

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE, PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA
KATEDRA ZOOLOGIE

CHARLES UNIVERSITY IN PRAGUE, FACULTY OF SCIENCE
DEPARTMENT OF ZOOLOGY

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

Autoreferát disertační práce
Summary of the Ph.D. Thesis



Mateřská investice a reprodukční strategie u domácích koní (*Equus caballus*)

Maternal Investment and Reproductive Strategy in Domestic Horses (*Equus caballus*)

Mgr. Martina Komárková

Školitelka/ Supervisor: Ing. Jitka Bartošová, Ph.D.

Praha, 2013

Seznam publikací/Selected publications

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.

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.

Komárková, M., & Bartošová, J., (in prep.) Age, residence and individuality of the mother affect dominance rank in subadult domestic horses.

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

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 strategie klisen, čelících dvojí mateřské investici, tedy kojení stávajícího hříběte a současné březosti. Bylo zjištěno, že oproti předpokladu březí matky v porovnání s „nebřezími“ 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.

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 hřebčině v Kladrubech nad Labem. Jeho výjimečnost spočívá především v šířce 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.

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.

Materiál a metodika

Výzkum byl prováděn na českém autochtonním plemenu Starokladrubský kůň, v Národním hřebčíně Kladruby nad Labem. První část byla zaměřena na sledování chování kojících matek (n=59) s hříbaty (n=79), volně ustájených ve skupinách po osmi až čtrnácti párech, ve čtyřech skupinách ročně, ve dvou po sobě jdoucích sezónách. Pozorování probíhala metodou ad libitum (Altmann 1974), vždy dvakrát tři hodiny (ráno a večer), každých čtrnáct dní, od utvoření skupiny až do odstavu. Po vzoru předchozích studií (Becker a Ginsberg 1990, Cameron a kol. 1999, Pluháček a kol. 2006) jsme zaznamenávali a klasifikovali následující chování: pokus o kojení, kojení (začátek, konec, počet přerušení), odmítnuté kojení. Dále bylo identifikováno zvíře, které kojení ukončilo a strana, ze které hříbě sálo. Během pozorovacího intervalu jsme sledovali i agonistické interakce mezi klisnami, které jsme opět hodnotili na základě literárních zdrojů (Araba a Crowell-Davis 1994, Pluháček a kol. 2006). Dominanční index jednotlivých aktérů byl stanoven na základě metody užitě poprvé Clutton-Brockem (Clutton-Brock a kol. 1979). Pokračování studie následovalo po třech letech, kdy bylo hodnoceno dominantní postavení jednotlivých hříbat v rámci skupiny vrstevníků (n=66), stejnou metodou jako

v případě klisen, pouze s tím rozdílem, že jsme podněcovali interakce ještě poskytnutím potravního stimulu. Kromě dominantního indexu jsme použili také podíl vyhraných interakcí k přesnějšímu popisu dominantního postavení koně v rámci skupiny. Veškerá data byla zpracována ve statistickém programu The SAS System for Windows 9.2/9.3.

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.

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 studii

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).

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 péčí 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.

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 odstavu 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 odstavové 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 podložená 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 odstavenem. 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 matek, 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.

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.

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 sajcímu 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 personalitou.
- Jedna třetina hříbat při kojení silně preferovala pouze jednu stranu, což napovídá výskytu motorické lateralizace, která se vyvíjí a posiluje v ontogenezi.

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.

Introduction

My PhD. thesis includes three papers and one manuscript in preparation. The aim of the thesis is to study in detail the effect of different factors affecting the mother and her offspring during the lactation period, and their possible effects on the offspring during subadulthood. The observations of horse's behaviour started during my master studies, therefore hereby presented results covers long-time period. Such long-term approach is necessary when studying long-living species, and is relatively uncommon in the literature. Similar studies focused on wild or feral horses usually suffer from low number of animals (N=13: Araba and Crowell-Davis 1994, 14: Weeks et al. 2000, 11: Feh et al. 1999). More than 15 animals are exceptional (40: Monard et al. 1997). These studies show also high variability in methods used, and either results; therefore their biological value may be questioned. Some important phenomena, such as the development of lateralization in ontogeny, have not been studied yet in this species, although this animal is widely spread and domesticated (and as such it is often a source of scientific activities). The research was possible because of the unique conditions in the National Stud in Kladruby nad Labem. Compared to common breeding practices (Bachmann and Stauffacher 2002, Petersen et al. 2006, Søndergaard and Ladewig 2004), the stud offers „rich“ social environment for the animals: mares are kept in groups (8-14), so they can develop similar social structure as in the wild (without the stallion). The circulation within the herd is maintained with young breeding mares, joining the older every year, again similar process as in the wild. The mare may even meet her daughter or other female known from the past. Foals are weaned abruptly, however in groups, where they stay for three years. Males and females can get the social experience within horses of the same age. This stabile system enabled me to work with sufficient number of socially interactive horses within close-to-standard conditions. Therefore the hypothesis describing the maternal care, social position of the mare and its effect on the offspring might be tested and the results can be valid also for other mammals with similar social structure.

Aims of the study

The study describes different factors affecting the behavioural interactions between the lactating mare and her offspring, and their possible influence on the dominance position of the offspring in the subadulthood. Mutually connected hypotheses were tested. They are summarized in the four following parts, altogether with relevant papers.

Part 1: Is there a difference in maternal investment between mares, and if so, is this difference connected with their dominance position?

(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.

Part 2: *How concurrent lactation and pregnancy affect the dual maternal investment?*

(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.

Part 3: *Are the differences in maternal care and/or dominance position responsible for the dominance position of the offspring in subadulthood?*

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

Part 4: *Is the lateralization of suckling behaviour present and notable in mare or foal?*

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

Material and methods

The studied animals belong to the Czech native breed, Kladruby horse, housed in the National Stud Kladruby nad Labem, Czech Republic. Firstly, the behaviour of lactating mares (N=59) with foals (N=79), loose-housed in four groups/year containing eight to 14 pairs was observed. The *ad libitum* sampling method (Altmann, 1974) was applied. Each group was observed in the barn every second week for two three-hour sessions, in the morning and in the evening, from the time the group was formed until abrupt weaning. The method of observation was designed according to previous studies (Becker and Ginsberg 1990, Cameron et al. 1999, Pluháček et al. 2006). We recorded and classified the following behaviours: suckling attempt, suckling bout (start, termination, number of interruptions) and rejected suckling. Further we identified the animal which terminated the suckling and the suckling side chosen by the foal. During the observation sessions we also observed the agonistic interactions between mares. These were evaluated based on the literature (Araba and Crowell-Davis 1994, Pluháček et al. 2006). The dominance index of each individual was determined according to Clutton-Brock (1979). Second part of the study was conducted three years after, when we recorded the dominance position of the previously observed foals within the group of herdmates of the same age and sex. The agonistic interactions were monitored using the same method as

previously, moreover we provoke the interactions with food as stimulus. More than Clutton-Brock's index, we also used the rate of winning encounters to better describe the dominance hierarchy. The statistical analyses were performed using The SAS System for Windows 9.2/9.3.

Results and discussion

Our results show that dominance position of the mare affects her maternal care during lactation. They reveal the allocation of the resources of mares experiencing concurrent lactation and pregnancy; they indicate the effect of age, residency in the herd and maternal style on the dominance position of the subadult foal and describe the lateralized suckling.

Part 1

We found significant differences in suckling behaviour according to the mare's dominance position. Contrary to our expectations, the dominant mares suckled their foals longer and did not terminate more suckling compared to non-pregnant herdmates. They also aggressively terminated the suckling of subordinates, probably to decrease the level of competitiveness of their offspring. Such behaviour was observed either in pregnant mares, which was not previously described in horses. Only higher mare's aggression before parturition was mentioned in the literature (Rho et al. 2004), connected probably with the defence of the coming foal and creating a space big enough for parturition. Nevertheless the higher aggression of pregnant females is well known from rodents (Wise 1974, Bowler et al. 2002), explained by hormonal and social factors which influence on the proximate level. However the incidence of this behaviour was very low and we can't make any clear conclusion. Therefore this issue requires further research. From the breeding management point of view, the agonistic interactions between lactating mares were not common (only 3% of suckling bouts were terminated by herdmates). Thus, the hierarchical system of horses seems to be working even in the limited space of the stable, where the aggression levels should be increased (Boyd 1988) and stallion can't direct the interactions (Sigurjónsdóttir et al. 2003). The dominant mares did not actively disrupt the fitness of subordinates through terminating suckling more often, probably because of lack of competition for food. These results were supported with studies on zebras (Pluháček et al. 2006), but are opposite other studies in the wild (Tyler 1972, Becker and Ginsberg 1990, Rutberg and Greenberg 1990).

Part 2

The second paper describes the maternal investment in the period of concurrent lactation and pregnancy. The pregnant mares were increasing the maternal investment to the suckling in the

period shorten with abrupt weaning (4-6 months of foals age), compared to non-pregnant. The birth weight of their foetuses was not negatively affected. Pregnant mares did not terminate more suckling and let the foals suckle for longer than non-pregnant. We presumed that they may try to compensate their suckling foal with the perspective of its early weaning due to ongoing pregnancy. (Berger 1986, Cameron et al. 2000, Pluháček et al. 2007). Analogous resource allocation was found in older mares, which targeted their investment in the first 20 days after foal's birth (Cameron et al. 2000). We suggested that similar mechanisms can exist in other ungulates. Later stages of pregnancy should be inspected to find out the evidence about the real resource restriction of the pregnant mare.

Part 3

The manuscript in preparation reveals age as the primary factor responsible for dominance position in the subadult horses. Additive influence has also residence in the herd, which we could observe thanks to sequential weaning of groups of foals along the season. The dominant (alfa) individuals were those weaned first in the season. They were also the oldest in the herd (the foals were born from February to May and in both years they were weaned sequentially in four groups with one month interval, thus reflecting their birthdate, the age of the foal therefore highly correlated with the order of the weaned group).

Generally, age has been mentioned as important factor affecting dominance position in ungulates (Rutberg 1983, Rutberg and Greenberg 1990, Festa-Bianchet 1991, Hass and Jenni 1991, Wolff 1998, Cote 2000, Heitor et al. 2006), often independently of body weight (*e.g.* Rutberg 1983). Therefore, in the socially stabilized herds, the dominance may be affected by age supported with experience (Rutberg 1983), so the younger animals respect the older herd members even when they are heavier or bigger. They don't have social abilities to obtain the higher position in hierarchy. On the other hand, the age is often not correlated with hierarchy (*e.g.* Fairbanks 1994, Weeks et al. 2000), and the hierarchy within the herd depends on the characteristics of the individuals, as their aggressiveness (Fairbanks 1994, Beaver and Amos 1998). In horses, age and experience should be the key component, because the harem groups, socially stable in time, evolved probably to decrease the level of aggression between the herd members (Cameron et al. 2009).

We expected some role of maternal rank in rank acquisition by foals and the existence of certain inheritance process, but we haven't found any evidence. It seems to be characteristic only for feral horses (Feh 1990, Monard and Duncan 1997). One possible reason could be the amount of time spent with mother (length of the learning period). Compared to wild conditions, foals in captivity have much shorter contact with the mare because of abrupt weaning in early age. We also found the existence of certain maternal effect, personality or maternal style, observed in those mares giving

birth repeatedly. The dominance behaviour of the mares did not correlate with those of the offspring, however we revealed moderate repeatability (0.46) in dominance rank of foals born to the same mother in two consecutive seasons. We did not find any other correlation in maternal care variables, including suckling behaviour, birth weights or weights in subadulthood, or foals' characteristics except of the age at observation (birth date). The maternal rejection (Berman 1990, Simpson and Datta 1991) or proximity between the mare and the young (Crowell-Davis 1986) have been mentioned as a part of maternal style affecting dominance. Nevertheless, mares in our study showed only low number of suckling rejections (the proximity within herdmates was impossible to observe because of the experimental design). Further research focusing on the maternal style and its repeatability would be very useful.

Part 4

The forth paper describes the connection between the asymmetry in perception of dangerous stimuli, widely known in the animal kingdom (Rogers and Andrew 2002), and lactation. We hypothesised that active side-biased maternal suckling termination might train the vigilance of the foal (while suckling, it can observe the environment with one eye only). The results did not confirm our hypothesis; however, we recorded individual preference in one third of the foals for side biased suckling, which strengthen with age. It's a unique evidence of motor lateralization in ungulates ontogeny, supported by similar studies in zebras (Pluháček et al. 2013). Further research should consider the progress of the lateralized response of the individual in later age. Lateralization and cognition are also the subject of submitted grant project.

Conclusions

- Dominance position of the mare affects suckling behaviour. Dominant mares suckle their foals for longer and do not terminate a higher rate of suckling; they also terminate more the suckling of other mares, compared to submissive herdmates.
- Concurrent lactation and pregnancy do not decrease maternal investment in the first six months after delivery. Pregnant mares suckle their foals longer and they do not terminate suckling more. They might compensate their suckling foal with the perspective of its early weaning due to ongoing pregnancy.

- Maternal dominance position does not affect offspring position in domestic horses. Age, residence in the herd and individual maternal style or personality seems to be the factors responsible for the dominance position of the young.
- Suckling behaviour of the foals shows a lateralized pattern in one third of studied animals, indicating the presence of motor laterality development and strengthening through ontogeny.

Použitá literatura/References

- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49, 227–267.
- Araba, B. D., Crowell-Davis, S. L. 1994. Dominance relationship and aggression of foals (*Equus caballus*). *Applied Animal Behaviour Science*, 41:1-25.
- 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.
- 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.
- Berman, C. M. 1990. Intergenerational transmission of maternal rejection rates among free-ranging rhesus monkeys. *Animal Behaviour*, 39(2), 329-337.
- 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.
- Cameron, E. Z., Stafford, K. J., Linklater, W. L., Veltman, C. J. 1999. Suckling behaviour does not measure milk intake in horses, *Equus caballus*. *Animal Behaviour*, 57 (3), 673-678.
- 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., 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.
- Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D., Gibson, R.M., Guinness, F.E., 1979. The logical stag: adaptive aspects of fighting in red deer (*Cervus elaphus L.*). *Animal Behaviour*, 27, 211–225.
- Cote, S. D. 2000. Dominance hierarchies in female mountain goats: stability, aggressiveness and determinants of rank. *Behaviour*, 137: 1541–1566.
- Crowell-Davis, S. L. 1986 Spatial relations between mares and foals of the Welsh pony, *Equus caballus*. *Animal Behavior*, 34: 1007–1015.

- Fairbanks, W. S. 1994. Dominance, age and aggression among female pronghorn, *Antilocapra americana* (Family: Antilocapridae). *Ethology*, 97(4): 278-293.
- 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.
- Festa-Bianchet, M. 1991. The social system of bighorn sheep: grouping patterns, kinship and female dominance rank. *Animal Behaviour*, 42: 71–82.
- Hass, C. C. & Jenni, D. A. 1991. Structure and ontogeny of dominance relationships among bighorn rams. *Canadian Journal of Zoology*, 69: 471–476.
- 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.
- 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.
- 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., 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.
- 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.
- Rogers, L. J., & Andrew, R. (Eds.). 2002. *Comparative vertebrate lateralization*. Cambridge University Press.
- 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.
- 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.
- Tyler, S. J. 1972. The behaviour and social organization of the New Forest ponies. *Animal Behaviour Monographs*, 5, 85-196.
- 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.
- 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.

CURRICULUM VITAE

Born/Narozena

31st of March 1983, Prague, Czech Republic
31. března 1983 v Praze

Education/Vzdělání

Since 2007/Od 2007:

Ph.D. study, Section of Ecology and Ethology, Department of Zoology, Faculty of Science, Charles University in Prague
Postgraduální studium, Oddělení Ekologie a Etologie, Katedra Zoologie, Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze

2002 - 2007:

MSc. Study, Section of Ecology and Ethology, Department of Zoology, Faculty of Science, Charles University in Prague
Magisterské stadium, Oddělení Ekologie a Etologie, Katedra Zoologie, Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze

Work/Zaměstnání

Since 2008/Od 2008:

Researcher in the Department of Ethology, Institute of Animal Science, Prague, Czech Republic
Odborný pracovník na Oddělení etologie ve Výzkumném ústavu živočišné výroby, v. v. i. v Praze

Teaching activity/Pedagogická činnost

Since 2012/Od 2012:

Individual lectures about Horse Ethology at the University of Life Sciences, Prague, Czech Republic
Jednotlivé přednášky Etologie koní na Zemědělské Univerzitě v Praze

Since 2011/Od 2011:

Supervisor at the Department of Zoology, Faculty of Science, Charles University in Prague (bachelor degree)
Školitelka na katedře Zoologie, Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze (bakalářský stupeň)

Since 2007/Od 2007:

Participation in courses of Ethology and Vertebrate Morphology at the Faculty of Science, Charles University in Prague, Czech Republic
Účast na praktických kurzech z Etologických metod a Morfologie obratlovců na Přírodovědecké fakultě Univerzity Karlovy v Praze

Grants/Granty

2009 – 2011:

Member of the research team of the project NAZV QH 92265 supported by Czech Ministry of Agriculture (Optimalizace

systemu chovu a veterinární pance o kriticky ohroženou populace Starokladrubskeho koně)
Členka řešitelského týmu projektu NAZV QH 92265 podpořeného Ministerstvem zemědělství (Optimalizace systému chovu a veterinární pance o kriticky ohroženou populace Starokladrubskeho koně)

Since 2011/ Od 2011:

Member of the research team of the project AWIN supported by the EU VII Framework Program (FP7-KBBE-2010-4) (Animal Welfare Indicators)
Členka řešitelského týmu projektu AWIN podporovaného Sedmým rámcovým programme EU (FP7-KBBE-2010-4) (Indikátory welfare zvířat)

Other scientific activities/Další přírodovědné aktivity

Since 2011/Od 2011:

Secretary of the Czech and Slovak Ethological Society
Tajemnice České a Slovenské Etologické společnosti

Editor of the Faculty of Science web section "Přírodověda populárně"
Šéfredaktorka fakultní rubriky "Přírodověda populárně"

Lectures for public about Ethology and Interspecies Communication
Přednášky pro veřejnost zaměřené na etologii a mezidruhovou komunikaci

2011, 2012:

Member of the organizing committee in the International conferences: Joint East and West Central Europe Regional Meeting of International Society of Applied Ethology, held in Kostelec nad Černými Lesy Czech Republic in 2011 and Czech and Slovak Ethological Conference held in Nové Město na Moravě, Czech Republic in 2012
Členka organizačního výboru mezinárodních konferencí: Joint East and West Central Europe Regional Meeting of International Society of Applied Ethology, pořádané v Kosteleci nad Černými Lesy v roce 2011 a Konference České a Slovenské Etologické společnosti pořádané v Novém Městě na Moravě v roce 2012

Research fellowships/Zahraniční stáže

2012:

One month at the University of Castilla-La Mancha, Spain (maternal behaviour and dominance hierarchy in red deer hinds *Cervus elaphus*) supported by Hlávková foundation
Měsíční pobyt na Univerzitě Castilla-La Mancha ve Španělsku (mateřské chování a dominantní hierarchie u laní *Cervus elaphus*) podpořený Hlávkovou nadací

Special award/Zvláštní ocenění

2012: The Thylacine junior for the student scientific paper/Vakovlk junior za studentskou vědeckou publikaci

Publications/Publikace

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.

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

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

Participation in selected conferences/Účast na vybraných konferencích

Komárková, M., Bartošová, J. (2010). Volí koně pravici? aneb Lateralizace u kojených hříbat koně domácího (*Equus caballus*). Czech and Slovak Ethological Society Conference. Smolenice. Slovakia.

Komárková, M., Bartošová, J. (2010). Visual lateralisation in suckling foals, European Conference on Behavioral Biology, Ferrara. Italy.

Komárková, M., Bartošová, J. (2012) Lateralized suckling in domestic horses (*Equus caballus*). International Equine Science meeting, Regensburg, Germany.

Komárková, M., Bartošová, J., Dubcová, J. (2013): Mamma's boys stay aside: The effect of suckling behaviour on the dominance hierarchy within subadult horses. Behaviour 2013, Newcastle, UK.