně strávit neopakovatelné chvílky s klabonosými čtyřnožci. Velký dík patří i mé sestře, bez níž by nejen mé koňské podnikání bylo poloviční. Celé své velké rodině děkuji za lásku a podporu.

Dále bych ráda poděkovala své profesorce biologie na gymnáziu, Ireně Svobodové, která mi dala chuť do dalšího studia. Děkuji Danovi Fryntovi, protože mě správně nasměroval a je mi váženým učitelem.

Takřka v moment vstupu na vysokou školu se mě ujala Jitka Bartošová, má školitelka. Umožnila mi zabývat se etologií nemyší, za což jsem jí velmi vděčná. Věnovala mi mnoho bezesných nocí a trpělivosti, nespočetně dobrých rad, zkušeností a příležitostí, z nichž nejzásadnější byla má introdukce do Výzkumného ústavu živočišné výroby v Uhříněvsi. Tam jsem poznala Janu Dubcovou, výjimečnou kamarádku a kolegyni, bez které si uplynulá léta nedovedu představit. Hrály jsme si koňmi, hrály jsme si s jeleny a hrály jsme si dobře. Stejně tak mi v Ústavu vstoupil do cesty Honza Pluháček, můj konzultant, kamarád a spolubojovník na lichokopytním poli, který mě obdařil vzácnými odbornými články a od té doby jeho vzdělávací snahy neustaly, za což mu děkuji. Velký dík také zaslouží za komentáře k této práci. Poděkovala bych ráda i vstřícným a cenně radícím Luděkovi Bartošovi a Markovi Špinkovi, vždy přátelsky naladěné Radce Šárové a milému nerudovi Adamu Duškovi. Děkuji přátelům z kanceláře číslo šest: Radim Kotrba mě naučil, jak na vysokou, Erika Kužmová mi bola příkladem svojou pracovnou morálkou aj úprimnosťou a spoločne s Mišou Hojsíkom sa o mňa celkovo pekne postarali, všade kde sme bývali. Gracias a Paco Ceacero por su profesionalidad, paciencia y perfecta organización de mi estancia en España y por su camaraderia con los hipopótamos. Děkuji i Mirce Pokorné za plodné debaty o věcech mezi nebem a koněm. A nemohu nepoděkovat Tomášovi Protivovi, jenž mi byl nerozlučným druhem nejen při Filozofii výchovy.

Závěrečný veliký dík patří lidem i koním z Národního hřebčína v Kladrubech nad Labem a z přidruženého pracoviště v Selmicích, jmenovitě především paní Evě Kozlové, která se mi vždy ochotně věnovala a inspirovala mě hlubokým přehledem o „jejích“ koních.



Věnováno Mašovi

# Obsah

<b>ABSTRAKT</b> .....	<b>1</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>2</b>
<b>1. ÚVOD</b> .....	<b>3</b>
<b>2. LITERÁRNÍ PŘEHLED</b> .....	<b>4</b>
2.1. KONĚ DNES .....	4
2.2. KONĚ PŘISPŮSOBIVÍ .....	4
2.3. KONĚ MATEŘSTÍ .....	6
2.4. KONĚ DOMINANTNÍ .....	7
2.5. KONĚ UČENLIVÍ .....	8
2.6. KONĚ LATERALIZOVANÍ .....	9
<b>3. CÍLE</b> .....	<b>11</b>
<b>4. VÝSLEDKY A DISKUSE</b> .....	<b>12</b>
4.1. OKRUH 1 .....	12
4.2. OKRUH 2 .....	13
4.3. OKRUH 3 .....	13
4.4. OKRUH 4 .....	14
<b>5. SHRNUTÍ</b> .....	<b>15</b>
<b>6. LITERÁRNÍ ZDROJE UŽITÉ V ÚVODU A ZÁVĚRU PRÁCE</b> .....	<b>16</b>
<b>7. PUBLIKACE</b> .....	<b>25</b>
<b>1. KOMÁRKOVÁ, M., BARTOŠOVÁ, J., DUBCOVÁ, J., (2011). EFFECT OF MARES' DOMINANCE RANK ON SUCKLING BEHAVIOUR IN THE LOOSE HOUSED DOMESTIC HORSES. APPLIED ANIMAL BEHAVIOUR SCIENCE. 133, 54– 59.</b>	
<b>2. BARTOŠOVÁ, J., KOMÁRKOVÁ, M., DUBCOVÁ, J., BARTOŠ, L., PLUHÁČEK, J., (2011). CONCURRENT LACTATION AND PREGNANCY: PREGNANT DOMESTIC HORSE MARES DO NOT INCREASE MOTHER-OFFSPRING CONFLICT DURING INTENSIVE LACTATION. PLOS ONE 6(8), E22068.</b>	
<b>3. KOMÁRKOVÁ, M., &amp; BARTOŠOVÁ, J. AGE, RESIDENCE AND INDIVIDUALITY OF THE MOTHER AFFECT DOMINANCE RANK IN SUBADULT DOMESTIC HORSES. (V PŘÍPRAVĚ).</b>	
<b>4. KOMÁRKOVÁ, M., &amp; BARTOŠOVÁ, J. (2013). LATERALIZED SUCKLING IN DOMESTIC HORSES (EQUUS CABALLUS). ANIMAL COGNITION. 16 (3), 343-349.</b>	

Autorkou ilustračních fotografií koní v textu je Martina Komárková. Vznikly v rámci pozorování, zpodobnění jsou tedy hlavní aktéři celé práce, Starokladrubští bělouši.

## Abstrakt

Disertační práce je zaměřena na detailní studium vybraných sociobiologických jevů, které se váží k období laktace. Během čtyř let sledování v Národním hřebčíně v Kladrubech nad Labem se podařilo sesbírat data o kojení téměř osmdesáti hříbat koně domácího (*Equus caballus*), která byla vyhodnocena společně s údaji o reprodukční historii matek, jejich dominantními interakcemi a následným rozbohem hierarchického postavení odrostlých hříbat. V první studii popisují (společně se svými spoluautory), že dominantní klisny oproti klisnám jim sociálně podřízeným, kojí své potomky déle, a tedy o ně více pečují. Jsou také při kojení méně rušeny, zatímco samy častěji agresivně ukončují kojení submisivním matkám. Dominantní klisny tak mohou získávat následnou kompetitivní výhodu pro své potomky. V druhém článku je osvětlena reprodukční strategii klisen, čelících dvojí mateřské investici, tedy kojení stávajícího hříběte a současné březosti. Bylo zjištěno, že oproti předpokladu březí matky v porovnání s „nebrežními“ nekrátí sajícím hříbatům kojení, ani jim kojení více neukončují. Zřejmě se tak mládě snaží předpřipravit na pozdější fázi březosti, kdy budou muset své tělesné zdroje alokovat přednostně do plodu a přísun mléka odrůstajícímu potomku omezit. Ve třetím a čtvrtém rukopisu jsem se zabývala hypotézami, jak může matka během kojení působit na hříbě svým specifickým chováním. Bylo sledováno, zda hierarchické postavení matky v době laktace a parametry kojení mohou ovlivnit postavení subadultního potomka ve skupině vrstevníků stejného pohlaví. Primárním faktorem ovlivňujícím hierarchické postavení potomka je jeho věk, v kombinaci s rezidencí, tedy dobou pobytu jedince ve stádě. Zároveň byla odkryta korelace v hierarchickém postavení hříbat narozených stejným matkám v po sobě následujících sezónách, indikující existenci konzistentního mateřského stylu. V posledním přiloženém článku je diskutována lateralizovaná povaha kojení. Předpokládala jsem, že pokud je koňský mozek v rámci ontogeneze lépe uzpůsoben k přijímání negativních či strach vyvolávajících podnětů svou pravou hemisférou, chování matky během kojení, kdy hříbě vnímá okolí pouze jedním okem, by mohlo být průvodním jevem tohoto fenoménu. To se nepotvrdilo, ovšem třetina hříbat vykazovala silně lateralizované preference při kojení, které velmi pravděpodobně odrážejí motorickou laterality, podobně jako například lidská pravo- či levo-rukost. Presentované výsledky přinášejí nové poznatky na poli dominantních vztahů mezi členy stáda a mezi matkou a potomkem, zohledňují faktory ovlivňující mateřskou investici v období laktace a popisují vývoj motorické laterality během kojení.

## Abstract

The aim of my doctoral thesis is the detailed study of the behavioural and sociobiological principles associated with the period of lactation. Suckling data covering almost 80 foals of domestic horse (*Equus caballus*) was obtained within four years of observation in the National Stud in Kladruby nad Labem, Czech Republic. The data were evaluated together with the reproductive history of the mothers, their agonistic interactions and following analysis of the dominance position of subadult foals. The first study describes longer suckling (greater maternal care) in dominant mares compared to submissive ones. Dominant mares are also less disturbed during nursing, whereas they terminated the nursing of submissive mares more often. A possible competitive advantage for the offspring of dominant mares may arise from such behaviour. The second paper enlightens the reproductive strategy of mares facing double maternal investment; suckling of the foal and pregnancy at the same time. I found out, contrary to the expectations, that the pregnant mares neither suckled their foals less nor terminated more suckling compared to non-pregnant herdmates. They may try to compensate their suckling foal with the perspective of its early weaning due to ongoing pregnancy. In the third and fourth manuscript I studied, how mother can behaviourally affect the foal during suckling. I observed how the dominance position of the lactating mare and suckling parameters may influence the dominance position of the subadult offspring within the group of horses of the same sex and age. I revealed that age is the primary factor affecting the dominance position of the young, combined with the residency in the herd. I also found the moderate correlation for the dominance position of the foals born from the same mother in two consecutive seasons. It indicates individual differences in the contribution of the mare, pointing out the existence of certain maternal style. In the last paper the lateralized nature of suckling is discussed. I hypothesised that if the right hemisphere of the horse brain is better adapted for processing the negative or fearful stimuli, so the behaviour of the mother during suckling, when the foal may observe the surrounding with one eye only, may potentially be the factor affecting this phenomenon. However, this hypothesis could not be confirmed. Instead, we found strongly lateralized behaviour of the suckling foal, caused by the foal itself, so we classified it as motor lateralization, similarly as the human handedness. Hereby presented results bring new knowledge in the field of the dominance relationship between herd members and between the mother and the foal. I paid attention to the factors affecting maternal investment during the lactation period and described the development of motor lateralization during suckling.



## 1. Úvod

Tato práce, koncentrovaná do tří publikací a jednoho rukopisu v přípravě, je zaměřena na detailní sociobiologické studium vlivu různorodých faktorů působících v období laktace přes matku na jejího potomka a na jejich možný behaviorální efekt v dospělosti. Je výsledkem metodického pozorování chování klisen s hříbaty, jež bylo započato již v rámci magisterského studia, a díky tomu prezentované výstupy mohly pokrýt rozsáhlý časový úsek. Takovýto přístup je při studiu dlouhodobého zvířete nezbytný a v dostupné literatuře poměrně raritní ve své obsáhlosti. Podobné studie zaměřené na divoké i domácí koně obvykle pracují s mnohem nižšími počty zvířat (N = 13: Araba a Crowell-Davis 1994, 14: Weeks a kol. 2000, 11: Feh 1999). Několik desítek zvířat je již výjimkou (40: Monard a kol. 1997). Tyto studie dále také vykazují mimořádnou variabilitu v metodických přístupech, a tedy i ve výsledcích, případně v nejednotnosti sledovaných proměnných, proto jejich biologický význam může být zpochybněn. Některé významné jevy týkající se kojení koní, například vývoj laterality v ontogenezi, nebyly dosud studovány, ač zvolené modelové zvíře je široce rozšířené a domestikované (a tedy je častým zdrojem různorodých vědeckých aktivit). Prezentovaný výzkum byl možný díky světově unikátnímu prostředí v Národním hřebčíně v Kladrubech nad Labem. Jeho výjimečnost spočívá především v šíře poskytovaného sociálního zázemí pro zvířata v porovnání s běžnou chovatelskou praxí (Bachmann a Stauffacher 2002, Petersen a kol. 2006, Søndergaard a Ladewig 2004). Chovné klisny s hříbaty jsou drženy ve skupinách (8-14 matek), mohou si tedy vytvořit podobnou sociální strukturu jako v přírodě (ovšem bez přítomnosti samce). Obměna stáda je suplována zařazováním nových mladých klisen do chovu, tedy opět procesem vzdáleně podobným přirozenému. Může se stát, že klisna se opětovně setká se svou dcerou či známou samicí z dřívějšího období. Hříbata jsou sice odstavována uměle, avšak ve skupinách, kde setrvávají po tři roky. Samci i samice tak získávají sociální zdatnost mezi svými vrstevníky. Tento dlouhodobě stabilní systém mi umožnil pracovat s dostatečným množstvím sociálně interagujících koní, v alespoň rámcově standardizovaných podmínkách. Díky tomu bylo možno formulovat a testovat hypotézy odhalující vliv sociálního postavení matky, a také její péče, na potomka a dospět k závěrům uplatnitelným na savce s podobnou sociální strukturou obecně.

## 2. Literární přehled

### 2.1. Koně dnes

Koňovití (*Equidae*) náleží společně s tapíry a nosorožci do řádu lichokopytníků a zahrnují recentně jediný rod *Equus* se třemi podrody, koňmi (*Equus*), osly (*Asinus*) a zebrami (*Hippotigris*). V rámci koní je stále mnoho nejasností ohledně taxonomie jednotlivých žijících či recentně vymřelých zástupců, nicméně se zdá, že z široce rozšířených pozdně pleistocénních a holocénních tarpanů (*Equus ferus*) se oddělili jak stepní tarpani (*Equus ferus ferus*), pravděpodobní předci koní domácích (*Equus caballus*), tak tarpani lesní (*Equus ferus sylvestris*) i asijské koně Převalského (*Equus ferus przewalskii*) (shrnuto v Robovský 2009).

Důležitým milníkem v existenci volně žijících koní se stal rok 1969, kdy byl v poušti Gobi naposledy pozorován divoký kůň Převalského (Robovský 2009). Tachi, jak je nazýván v mongolštině, tak následoval osud tarpanů, kteří zmizeli z evropské přírody na počátku dvacátého století (Kavar a Dovč 2008) a svých dávných předků ze Severní Ameriky vyhynuvších kolem 10 500 př. n. l. (Guthrie 2003). Ač k vymizení divokých koní člověk aktivně přispěl (Guthrie 2006), na druhou stranu, díky němu nyní jejich potomci procházejí opět radiací. Stavy koně Převalského stoupají, díky odchovu v zoo a úspěšným reintrodukcím (Hoesli a kol. 2009). Byly podniknuty pokusy o renesanci tarpanů (Jezierski a kol. 1999). Koně domácí, domestikovaní přibližně před 5 500 lety v západní Eurasii (Outram a kol. 2009, Warmuth a kol. 2012) se úspěšně vracejí do přírody. Zdivočelá neboli ferální stáda obývají více než 400 let opětovně Severní Ameriku (Ryden 1972), přežívají například v extrémních podmínkách Austrálie (Hampson a kol. 2010) a daří se jim rychle množit i v Evropě (Linklater 2000). Stavy koní držených v lidské péči stoupají také, jen v České Republice je evidováno více než 74 000 jedinců (Ministerstvo zemědělství ČR 2010).

Část původní genetické diversity předků dnešních ferálních a domácích koní je nenávratně ztracena díky silné selekci v chovu a opakovaným efektům hrdla láhve (například McCue a kol. 2012). Současným výsledkem je více než 400 moderních plemen, která jsou často uzavřená vzájemnému křížení (Hendricks 2007). Přesto si koně uchovali obdivuhodnou ekologickou i etologickou plasticitu, pravděpodobně díky specifickému domestikačnímu procesu (Wade a kol. 2009).

### 2.2. Koně přizpůsobiví

Koně, velcí a dlouhověcí spásači, jsou původně harémoví kopytníci udržující si uvnitř stád relativně dlouhodobě stabilní lineární hierarchii (Berger 1977, Rubenstein 1981, Rutberg a Greenberg 1990). Hřbec a několik klisen s potomky představují základní jednotku koňské society (Tyler 1972, Kaseda a kol. 1995, Linklater a kol. 1999). U ferálních populací můžeme nicméně

v závislosti na environmentálních podmínkách pozorovat velmi výjimečně i sociální systém bližší spíše zebrařm Grévyho (*Equus grevyi*) a africkým oslům (*E. africanus*), tedy vytváření teritorií (Rubenstein 1981). Zdivočelí koně žijící volně v Austrálii již více než 140 let se dokázali přizpůsobit nehostinným podmínkám nepůvodního prostředí. Následkem silné přírodní selekce v obdobích sucha (až 75% mortalita, Berman 1991) je dnešní populace schopná cestovat mezi zdroji vody a potravy až 65 km, což je oproti příbuzným druhům, žijícím v aridních podmínkách, tedy oslům a zebrařm, přinejmenším čtyřikrát tolik (Hampson a kol. 2010). Celkově úspěšnost ferálních koní v přírodě svědčí o mimořádné fyzické adaptabilitě, do které je třeba zahrnout i přizpůsobení chování.

Různorodost etologických projevů koní má zřejmě základ v sociální struktuře divokých stád. Mezi prvním a třetím rokem mladí koně obého pohlaví opouštějí domovskou skupinu, patrně aby bylo zabráněno možnému příbuzenskému křížení (Monard a Duncan 1996). Klisny jsou včleněny do harému jiného hřebce, hřebci se sdružují do zvláštních jednopohlavních skupin, nazývaných mládenecké či hřebčí tlupy, anglicky „bachelor groups“ (Waring 1983). Obě pohlaví tedy odcházejí z prostředí, kde jsou dominantní vztahy relativně stálé, do prostředí, kde si musí vybudovat vlastní pozici. Všichni koně jsou schopní se snadno naučit a zapamatovat si hierarchický systém ve stádě, ať už je zcela lineární či mnohem komplexnější (Haupt a kol. 1978). Ve stádech lze pozorovat mnoho odchylek od tradičního uspořádání. Vedoucí hřebec může obranu harému sdílet až se třemi dalšími hřebci, stále však zůstává otcem většiny potomků (Bowling a Touchberry 1990, Asa 1999). V oblastech s hojným výskytem samců tak může být společná obrana klisen jedinou cestou, jak si zajistit stabilní fitness (Rubenstein 1986, Bowling a Touchberry 1990, Feh 1999). Zároveň to ale vyvolává nutnost adaptace, vytvoření hierarchie mezi hřebci a rozdělení rolí.

Jedním z možných indikátorů, na jehož základě si mladé dospívající samice vybírají, ke kterému hřebci se přidají, je přítomnost známých klisen v jeho harému (Monard a Duncan 1996). Celkově tedy koně musí disponovat dobrou dlouhodobou pamětí, schopností rozeznat jednotlivé členy stáda podobně jako někteří vysoce sociální primáti (Linklater a kol. 2000) a umět odhadnout jejich dominantní postavení (Rho a kol. 2004). Nelze odhlédnout ani od faktu, že koně bylo možno domestikovat, tedy vystavit je zcela novým podmínkám, které vyžadovaly vývojovou plasticitu a schopnost učení (Price 1999). Během lidského výcviku koně prokazují značné, byť individuálně variabilní schopnosti v reaktivitě a zapamatování si i velmi subtilních stimulů (např. Visser a kol. 2003).

Domestikovaní koně v lidské péči čelí proměnlivým a nepřírozeným podmínkám. Počínaje odlišnou stravou, denním rozvrhem, přes omezené možnosti pohybu, výběr partnera či sociálního zázemí. Původně vysoce sociální zvířata jsou držena samostatně, ve dvojicích, ve stádech, kde jsou pouze klisny, klisny s hříbaty, mohou být přítomni i valaši, zřídka dokonce i hřebci či jiné živočišné

druhy. Navzdory tomu si udržují (mají-li k tomu možnost) podobnou sociální strukturu a chování jako v přírodě. Často vykazují například stabilní lineární hierarchii, a to jak mezi klisnami, tak hřebci (Van Dierendonck a kol. 1995, Weeks a kol. 2000). Zdomácnělí koně jsou během krátké doby schopni adaptovat své chování opět na přírodní prostředí, například vytvářet mládenecké skupiny (Wells a von Goldschmidh-Rothschild 1979), což napovídá tomu, že přirozené chování může být v jisté míře a s vědomím reálných omezení, sledováno i v zajetí. Naskýtá se tak možnost pozorovat koňskou behaviorální plasticitu, schopnost přizpůsobit se daným okolnostem, velmi detailně.

### **2.3. Koně mateřští**

Z hlediska vkladu do potomka lze mateřskou investici rozdělit na dvě stádia. Prvním je období od zabřeznutí do porodu, druhým pak laktace a souběžné sociální zapojení mláďete, katalyzované matkou, trvajícím do odstavu.

Koně patří mezi savce schopné zabřeznout již krátce po porodu, březost trvá jedenáct měsíců (Feist a McCullough 1975, Asa a kol. 1979, Crowell-Davis a Houpt 1986). Matka tedy často



čelí dvojí mateřské investici, kdy kojí hříbě a zhruba týden až měsíc po jeho narození již současně ukládá zdroje i do jeho sourozence. Laktace je napříč druhy nejnáročnější částí mateřské investice savců (Clutton-Brock a kol. 1989). Bylo zjištěno, že čas strávený kojením neodpovídá množství přijatého mléka hříbětem (Cameron a kol. 1999b), od té doby se většina výzkumů u koňovitých zaměřuje na studium indikátorů nepřímé mateřské investice, a operuje především s proměnnými, jako jsou ukončování kojení matkou a odmítání kojení a pokusů o ně (Heitor a Vicente 2008, Pluháček a kol. 2010), jež by měly vypovídat o ochotě matky k poskytování péče. Klisna musí zabezpečit dostatek mléka pro svého potomka přinejmenším na období 110 dnů, které jsou zásadními pro jeho přežití (Cameron a Linklater 2000, Cameron a kol. 2003). Průběh samotného kojení je mimo jiné silně ovlivněn individuálními možnostmi matky. Vzhledem ke své mateřské zkušenosti (Duncan a kol. 1984), věku (Cameron a kol. 2000), druhové či plemenné příslušnosti (Martuzzi a kol. 2004), kondici (Cameron a kol. 1999a), březosti a pohlaví plodu (Pluháček a kol. 2007) a sociálnímu postavení (Feh 1990) může investovat do laktace rozdílně. Může ovlivnit délku a frekvenci kojení, a způsob jeho ukončení i odmítnutí (Tyler 1972, Weeks a kol. 2000). Zároveň je nutné brát v úvahu individuální mateřský styl dané matky (Fairbanks 1996, Cameron a Linklater 2000), a jako vedlejší efekt kojení také vzájemnou blízkost hříběte a matky, která může poskytovat hříběti ochranu a sociální komfort (Tyler 1972, Feist a McCullough 1976, Weeks a kol. 2000, Heitor a kol. 2006).

Mnoho studií popisuje setrvávání hříběte v blízkosti matky v závislosti na pozdějším vývoji hříběte (například Rho a kol. 2004, Heitor a Vicente 2008), žádná však neanalyzuje vliv průběhu kojení na sociální úspěšnost hříběte v dospělosti.

Zásadní část mateřské péče je u koní ukončena odstavem. V přírodě klisny odstavují potomky v závislosti na svém stavu a zkušenosti zhruba od 7-8 měsíce stáří hříběte, případně několik týdnů před narozením dalšího hříběte. Nezřídka jsou oba po sobě se narodivší potomci kojeni současně (Tyler 1972, Cameron a kol. 1999c). Úzké vztahy mezi matkou a mládětem přetrvávají až do doby, kdy mladí samci či samice opouští rodné stádo. Oproti tomu umělý odstav se provádí obvykle mezi čtvrtým a šestým měsícem, většinou náhle a velmi stresujícím způsobem (Nicol a kol. 2005). Je tedy zřejmé, že hříbě má k dispozici podstatně méně času stráveného s matkou oproti volnosti. Negativní dopady umělého odstavu na hříbata byly v literatuře podrobně zdokumentovány (shrnutí ve Waran a kol. 2008). Umělý odstav zpravidla kumuluje řadu zásadních změn v životě hříběte. Kromě ztráty mléka a matky, dochází zejména ke změnám sociálního a fyzického prostředí, denního režimu, zacházení ze strany člověka nebo k sociální izolaci v případě, že je hříbě odstaveno samo a nikoli pohromadě se skupinou vrstevníků (Nicol a kol. 2005).

Na základě uvedených faktů bylo přistoupeno k podrobné studii dvojí mateřské investice během současné laktace a březosti. Cílem byly jak obecné zákonitosti a jejich případný projev v podmínkách „dostatečné“ výživy a nulového predáčního tlaku, tak i získání podpůrných argumentů pro prosazení pozdějšího odstavu hříbat, a tím i lepšího welfare koní v dnešních chovech.

#### **2.4. Koně dominantní**

Dominance či submisivita u koní záleží na mnoha faktorech. Zejména na agresivitě jedince (Weeks a kol. 2000), věku (Tyler 1972, Rutberg a Greenberg 1990, Van Dierendonck a kol. 2004, Heitor a kol. 2006), váze či výšce (Ellard a Crowell-Davis 1989, Rutberg a Greenberg 1990) či délce residence ve stádě (Van Dierendonck a kol. 1995, Heitor a kol. 2006). Nicméně vliv těchto faktorů je v závislosti na jednotlivých studiích variabilní. Stejně tak je proměnlivá i „dědivost“ mateřského postavení, termín používaný zejména primatology (Harcourt a Stewart 1987). Zdá se, že klisny i hřebci mohou profitovat z dominantního postavení svých matek a stát se v dospělosti také dominantními (Feh 1990, Van Dierendonck a kol. 1995 a Monard a Duncan 1996). Nedávno byla popsána aktivní role matky při péči o samčí potomky; samice brání hřebci v časném vyhnání svých synů ze stáda a pravděpodobně jim tak umožňují dosáhnout lepší kondice a sociální zdatnosti (Stanley a Schulz 2012). Některé dosavadní práce porovnávají i dominantní postavení hříbat před a po odstavu (Tyler 1972, Wells a von Goldschmidt-Rothschild 1979, Weeks a kol. 2000, Heitor a

Vicente 2008), velmi mladá zvířata však nemají jasný hierarchický systém ještě vytvořen, jak někteří autoři obratem přiznávají (Tyler 1972, Wells a von Goldschmidt-Rothschild 1979, Heitor a Vicente 2008). Shodu mateřského postavení a postavení hříběte v dospělosti dokumentují převážně studie na ferálních koních (Monard a kol. 1997). Není ovšem jasné, na základě čeho potomci dispozice k dominantnímu či submisivnímu postavení „dědí.“ Bylo formulováno několik způsobů možného přenosu postavení z matky na potomka. Může se jednat o genetickou dispozici,



kdy agresivita a tedy vyšší úspěšnost v agonistických interakcích odráží zvýšenou hladinu testosteronu (Beaver a Amos 1982). Také může jít o přímý vliv matky, která dokáže načasovat porod do příhodného období v sezóně a umožní tak svému potomkovi kompetitivní výhodu nad jeho vrstevníky (Green a Rothstein 1991). Matka také může aktivně bránit hříbě proti jí podřízeným členům stáda (například hříbatům), kteří si pak vytvoří asociaci podřazení i vůči jejímu potomkovi (Tyler 1972). Roli může hrát i proces asociativního učení samotného hříběte (Weeks a kol. 2000). Při

agonistických interakcích si může zapamatovat behaviorální projevy matky vůči konkrétním koním a pak je opakovat (Tyler 1972, Van Dierendonck a kol. 1995, Weeks a kol. 2000). Na základě uvedených faktů je v této práci zkoumán vliv mateřské péče a sociálního postavení matky během laktace na dominantní postavení dospívajícího hříběte, s cílem objasnit možný způsob dědění dominantního postavení po matce.

## **2.5. Koně učenliví**

Matka má esenciální význam nejen pro přežití potomka, ale také významně ovlivňuje jeho chování (Tyler 1972, Hofer 1981, Crowell-Davis 1986, Veissier a kol. 1998, Houpt 2002). Jakožto první sociální vzor představuje přirozený zdroj informací o okolním prostředí (např. Nowak a kol. 2000, Ladewig a kol. 2005). Matka má vliv na potravní preference potomka (např. Galef a Giraldeau 2001), výběr sexuálního partnera (Fillion a Blass 1986, Kendrick a kol. 1998), sociální vztahy (Berman a kol. 1997) i pozdější mateřské chování (Fairbanks 1996). V prvním měsíci po porodu tráví hříbata 90% času v těsné blízkosti matek, přičemž tento poměr se s věkem pozvolna snižuje (Tyler 1972, Crowell-Davis 1986) a hříbě aktivuje více se svými vrstevníky a ostatními členy stáda (Crowell-Davis a kol. 1987, Boyd 1988, McDonnell a Poulin 2002). Přinejmenším do šesti měsíců věku hraje klisna v učení hříběte důležitou roli (Crowell-Davis a Weeks 2005), ovšem v dalších měsících zcela chybí vědecká dokumentace takového jevu. Proces učení u hříběte také zahrnuje vytváření a užívání pohybových dovedností a hry ve skupině vrstevníků (Carson a Wood-

Gush 1983b). Především během hry se hříbata učí interagovat s ostatními příslušníky stáda a utvářet s nimi sociální vazby (Cameron a kol. 2008).

Sociální učení bylo prokázáno u mnoha domestikovaných druhů zvířat: kočky domácí, psa domácího, kura domácího či prasete domácího (shrnuto v Nicol 1995). Je však zajímavé, že studie



zabývající se sociálním učením u koní jsou takřka výhradně zaměřeny na předávání znalostí mezi dospělými jedinci, a to především na základě pozitivního reinforcementu. Data získaná pozorováním v přírodě prakticky chybí (Murphy a Arkins 2007). Co se týče observačního učení, je v chovatelské praxi přijímáno a „využíváno“. Mladí koně jsou trénováni například v zápřeži se staršími a

zkušenějšími, nebo absolvují počáteční výcvik v doprovodu starších a zkušených koní. Je obecně známo, že se mladší koně učí od starších (Kiley-Worthington 1997), ale experimentální evidence je zatím nepřesvědčivá (Baer a kol. 1983, Baker a Crawford 1986, Clarke a kol. 1996, Lindberg a kol. 1999). Možnost sociálního učení potomků od matek zmiňujeme ve třetí, rozpracované studii.

## **2.6. Koně lateralizovaní**

V současnosti vzniká mnoho studií zabývajících se spojením mozkové lateralizace (tedy lateralizované aktivity hemisfér, kdy každá kontroluje přednostně protilehlou část těla) a projevů chování vykazujících stranovou odlišnost (Rogers a Andrew 2002). Lateralizace, fenomén dříve spojovaný pouze s užíváním nástrojů a rozvojem řeči u lidí, je dnes považována za evolučně velmi starou a rozšířenou v celé živočišné říši (McNeillage a kol. 2009). Ukazuje se, že lateralizace obratlovců vykazuje univerzální společné znaky a ovlivňuje tak jejich běžný život více, než se předpokládalo (Vallortigara 1999, Rogers a Andrew 2002, Güntürkün 2003, Malaschichev a Wassersug 2004). Je odlišována lateralizace sensorická a motorická (McGreevy a Thompson 2006, De Boyer des Roches a kol. 2008, de Latude a kol. 2009). Projevy lateralizace v motorice, obdoba lidské pravo- a levo-rukosti, byly popsány zejména u primátů a hlodavců (Rogers a Andrew 2002).

Například u kopytníků se výzkum ale setkává s obtížemi při navrhování pokusu (Lucidi a kol. 2012). Motorická lateralizace byla popisována pomocí preference v postoji při pasení, při změně rychlosti pohybu, vyhýbání se překážce či při pohybu na kruhu (Mc Greevy a Rogers 2005, Wells a Blache 2008, Lucidi a kol. 2012). Tyto studie ale často ukazovaly zcela protichůdné výsledky. Důvodem může být pozorování dospělých koní, kteří již prošli výcvikem, vedoucím k potlačení jejich přirozeně stranově nevyváženého pohybu, jenž může být při intenzivním jezdeckém využívání příčinou jednostranného zatěžování určitých svalových partií, nepravidelného pohybu nebo ortopedických problémů koně (Peham a kol. 2004). Dále je často

zanedbán efekt jezdce či experimentátora (Murphy a kol. 2005), případně environmentálních podmínek (Warren-Smith a McGreevy 2010). Z těchto důvodů je nutné sledovat projevy motorické lateralizace u koní především na mladých, člověkem dosud neovlivněných zvířatech při jejich přirozeném chování.

Na druhou stranu, koně se zdají být velice vhodné pro studium lateralizace vizuální. Většina živočišných druhů (65-90%) vykazuje preferenci levého oka (a pravé hemisféry) pro reakci na nebezpečí či predátora (Vallortigara a Rogers 2005). Obecně řečeno, pravá hemisféra zřejmě zodpovídá za rychlé reakce, útěk, projevy strachu a agrese, zatímco levá přednostně vyhodnocuje „uvážené“ odpovědi na podnět a přátelské chování (shrnuto ve Vallortigara a Rogers 2005, Rogers 2010). Směr lateralizace jedince je pravděpodobně vrozený, ale její stupeň může být ovlivněn mnoha faktory, jako je pozice v děloze, hormonální hladiny matky, pohlaví, prostředí a také učení (Rogers a Andrew 2002). Koně patří mezi obratlovce s očima umístěnými po stranách, kterým se dráhy optických nervů z velké části kříží (až z 90%, oproti 40% u primátů) a vedou tak informace preferenčně do hemisféry protilehlé oku (Cummings a De Lahunta 1969, Cowell a kol. 1997). Lze tak předpokládat, že podněty z pravého oka budou pravděpodobně zpracovány v hemisféře levé a naopak. Studie zabývající se lateralizovaným chováním velkých kopytníků jsou soustředěny především na stranově rozdílné reakce na nebezpečí či nový podnět (Larose a kol. 2006, Austin a Rogers 2007, Robins a Phillips 2010). Většinou potvrzují, nezávisle na stupni koňského tréninku, větší reaktivitu koně, sledoval-li neznámý objekt levým okem (Larose a kol. 2006, Austin a Rogers 2007). Opět žádná práce ale nepopisuje chování mladých koní. V posledním přiloženém článku zohledňujeme roli kojení jako zdroj lateralizované reakce. Převážná většina kojení u koní totiž probíhá antiparalelně vůči tělu matky, tedy ve stranově velmi specifickém postoji, kdy má hříbě jedno oko zcela zakryté. Kojení tak skýtá ideální možnost pro testování vizuální a motorické laterality, mechanismů jejího přenosu a vývoje v ontogenezi. Jediná studie dosud monitorovala přístup hříběte k matce z hlediska stran (Carson a Woodgush 1983a), ale nikoli z pohledu možné laterality, jako studie na primátech (Hopkins a De Lathouwers 2006, Jaffe a kol. 2006). V tomtéž roce jako naše práce vyšla i studie lateralizovaného kojení zeber (Pluháček a kol. 2013), která dospěla k podobným závěrům.



### 3. Cíle

Cílem práce bylo objasnit vliv různorodých faktorů působících v období laktace na matku a na jejího potomka, a dále jejich možný efekt na hierarchické postavení hříběte v dospělosti. Byla testována řada vzájemně provázaných hypotéz, jež jsou shrnuty v následujících okruzích, společně s příslušnými publikacemi a rukopisem, ve kterých jsou uvedeny výsledky:

**Okruh 1:** *Existuje rozdíl v mateřské investici mezi klisnami, a pokud ano, je závislý na jejich hierarchickém postavení?*

**(1) Komárková, M.,** Bartošová, J., Dubcová, J., (2011). Effect of mares' dominance rank on suckling behaviour in the loose housed domestic horses. *Applied Animal Behaviour Science*. 133, 54– 59.

**Okruh 2:** *Jak se kojící a zároveň březí klisny vyrovnávají s dvojitou mateřskou investicí?*

**(2) Bartošová, J., Komárková, M.,** Dubcová, J., Bartoš, L., Pluháček, J., (2011). Concurrent lactation and pregnancy: pregnant domestic horse mares do not increase mother-offspring conflict during intensive lactation. *PLoS one*, 6(8), e22068.

**Okruh 3:** *Jsou rozdíly v mateřské péči a/nebo hierarchickém postavení matky příčinou dominance či submisivity jejího potomka na prahu dospělosti?*

**(1) + (3) Komárková, M., & Bartošová, J.** Age, residence and individuality of the mother affect dominance rank in subadult domestic horses. *(v přípravě)*

**Okruh 4:** *Projeví se během kojení lateralizace matky či hříběte?*

**(4) Komárková, M., & Bartošová, J.** (2013). Lateralized suckling in domestic horses (*Equus caballus*). *Animal Cognition*. 16 (3), 343-349.

## 4. Výsledky a diskuse

Výsledky, získané v rámci této disertační práce, ukazují na nezanedbatelný vliv hierarchického postavení klisen na jejich mateřskou péči během laktace, odkrývají možný způsob hospodaření březích a současně kojících klisen s dostupnými zdroji, indikují závislost hierarchického postavení potomka na jeho stáří, době pobytu ve stádě a mateřském stylu a popisují lateralizované chování hříbat během kojení. Zde presentovaná data mohou být podnětným doporučením pro praktický chov, neboť ukazují, že koně chovaní ve skupinách, projevují přirozené chování, které nijak neomezuje jejich chovný účel. Zároveň jsou však doložené výsledky zajímavým sociobiologickým podkladem, šířeji uplatnitelným pro studium chování podobně sociálně utvářených společenství.

### 4.1. Okruh 1

Byly objeveny signifikantní rozdíly v kojení v závislosti na hierarchickém postavení klisen, doprovázené charakteristickým chováním. Dominantnější klisny zřejmě investovaly do svých potomků intenzivněji, nechávaly je sát déle a přitom jim neukončovaly kojení častěji. Zároveň agresivně ukončovaly kojení podřízeným klisnám, pravděpodobně ve snaze snížit kompetitivnost jejich mláďat. Toto chování se vyskytovalo také u klisen březích, zřejmě se stejným zdůvodněním. U koní podobný fenomén ještě nebyl pozorován, pouze zvýšená agresivita klisen před porodem (Rho a kol. 2004), související pravděpodobně s obranou rodičího se hříběte a vytvořením dostatečného prostoru pro porod. Nicméně je doložen výskyt zvýšené bojovnosti březích samic například u hlodavců (Wise 1974, Bowler a kol. 2002), vysvětlovaný na proximální úrovni působením hormonů a sociálních faktorů. Vzhledem k nízké frekvenci výskytu popsaného chování nelze z naší práce vyvozovat takto zásadní závěry, ale jistě je to pole, které si zaslouží další výzkum. Z hlediska chovatelské praxe agresivita mezi klisnami během kojení nedosahovala významných hodnot, pouze tři procenta kojení byla přerušena jinými členkami stáda. I v limitovaném prostoru, kde je agresivita obvykle abnormálně zvýšena (Boyd 1988), a bez přítomnosti hřebce, který by mohl zasáhnout do interakcí mezi klisnami (Sigurjónsdóttir a kol. 2003), se ukazuje funkčnost hierarchického systému. Pravděpodobně z důvodu dostatečného příjmu potravy klisny netíhnou k omezování fitness jim podřízeným koním zásadnějším zásahem do výživy hříběte, tedy rušením při kojení, ve shodě se studií provedenou na zebrách (Pluháček a kol. 2006), a na rozdíl od jiných prací, které popisují podobné chování v přírodě (například Tyler 1972, Becker a Ginsberg 1990, Rutberg a Greenberg 1990).

## **4.2. Okruh 2**

V návaznosti na současnou březost a kojení potomka je ve druhém rukopisu popsáno, jak se klisny vyrovnávají s nutností dělení zdrojů mezi kojené hříbě a vyvíjející se plod. Během období omezeného umělým odstavem na čtyři až šest měsíců věku hříběte, březí klisny navyšovaly mateřskou investici do kojení oproti nebřezím, aniž by to mělo negativní vliv například na porodní váhu plodu (novorozence). Také neukončovaly kojení častěji, než klisny nebřezí. Předpokládáme, že tak kompenzují svým hříbatům předčasný odstav, který by nastal v pokročilém stadiu březosti, jak referují studie napříč koňovitými (Berger 1986, Cameron a kol. 2000, Pluháček a kol. 2007). Dosud byl podobný fenomén zaznamenán u koní pouze v souvislosti s věkem, kdy starší klisny využívaly své zkušenosti a cílily svou péči o potomky do prvních dvaceti dnů po porodu (Cameron a kol. 2000). Lze očekávat, že shodný mechanismus bude nalezen i u dalších kopytníků, kde by bylo záhodno se zaměřit také na pozdější fáze březosti a zjistit, zda se skutečně investice březích klisen do kojeného potomka omezila.

## **4.3. Okruh 3**

Rozpracovaný rukopis ukazuje, že především věk je primárním faktorem, zodpovědným za hierarchické postavení mladých koní. Přidává se k němu ještě vliv residence, který jsme mohli sledovat díky postupnému odstavení jednotlivých skupin hříbat v dané sezóně. Dominantní (alfa) jedinci se rekrutovali především z první odstavené skupiny v sezóně a byla to současně hříbata patřící k nejstarším ve stádě. (Hříbata se postupně rodila od února do května a byla v obou letech odstavena se zhruba měsíčním odstupem ve čtyřech skupinách, což reflektovalo jejich narození. Věk hříběte tak logicky vysoce koreloval s pořadím odstavené vlny)

Obecně je u kopytníků věk uváděn jako důležitý faktor ovlivňující dominanci (Rutberg 1983, Rutberg a Greenberg 1990, Festa-Bianchet 1991; Hass a Jenni 1991, Wolff 1998, Cote 2000, Heitor a kol. 2006), často nezávisle na tělesné hmotnosti (např. Rutberg 1983). Z toho plyne, že v sociálně stabilních stádech je dominance daná stářím podložena zkušeností (Rutberg 1983), tj. mladší zvířata respektují starší členy stáda, byť je „přerostou a převáží,“ protože neoplývají sociální zdatností potřebnou k tomu, aby je v hierarchii předčila. Na druhou stranu věk velmi často s dominancí vůbec nekoreluje (např. Fairbanks 1994, Weeks a kol. 2000), a hierarchické postavení jednotlivců ve stádě je ovlivněno individuálními vlastnostmi jedinců, například zvýšenou agresivitou (Fairbanks 1994, Beaver a Amos 1982). U koní ale předpokládáme spíše klíčový vliv věku a zkušenosti, neboť harémové sociální uspořádání v časově a sociálně relativně stabilních skupinách vzniklo pravděpodobně jako snaha redukovat agresi ve stádě na minimum (Cameron a kol. 2009).

V naší studii jsme očekávali potvrzení přímé „dědičnosti“ mateřského postavení, ale prokazatelnou závislost jsme nenalezli. Tento jev se zdá být charakteristický zejména pro volně žijící koně (Feh 1990, Monard a Duncan 1996). Možným vysvětlením je delší doba strávená s matkou a tedy i možnost učení, které má hříbě k dispozici oproti koním v chovu, kde je tento kontakt zkrácen a přerušen totální separací od matky umělým odstavem. Objevili jsme však známky jistého mateřského efektu, pravděpodobně personality nebo mateřského stylu u klisen, které porodily opakovaně. Ač dominantní postavení matek neovlivňovalo postavení jejich potomků, mezi hříbaty po stejné matce jsme prokázali střední korelaci v jejich dominantním postavení. Na datech pokrývajících dvě opakování (dvě pozorovací sezóny) šestnácti matek žádný z testovaných faktorů nevykázal významnou korelaci mezi sezónami (délka a frekvence kojení, proporce kojení ukončených matkou, porodní nebo aktuální hmotnost hříběte). Právě mateřská odmítavost (Berman 1990, Simpson a Datta 1991), případně proximita mezi matkou a potomkem (Crowell-Davis 1986) bývá zmiňována jako součást mateřského stylu ovlivňující dominanci. Nicméně, klisny v naší studii vykazovaly velmi nízkou odmítavost kojení. (Vzdálenost mezi členy stáda jsme vzhledem k už tak velkému množství pozorovaných jevů nezaznamenávali.) Další výzkum zabývající se mateřskými styly a jejich opakovatelností u koní by proto byl velmi přínosný.

#### **4.4. Okruh 4**

V závěrečném rukopisu bylo studováno, zda může být asymetrie ve vizuálním vnímání nebezpečných stimulů, široce rozšířená v živočišné říši (Rogers a Andrew 2002), naučená v průběhu laktace. Předpokládali jsme, že by matky aktivním ukončováním kojení pouze z jedné strany mohly „vycvičit“ pozornost hříběte, které při kojení může sledovat okolí pouze jedním, vnějším okem. Výsledky tuto hypotézu nepotvrdily, naopak byla vyzpořována individuální preference jedné třetiny hříbat ke kojení pouze z jedné strany, která se s věkem upevňovala (u řady hříbat dosáhla více než 75 % kojení z určité strany v závěru laktace). Byl tak podán ojedinělý důkaz o vývoji motorické lateralizace v ontogenezi kopytníků, podpořený současně i studií paralelně provedenou na zebrách (Pluháček a kol. 2013), který otvírá prostor pro další výzkum. Zajímavé by bylo sledovat především vývoj směru a síly lateralizované odpovědi jednotlivce v pozdějším věku, zda se tato bude měnit či posilovat. Lateralizací ve spojení s kognitivními schopnostmi se zabývá i můj podaný grantový projekt.

## 5. Shrnutí

- Hierarchické postavení klisny ovlivňuje její chování při kojení. Dominantní klisny, na rozdíl od submisivních, kojily svá hříbata déle a neukončovaly jim častěji kojení, zároveň také ukončovaly více kojení ostatním klisnám ve stádě.
- Souběžná laktace a březost nesnižuje mateřskou investici do kojeného hříběte v prvním půlroce po porodu. Naopak, klisny čelící takovéto dvojí investici, kojí svá hříbata déle a neukončují jim kojení častěji. Zřejmě tak kompenzují sajícímu hříběti dřívější odstav v pozdějším období, kdy se potřeby plody zvýší.
- Hierarchické postavení matky neovlivňuje postavení potomka. Jeho pozice v hierarchii se zdá být určena především věkem, residencí ve stádě a individuálním mateřským stylem či osobností.
- Jedna třetina hříbat při kojení silně preferovala pouze jednu stranu, což napovídá výskytu motorické lateralizace, která se vyvíjí a posiluje v ontogenezi.

## 6. Literární zdroje užité v úvodu a závěru práce

Araba, B. D., Crowell-Davis, S. L. 1994. Dominance relationship and aggression of foals (*Equus caballus*). *Applied Animal Behaviour Science*, 41:1-25.

Asa, C. S. 1999. Male reproductive success in free-ranging feral horses. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 47(1-2): 89-93.

Asa, C. S., Goldfoot, D. A., Ginther, O. J. 1979. Socio-sexual behavior and ovulatory cycles of ponies *Equus caballus* observed in harem groups. *Hormones and Behaviour*, 13: 49–65.

Austin, N. P., Rogers, L. J. 2007. Asymmetry of flight and escape turning responses in horses. *Laterality*, 12:464–474.

Baer, K. L., Potter, G. D., Friend, T. H., & Beaver, B. V. 1983. Observation effects on learning in horses. *Applied Animal Ethology*, 11(2): 123-129.

Bachmann, I., & Stauffacher, M. 2002. Housing and exploitation of horses in Switzerland: a representative analysis of the status quo. *SAT, Schweizer Archiv für Tierheilkunde*, 144(7): 331-347.

Baker, A. E. M., & Crawford, B. H. 1986. Observational learning in horses. *Applied Animal Behaviour Science*, 15(1): 7-13.

Beaver, B. V., Amoss, M. S. 1982. Aggressive behavior associated with naturally elevated serum testosterone in mares. *Applied Animal Ethology*, 8: 425–428.

Becker, C. D., Ginsberg, J. R. 1990. Mother-infant behaviour of wild Grevy's zebra: adaptations for survival in semi-desert East Africa. *Animal Behaviour*, 40: 1111-1118.

Berger, J. 1986. *Wild Horses of the Great Basin*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 157–159.

Berger, J. 1977. Organizational systems and dominance in feral horses in the Grand Canyon. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2: 131–146.

Berman, C. M. 1990. Intergenerational transmission of maternal rejection rates among free-ranging rhesus monkeys. *Animal Behaviour*, 39(2), 329-337.

Berman, D. M. 1991. *The Ecology of Feral Horses in Central Australia*. PhD. Thesis. University of New England, Armidale, New South Wales.

Berman, C. M., Rasmussen, K. L. R., & Suomi, S. J. 1997. Group size, infant development and social networks in free-ranging rhesus monkeys. *Animal Behaviour*, 53(2): 405-421.

Boyd, L. E. 1988. Ontogeny of behaviour in Przewalski horses. *Applied Animal Behaviour Science*, 21: 41-69.

Bowler, C. M., Cushing, B. S., & Sue Carter, C. 2002. Social factors regulate female–female aggression and affiliation in prairie voles. *Physiology & Behavior*, 76(4): 559-566.

- Bowling, A. T., Touchberry, R. W. 1990. Parentage of Great Basin feral horses. *Journal of Wildlife Management*, 54 (3): 424-429.
- Cameron, E. Z., Stafford, K. J., Linklater, W. L., Veltman, C. J. 1999a. Birth sex ratios relate to mare condition at conception in Kaimanawa horses. *Behaviour Ecology and Sociobiology*, 10: 472-475.
- Cameron, E. Z., Stafford, K. J., Linklater, W. L., Veltman, C. J. 1999b. Suckling behaviour does not measure milk intake in horses, *Equus caballus*. *Animal Behaviour*, 57 (3): 673-678.
- Cameron, E. Z., Linklater, W. L., Stafford K. J., Minot E. O. 1999c. A case of cooperative nursing and offspring care by mother and daughter feral horses. *Journal of Zoology, London*, 249: 486-489.
- Cameron, E. Z., Linklater, W. L. 2000. Individual mares bias investment in sons and daughters in relation to their condition. *Animal Behaviour*, 60: 359-367.
- Cameron, E. Z., Linklater, W. L., Stafford K. J., Minot E. O. 2000. Aging and improving reproductive success in horses: declining residual reproductive value or just older and wiser. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 47: 243-249.
- 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: 92–101.
- Cameron, E. Z., Linklater, W. L., Stafford, K. J., & Minot, E. O. 2008. Maternal investment results in better foal condition through increased play behaviour in horses. *Animal Behaviour*, 76(5): 1511-1518.
- Cameron, E. Z., Setsaas, T. H., & Linklater, W. L. 2009. Social bonds between unrelated females increase reproductive success in feral horses. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(33): 13850-13853.
- Carson, K., Wood-Gush, D. G. M. 1983a. Behaviour of Thoroughbred foals during nursing. *Equine Veterinary Journal*, 15 (3): 257-262.
- Carson, K., Wood-Gush, D. G. M. 1983b. Equine behaviour: I. A review of the literature on social and dam-foal behaviour. *Applied Animal Ethology*, 10: 165-178.
- Clarke, J. V., Nicol, C. J., Jones, R., & McGreevy, P. D. 1996. Effects of observational learning on food selection in horses. *Applied Animal Behaviour Science*, 50(2): 177-184.
- Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D., & Guinness, F. E. 1989. Fitness costs of gestation and lactation in wild mammals. *Nature*, 337(6204): 260-262.
- Cote, S. D. 2000. Dominance hierarchies in female mountain goats: stability, aggressiveness and determinants of rank. *Behaviour*, 137: 1541–1566.
- Cowell, P. E., Waters, N. S., & Denenberg, V. H. 1997. The effects of early environment on the development of functional laterality in Morris maze performance. *Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition*, 2(3-4): 221-232.

- Crowell-Davis, S. L. 1986 Spatial relations between mares and foals of the Welsh pony, *Equus caballus*. *Animal Behavior*, 34: 1007–1015.
- Crowell-Davis, S. L., & Houpt, K. A. 1986. Maternal behavior. *The Veterinary clinics of North America. Equine practice*, 2(3), 557.
- Crowell-Davis, S. L., Houpt, K. A., & Kane, L. 1987. Play development in Welsh pony (*Equus caballus*) foals. *Applied Animal Behaviour Science*, 18(2): 119-131.
- Crowell-Davis, S. L., & Weeks, J. W. 2005. Maternal behaviour and mare-foal interaction. *The domestic horse, the evolution, development and management of its behaviour*, 126-138.
- Cummings J. F., De Lahunta, A. 1969. An experimental study of the retinal projections in the horse and sheep. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 167:293–318
- De Boyer Des Roches, A., Richard-Yris, M. A., Henry, S., Ezzaouia, M., & Hausberger, M. 2008. Laterality and emotions: Visual laterality in the domestic horse (*Equus caballus*) differs with objects' emotional value. *Physiology & behavior*, 94(3): 487-490.
- de Latude, M., Demange, M., Bec, P., & Blois-Heulin, C. 2009. Visual laterality responses to different emotive stimuli by red-capped mangabeys, *Cercocebus torquatus torquatus*. *Animal Cognition*, 12(1): 31-42.
- Duncan, P., Harvey, P. H., Wells, S. M. 1984. On lactation and associated behaviour in a natural herd of horses. *Animal Behaviour*, 32: 255-263.
- Ellard, M. E., Crowell-Davis, S. L., 1989. Evaluating equine dominance in draft mares. *Applied Animal Behaviour Science*, 24, 55–75.
- Fairbanks, W. S. 1994. Dominance, age and aggression among female pronghorn, *Antilocapra americana* (Family: Antilocapridae). *Ethology*, 97(4): 278-293.
- Fairbanks, L. A. 1996. Individual differences in maternal style: causes and consequences for mothers and offspring. *Advances in the Study of Behavior*, 25: 579-611.
- Feh, C. 1990. Long-term paternity data in relation to different aspects of rank for Camargue stallions, *Equus caballus*. *Animal Behaviour*, 40 (5): 995-996.
- Feh, C. 1999. Alliances and reproductive success in Camargue stallions. *Animal Behaviour*. 57 (3): 705-713.
- Feist, J. D., McCullough, D. R. 1975. Reproduction in feral horses. *Journal of reproduction and fertility. Supplement*, 23:13-8.
- Feist, J., McCullough, D., 1976. Behavior patterns and communication in feral horses. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 41:337–371.
- Festa-Bianchet, M. 1991. The social system of bighorn sheep: grouping patterns, kinship and female dominance rank. *Animal Behaviour*, 42: 71–82.



- Fillion, T. J., & Blass, E. M. 1986. Infantile experience with suckling odors determines adult sexual behavior in male rats, *Science*, 231(4739):729-731.
- Galef Jr, B. G., & Giraldeau, L. A. 2001. Social influences on foraging in vertebrates: causal mechanisms and adaptive functions. *Animal Behaviour*, 61(1): 3-15.
- Green, W. C., & Rothstein, A. 1991. Trade-offs between growth and reproduction in female bison. *Oecologia*, 86(4): 521-527.
- Güntürkün, O. 2003. Hemispheric asymmetry in the visual system of birds. The asymmetrical brain (eds Hugdahl K., Davidson RJ), 3-36.
- Guthrie, R. D. 2003. Rapid body size decline in Alaskan Pleistocene horses before extinction. *Nature*, 426(6963): 169-171.
- Guthrie, R. D. 2006. New carbon dates link climatic change with human colonization and Pleistocene extinctions. *Nature*, 441(7090): 207-209.
- Hass, C. C. & Jenni, D. A. 1991. Structure and ontogeny of dominance relationships among bighorn rams. *Canadian Journal of Zoology*, 69: 471–476.
- Hampson, B. A., de Laat, M. A., Mills, P. C., & Pollitt, C. C. 2010. Distances travelled by feral horses in 'outback' Australia. *Equine Veterinary Journal*, 42(s38): 582-586.
- Harcourt, A. H., & Stewart, K. J. 1987. The influence of help in contests on dominance rank in primates: hints from gorillas. *Animal Behaviour*, 35(1): 182-190.
- Heitor, F., Oom, M. D. M., & Vicente, L. 2006. Social relationships in a herd of Sorraia horses: Part I. Correlates of social dominance and contexts of aggression. *Behavioural processes*, 73(2): 170-177.
- Heitor, F., & Vicente, L. 2008. Maternal care and foal social relationships in a herd of Sorraia horses: influence of maternal rank and experience. *Applied Animal Behaviour Science*, 113(1): 189-205.
- Hendricks, B. L. 2007. *International Encyclopaedia of Horse Breeds*. University of Oklahoma Press.
- Hoesli, T., Nikowitz, T., Walzer, CH., Kaczensky, P. 2009. Monitoring of agonistic behaviour and foal mortality in free-ranging Przewalski's horse harems in the Mongolian Gobi. *Equus*, 113-139
- Hofer, M. A. 1981. Toward a developmental basis for disease predisposition: the effects of early maternal separation on brain, behavior, and cardiovascular system. *Research publications-Association for Research in Nervous and Mental Disease*, 59: 209.
- Hopkins, W. D., & De Lathouwers, M. 2006. Left nipple preferences in infant *Pan paniscus* and *P. troglodytes*. *International Journal of Primatology*, 27(6): 1653-1662.
- Haupt, K. A., Law, K., Martinisi, V. 1978. Dominance hierarchies in domestic horses. *Applied Animal Ethology*, 4: 273-283.

- Houpt, K. A. 2002. Formation and dissolution of the mare–foal bond. *Applied Animal Behaviour Science*, 78(2): 319-328.
- Jaffe, B. D., Evans, T. A., Howell, S., Westergaard, G. C., Snoy, P. J., & Higley, J. D. 2006. Left versus right nipple preference in free-ranging infant rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Developmental Psychobiology*, 48(3): 266-272.
- Jeziński, T., Jaworski, Z., & Gorecka, A. 1999. Effects of handling on behaviour and heart rate in konik horses: comparison of stable and forest reared youngstock. *Applied Animal Behavioural Science*, 62(1): 1-11.
- Kiley-Worthington, M. 1997. *Equine welfare*. JA Allen.
- Kaseda, Y., Khalil, A. M., Ogawa, H. 1995. Harem stability and reproductive success of Misaki feral mares. *Equine Veterinary Journal*, 27 (5): 368-372.
- Kavar, T., & Dovč, P. 2008. Domestication of the horse: Genetic relationships between domestic and wild horses. *Livestock Science*, 116(1): 1-14.
- Kendrick, K. M., Hinton, M. R., Atkins, K., Haupt, M. A., & Skinner, J. D. 1998. Mothers determine sexual preferences. *Nature*, 395(6699): 229-230.
- Ladewig, J., Søndergaard, E., & Christensen, J. W. 2005. *Ontogeny: preparing the young horse for its adult life. The domestic horse, the evolution, development and management of its behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge, 139-149.
- Larose, C., Rogers, L. J., Ricard-Yris, M. A., Hausberger, M. 2006. Laterality of horses associated with emotionality in novel situations. *Laterality*, 11: 355–367.
- Lindberg, A. C., Kelland, A., & Nicol, C. J. 1999. Effects of observational learning on acquisition of an operant response in horses. *Applied Animal Behaviour Science*, 61(3): 187-199.
- Linklater, W. L., Cameron, E. Z., Minot, E. O., Stafford, K. J. 1999. Stallion harassment and the mating system of horses. *Animal Behaviour*, 58: 295–306.
- Linklater, W. L. 2000. Adaptive explanation in socio-ecology: lessons from the Equidae. *Biological Reviews*, 75 (1): 1-20.
- Lucidi, P., Bacco, G., Sticco, M., Mazzoleni, G., Benvenuti, M., Bernabò, N., & Trentini, R. 2012. Assessment of motor laterality in foals and young horses (*Equus caballus*) through an analysis of derailment at trot. *Physiology & behavior*, 109:8-13.
- Malashichev, Y. B., & Wassersug, R. J. 2004. Left and right in the amphibian world: which way to develop and where to turn? *BioEssays*, 26(5): 512-522.
- Martuzzi, F., Summer, A., Formaggioni, P., Mariani, P. 2004. Milk of Italian Saddle and Haflinger nursing mares: physico – chemical characteristics, nitrogen composition and mineral elements at the end of lactation. *Italian Journal of Animal Science*, 3: 293-299.

- McCue, M. E., Bannasch, D. L., Petersen, J. L., Gurr, J., Bailey, E., Binns, M. M., ... & Mickelson, J. R. 2012. A high density SNP array for the domestic horse and extant *Perissodactyla*: utility for association mapping, genetic diversity, and phylogeny studies. *PLoS genetics*, 8(1), e1002451.
- McDonnell, S. M., & Poulin, A. 2002. Equid play ethogram. *Applied Animal Behaviour Science*, 78(2): 263-290.
- McGreevy, P. D., & Rogers, L. J. 2005. Motor and sensory laterality in thoroughbred horses. *Applied Animal Behaviour Science*, 92(4): 337-352.
- McGreevy, P. D., & Thomson, P. C. 2006. Differences in motor laterality between breeds of performance horse. *Applied Animal Behaviour Science*, 99(1): 183-190.
- MacNeilage, P. F., Rogers, L. J., & Vallortigara, G. 2009. Origins of the left & right brain. *Scientific American* 301(1), 60-67.
- Monard, A., & Duncan, P. 1996. Consequences of natal dispersal in female horses. *Animal behaviour*, 52(3): 565-579.
- Monard, A. M., Duncan, P., Fritz, H., Feh, C. 1997. Variations in the birth sex ratio and neonatal mortality in a natural herd of horses. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41: 243-249.
- Murphy J, Sutherland A, Arkins S. 2005. Idiosyncratic motor laterality in the horse. *Applied Animal Behaviour Science*, 91:297–310.
- Murphy, J., & Arkins, S. 2007. Equine learning behaviour. *Behavioural Processes*, 76(1): 1-13.
- Nicol, C. J. 1995. The social transmission of information and behaviour. *Applied Animal Behaviour Science*, 44(2): 79-98.
- Nicol, C. J., Badnell-Waters, A. J., Bice, R., Kelland, A., Wilson, A. D., & Harris, P. A. 2005. The effects of diet and weaning method on the behaviour of young horses. *Applied Animal Behaviour Science*, 95(3): 205-221.
- Nowak, R., Porter, R. H., Lévy, F., Orgeur, P., & Schaal, B. 2000. Role of mother-young interactions in the survival of offspring in domestic mammals. *Reviews of Reproduction*, 5(3): 153-163.
- Outram, A. K., Stear, N. A., Bendrey, R., Olsen, S., Kasparov, A., Zaibert, V., ... & Evershed, R. P. 2009. The earliest horse harnessing and milking. *Science*, 323(5919): 1332-1335.
- Peham, C., Licka, T., Schobesberger, H., Meschan, E. 2004. Influence of the rider on the variability of the equine gait. *Human Movement Science*, 23:663–71.
- Petersen, S., Tolle, K., Blobel, K., Grabner, A., & Krieter, J. 2006. Evaluation of horse keeping in Schleswig-Holstein. *Zuchtungskunde-Göttingen-*, 78(3): 207.
- Pluháček, J., Bartoš, L., Čulík, L. 2006. High ranking mares of captive plains zebra *Equus burchellii* have greater reproductive success than low ranking mares. *Applied Animal Behaviour Science*, 99 (3-4): 315-329.

- Pluháček, J., Bartoš, L., Doležalová, M., Bartošová-Víchová, J. 2007. Sex of the foetus determines the time of weaning of the previous offspring of captive plains zebra (*Equus burchellii*). *Applied Animal Behaviour Science*, 105 (1-3): 192-204.
- Pluháček, J., Bartošová, J., & Bartoš, L. 2010. Suckling behavior in captive plains zebra (*Equus burchellii*): sex differences in foal behavior. *Journal of Animal Science*, 88(1): 131-136.
- Pluháček, J., Olléová, M., Bartošová, J., Pluháčková, J., & Bartoš, L. 2013. Laterality of suckling behaviour in three zebra species. *Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition*, 18(3): 349-364.
- Price, E. O. 1999. Behavioral development in animals undergoing domestication. *Applied Animal Behaviour Science*, 65(3): 245-271.
- Rho, J. R., Srygley, R. B., & Choe, J. C. 2004. Behavioral ecology of the Jeju pony (*Equus caballus*): Effects of maternal age, maternal dominance hierarchy and foal age on mare aggression. *Ecological Research*, 19(1): 55-63.
- Robins, A., Phillips, C. 2010. Lateralized visual processing in domestic cattle herds responding to novel and familiar stimuli. *Laterality*, 15:514–534.
- Robovský, J., 2009. Przewalski horse: a review of controversies over its taxonomy, phylogeny and full-bloodedness. *Equus*, 57-113.
- Rogers, L. J., & Andrew, R. (Eds.). 2002. *Comparative vertebrate lateralization*. Cambridge University Press.
- Rogers, L. J. 2010. Relevance of brain and behavioural lateralization to animal welfare. *Applied Animal Behaviour Science*, 127(1): 1-11.
- Rubenstein, D. I. 1981. Behavioral ecology of island feral horses. *Equine Veterinary Journal*, 13: 27–34.
- Rubenstein, D. I. 1986. Ecology and sociality in horses and zebras. *Ecological aspects of social evolution, birds and mammals* (DI Rubenstein & RW Wrangham, eds). Princeton U. Press, Princeton, NJ, 282-302.
- Rutberg, A. T. 1983. Factors influencing dominance status in American bison cows (*Bison bison*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 63(2-3): 206-212.
- Rutberg, A. T., Greenberg, S. A. 1990. Dominance, aggression frequencies and modes of aggressive competition in feral pony mares. *Animal Behaviour*, 40 (2): 322-331.
- Ryden, H. 1972. *America's last wild horses*. New York: Ballantine Books.
- 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.
- Simpson, M. J. A., & Datta, S. B. 1991. Predicting infant enterprise from early relationships in rhesus macaques. *Behaviour*, 42-63.

- Søndergaard, E., & Ladewig, J. 2004. Group housing exerts a positive effect on the behaviour of young horses during training. *Applied Animal Behavioural Science*, 87(1): 105-118.
- Stanley, C. R., & Shultz, S. 2012. Mummy's boys: sex differential maternal-offspring bonds in semi-feral horses. *Behaviour*, 149(3-4): 3-4.
- Tyler, S. J. 1972. The behaviour and social organization of the New Forest ponies. *Animal Behaviour Monographs*, 5: 85-196.
- Vallortigara, G., Rogers, L. J., & Bisazza, A. 1999. Possible evolutionary origins of cognitive brain lateralization. *Brain Research Reviews*, 30(2): 164-175.
- Vallortigara, G., & Rogers, L. J. 2005. Survival with an asymmetrical brain: advantages and disadvantages of cerebral lateralization. *Behavioral and brain sciences*, 28(4): 575-588.
- Van Dierendonck, M. C., De Vries, H., Schilder, M. B. H. 1995. An analysis of dominance, its behavioral parameters and possible determinants in a herd of icelandic horses in captivity. *Netherlands Journal of Zoology*. 45(3-4): 362-385.
- Van Dierendonck, M. C., Sigurjonsdottir, H., Colenbrander, B., & Thorhallsdottir, A. G. 2004. Differences in social behaviour between late pregnant, post-partum and barren mares in a herd of Icelandic horses. *Applied Animal Behaviour Science*, 89(3): 283-297.
- Veissier, I., Boissy, A., Nowak, R., Orgeur, P., & Poindron, P. 1998. Ontogeny of social awareness in domestic herbivores. *Applied Animal Behaviour Science*, 57(3): 233-245.
- Visser, E. K., Van Reenen, C. G., Schilder, M. B. H., Barneveld, A., & Blokhuis, H. J. 2003. Learning performances in young horses using two different learning tests. *Applied Animal Behaviour Science*, 80(4): 311-326.
- Wade, C. M., Giulotto, E., Sigurdsson, S., Zoli, M., Gnerre, S., Imsland, F., ... & Swinburne, J. E. 2009. Genome sequence, comparative analysis, and population genetics of the domestic horse. *Science*, 326(5954): 865-867.
- Waran, N. K., Clarke, N., and Farnworth, M. 2008. The effects of weaning on the domestic horse (*Equus caballus*). *Applied Animal Behaviour Science*, 110(1): 42-57.
- Waring, G. H. 1983. The behavioral traits and adaptations of domestic and wild horses, including ponies. Noyes Publications, Park Ridge, NJ.
- Warmuth, V., Eriksson, A., Bower, M. A., Barker, G., Barrett, E., Hanks, B. K., ... & 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.
- Warren-Smith, A., McGreevy, P. 2010. The use of a pedometer to estimate motor laterality in grazing horses. *Journal of Veterinary Behaviour*, 5:177-9.
- 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: 319-337.

- Wells, S. M., von Goldschmidt-Rothschild, B. 1979. Social behaviour and relationship in a herd of Camargue horses. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 49: 363-380.
- Wells, A. E. D., & Blache, D. 2008. Horses do not exhibit motor bias when their balance is challenged. *Animal*, 2(11): 1645-1650.
- Wise, D. A. 1974. Aggression in the female golden hamster: effects of reproductive state and social isolation. *Hormones and Behavior*, 5(3): 235-250.
- Wolff, J. O. 1998. Breeding strategies, mate choice, and reproductive success in American bison. *Oikos*. 83: 529–544.

## 7. Publikace

1. **Komárková, M.**, Bartošová, J., Dubcová, J., (2011). Effect of mares' dominance rank on suckling behaviour in the loose housed domestic horses. *Applied Animal Behaviour Science*. 133, 54– 59.
2. Bartošová, J., **Komárková, M.**, Dubcová, J., Bartoš, L., Pluháček, J., (2011). Concurrent lactation and pregnancy: pregnant domestic horse mares do not increase mother-offspring conflict during intensive lactation. *PloS one*, 6(8), e22068.
3. **Komárková, M.**, & Bartošová, J. Age, residence and individuality of the mother affect dominance rank in subadult domestic horses. (*v přípravě*).
4. **Komárková, M.**, & Bartošová, J. (2013). Lateralized suckling in domestic horses (*Equus caballus*). *Animal Cognition*. 16 (3), 343-349.