

Synové hrocha a dcery hrošíka aneb o poměru pohlaví hrochovitých v zoologických zahradách

Poměr pohlaví narozených mláďat patří bezpochyby k nejatraktivnějším tématům etologie i sociobiologie. A je to jedno z mála, které zůstává dlouhodobě zajímavé (o situaci u ptáků viz např. Živa 2004, 3: 102–104), navíc tato otázka fascinovala člověka po staletí. K tématu poměru pohlaví dříve či později dojde rovněž každý etolog zkoumající velké savce, který se nemůže vymanit z věčného problému studia „malých vzorků“. Zkoumání poměru pohlaví může být pro badatele přímo vysvobozením od stále se opakujících námitek, že je daný výsledek založen na malém množství údajů, neboť v řadě chovatelských zařízení jsou k dispozici záznamy o pohlaví stovek mláďat. Zoologické zahrady a jejich plemenné knihy s velkými soubory údajů se k podobnému výzkumu přímo nabízejí. A přesto odborných studií využívajících tyto zdroje bylo publikováno poměrně málo. Jelikož sami sestavujeme a vydáváme mezinárodní plemenné knihy – evropskou pro hrocha obojživelného (*Hippopotamus amphibius*) a světovou hrošíka liberijského (*Choeropsis liberiensis*) – rozhodli jsme se přispět k poznání zmíněné problematiky a analyzovali poměr pohlaví narozených mláďat u obou druhů hrochovitých (Hippopotamidae) chovaných v zoologických zahradách.

Jen výčet prací, které se snaží objasnit poměr pohlaví u savců, by stačil na samostatný článek. Bepochyby klíčová je Fisherova teorie (1930), která zjednodušeně říká, že rodiče by měli investovat stejně do obou pohlaví a poměr pohlaví narozených mláďat (dále v textu jen jako poměr pohlaví) by tak měl zůstat na úrovni 1 : 1. Mezi dvě nevlivnější teorie, které tu Fisherovu rozšiřují, patří model kompetice o místní zdroje (the model of local resource competition; Clark 1978) a model Tri-

versův-Willardův (1973). Ten první říká, že když jsou zdroje omezené nebo populační hustota velká (a tlak na zdroje roste), pak by měl být poměr pohlaví vychýlen ve prospěch toho pohlaví, které z rodné skupiny odchází a zdroje tak dále nečerpá. Hypotéza R. L. Triverse a D. E. Willarda na druhou stranu předpokládá, že rodiče budou více investovat do toho pohlaví, jehož reprodukční úspěch má větší variabilitu. To znamená, že rodiče v dobré nebo zlepšující se kondici by měli plodit spíše

takového pohlaví, kdežto ve špatné a zhoršující se kondici pohlaví opačné. Vychýlení poměru od 1 : 1 by tedy mělo záviset zejména na reprodukčních systémech daného druhu, mateřské kondici či dominanci a na tom, které pohlaví v dospělosti opouští rodnou skupinu (blíže např. Sheldon a West 2004).

Samozřejmě existují i různé proximální faktory, jejichž vliv na vychýlení poměru pohlaví byl dobře dokumentován u mnoha druhů. Mezi ně patří především stáří matky (např. u vodušky abok, Bercovitch a kol. 2009), dále početnost mláďat ve vrhu (u myši a pískomilů, Grant a Chamley 2010), parita – počet porodů u samice (Clutton-Brock a Iason 1986) nebo klimatické faktory včetně efektu El Niño (např. u jelenů evropských, Estevez a kol. 2011). Mechanismů, jak mohou savci manipulovat s poměrem pohlaví bylo navrženo několik. Mezi ty nejčastěji zmiňované patří: podíl spermií s chromozomem X a těch s chromozomem Y v ejakulátu, rozdílná propustnost pro spermie v zóně pellucidě, vliv hormonů na zónu pellucidu (např. testosteronu), asynchronní vývoj plodů, selektivní zabití nebo odumření zygoty, blastuly (např. vysoká koncentrace glukózy inhibuje samičí blastulu) nebo plodu.

Vychýlený poměr pohlaví u savců byl zaznamenán v řadě studií: pekari páskovaný (*Tayassu tajacu* neboli *Pecari tajacu*) a gibboni rodu *Nomascus* – více synů u středně starých samic, přimorožec arabský (*Oryx leucoryx*) – více synů u starých samic, pavián babuin (*Papio cynocephalus*) a makak rhesus (*Macaca mulatta*) – výše postavené samice dcery, níže postavené syny. Nicméně faktem zůstává, že většina prací věnovaná savcům a využívající velké vzorky studovaných jedinců žádné odchylky od vyrovnaného poměru pohlaví neuvádí. Navíc bylo nedávno prokázáno, že čím větší je vzorek (počet narozených mláďat), tím klesá pravděpodobnost, že daná studie najde poměr pohlaví odchýlen od 1 : 1 (např. u primátů, Brown a Silk 2002). Jinak řečeno, většina publikací nacházejících vychýlený poměr pohlaví byla založena na vzorcích s malým počtem jedinců, přičemž pokud by jich bylo více, poměr pohlaví by se zřejmě přiblížil zpět na vyrovnanou úroveň.

Hroši a hrošíci

Hroši jsou díky svému nepřehlédnutelnému vzhledu pro veřejnost známá zvířata. Nicméně ve vědeckém světě jde o skupinu téměř opomíjenou (např. Živa 2011, 3: 137–139). Nejstarší zástupci čeledi hrochovitých jsou popsáni teprve z miocénu. Jejich nejbližšími příbuznými byli zřejmě příslušníci dnes již vymřelé čeledi Anthracotheridae a z žijících tvorů jsou to kytovci (Cetacea). Do našich časů přežily pouze dva druhy: hroch obojživelný obývajících okolí vod v subsaharské Africe (s výjimkou tropických lesů a pouštních oblastí) a hrošík liberijský z tropických pralesů západní Afriky. Jejich společný



1

1 Evropskou plemennou knihu hrocha obojživelného (*Hippopotamus amphibius*) vede Zoo Ostrava, odkud pochází i tento snímek samice Katky.



předek se na Zemi vyskytoval před více než 5,7 milionu let (Orliac a kol. 2010). O životě hrochů i hrošíků v přírodě víme relativně málo, neboť jde o nebezpečná a dlouhověká zvířata, jejichž sledování vyžaduje dlouhodobé a náročné studium.

Hroch obojživelný se vyznačuje pohlavní dvojtvárností, přičemž samci mají mohutnější hlavu a dorůstají větší délky těla a vyšší hmotnosti než samice. Teritoriální samec si hlídá určitou část řeky nebo jezera proti ostatním samcům. Samice se sdružují do poměrně velkých stád. Jednotlivé samice se obvykle zdržují ve společném stádě na jednom teritoriu, nicméně občas teritoria samců střídají. Rozmnožovací systém hrocha je tak s největší pravděpodobností polygynní (jeden samec má více samic), případně promiskuitní (samice se může pářit s více samci a naopak). Dcery zůstávají s matkami v rodném stádě alespoň 6–8 let (Karstad a Hudson 1986). Osud synů není dodnes detailněji popsán, ale s velkou pravděpodobností rodné stádo po dosažení dospělosti opouštějí.

Naproti tomu pohlavně jednotvárný hrošík liberijský žije samotářsky v deštném lese, přičemž domovské okrsky samic se překrývají. O jeho rozmnožovacím systému mnoho nevíme, ale zdá se, že jeho chování bude promiskuitní.

Veškeré studie zmiňující poměr pohlaví u hrocha se týkají populací ve volné přírodě a žádná neuvádí odchylku od vyrovnaného poměru (např. Marshall a Sayer 1976). Byly založeny na dobové metodě 60. a dřívějších let zvané „sklizeň“, kdy byla stáda hrochů postřílena a u březích samic se zjišťovalo pohlaví plodu. Navíc

počet jedinců ve vzorku v žádné z těchto prací nepřesáhl 237 (Laws a Clough 1966).

U hrošíka liberijského probíhala sledování pouze v zoologických zahradách a zde je poměr pohlaví výrazně vychýlen ve prospěch samic (59 %). Z možných faktorů ovlivňujících poměr pohlaví u hrošíka liberijského se jako prokazatelné ukázaly jednotlivé zoo (v některých se rodilo více synů a v jiných více dcer), výživa a mezipородní interval (Zschokke 2002). Nedávno tým pod vedením J. Saragustyy (2012) odhalil, že značný vliv na určení pohlaví hrošíků má zřejmě identita otce (pohlaví potomka určuje jeho otec a jednotliví otci mají buď více synů, nebo dcer).

Poměr pohlaví u hrochů a hrošíků v zoo a co ho ovlivňuje

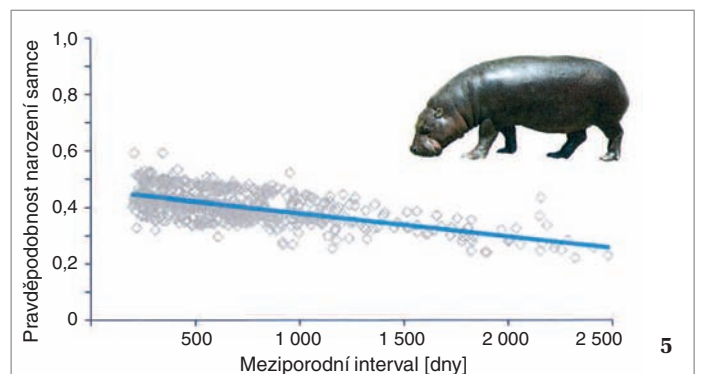
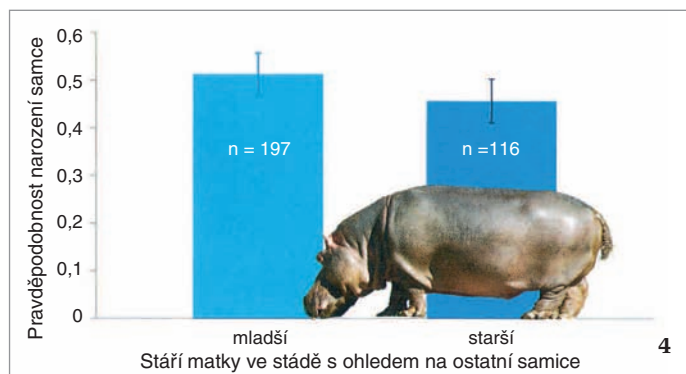
Při našem výzkumu jsme tedy chtěli zjistit, zda i hroch obojživelný chovaný v zoologických zahradách má poměr pohlaví mláďat odchýlen od očekávaného 1 : 1. Dále jsme na základě výše zmíněných teorií a za předpokladu, že se hroši a hrošíci v zoologických zahradách nacházejí v lepší kondici než v přírodě (v důsledku téměř neomezeného přístupu k vodě i potravě), ověřovali, jestli bude poměr pohlaví u hrochů vychýlen ve prospěch samců (Triversův-Willardův model) a zda se bude více samců rodit v zoo, které chovají početnější stáda (model kompetice o místní zdroje). U hrošíků by podle uvedených teorií poměr pohlaví neměl být vychýlen.

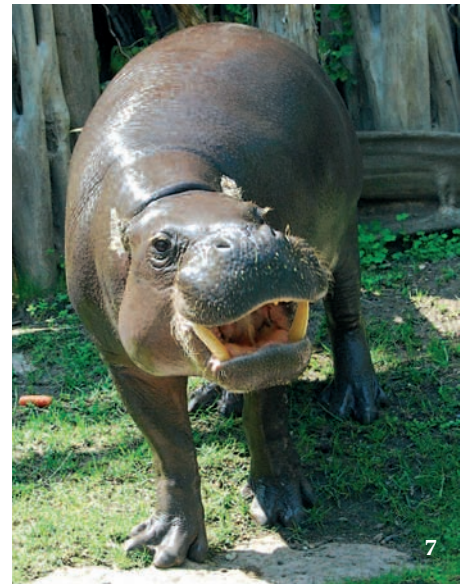
K výzkumu (podrobnosti viz Pluháček a Steck, Ethology 2015, 5: 462–471) jsme využili v úvodu zmíněné mezinárodní plemenné knihy – evropskou pro hrocha

obojživelného (Pluháček 2013), obsahující údaje o 1 138 mláďatech narozených ve 113 evropských zoologických zahradách, a světovou v případě hrošíka liberijského (Steck 2013), kde se uvádí 1 161 mláďat narozených ve 147 zoologických zahradách celého světa. Mezi zkoumané faktory potenciálně ovlivňující poměr pohlaví u obou druhů patřily: místo narození (identita zoo), věk matky a otce, původ matky a otce (příroda nebo zoo), počet mláďat ve vrhu (jedno nebo dvě), počet předchozích porodů dané matky (0–28), počet předchozích mláďat otce (0–41), délka mezipородního intervalu ve dnech, parita (prvorodičky, vícerodičky), země narození, rok a měsíc narození, koeficient příbuzenské plemenitby, věkový rozdíl rodičů a počet chovných samic v dané zoo v době porodu. V případě, že zde byla více než jedna samice, zjišťovali jsme, zda se liší poměr pohlaví mláďat pro nejstarší samice a pro mladší samice ve stádě. U hrošíků jsme navíc testovali zoologické zahrady „severu“ (Severní Amerika, Evropa, východní Asie) a „jihlu“ (ostatní části světa). Naše analýzy byly statisticky ošetřeny, aby byl zohledněn případný individuální vliv matky a otce (aby se nestalo, že jeden rodič bude mít hodně potomků jednoho pohlaví, a tím zvrátí celý výsledek na svou stranu).

Zatímco u hrocha jsme zjistili poměr pohlaví mírně vychýlený ve prospěch synů (53,9 %), tak u hrošíka výrazně ve prospěch dcer (58,5 %). U každého ze zkoumaných druhů však byly tyto výkyvy ovlivněny jinými faktory.

U hrocha obojživelného šlo o původ matky, rok narození, počet samic v zoo





2 Mládě hrocha obojživelného v Zoo Lisabon

3 Populace hrocha obojživelného chovaná v evropských zoologických zahradách vykazuje poměr pohlaví vychýlený ve prospěch synů. Zoo Berlín

4 Pravděpodobnost, že se narodí samec, podle stáří matky s ohledem na věk jiných samic ve stádě u hrocha obojživelného v zoo. Uvažovány byly pouze situace, kdy v dané zoo žily dvě a více samic současně (n = 311 potomků u 77 různých samic).

5 Pravděpodobnost, že se narodí samec, vzhledem k délce meziporodního intervalu u hrošíka liberijského (*Choeropsis liberiensis*) v zoo (n = 715 potomků u 105 různých samic).

6 Populace hrošíka liberijského chovaná v zoologických zahradách má poměr pohlaví výrazně vychýlený ve prospěch dcer. Proto chovatelé u tohoto druhu vítají každé narození samce, což je v chovech savců neobvyklé. Zoo Győr

7 Celosvětovou plemennou knihu hrošíků liberijských vede Zoo Basilej (Švýcarsko). Snímek ze Zoo Halle. Snímky a orig. J. Pluháčka

(jedna nebo více) a v případě dvou a více i zda byla starší nebo mladší. Pravděpodobnost narození syna byla větší u matek pocházejících z přírody, zvyšovala se s věkem matky a byla větší i v případě, že v zoo chovali pouze jednu samici, než když jich měli souběžně více. (Vzorek zahrnoval 169 mláďat narozených matkám původem z přírody a 580 mláďat matek narozených v zoo.) Pokud se v chovu nacházely alespoň dvě samice, tak u starší vycházela pravděpodobnost, že se jí narodí syn, menší než u mladší samice (obr. 4).

Celkové vychýlení poměru pohlaví ve prospěch samců u hrocha obojživelného na tak velkém vzorku je mezi savci pozoruhodné. Platí-li předpoklad, že samice jsou v zoologických zahradách v lepší kondici než ve volné přírodě, pak lze tento poměr vysvětlit v souladu s Triversovým-Willardovým modelem. Naopak model místních kompetic pro hrocha jednoznačně neplatí, protože samci se rodili častěji v menších skupinách a ne ve větších, jak tato hypotéza předpokládá. Obdobně větší

podíl synů narozených matkám pocházejícím z odchytu v přírodě než těm, které se narodily v lidské péči, lze vysvětlit skutečností, že se matky z přírody dostaly v chovu do lepších výživových podmínek, a tím do lepší kondice. Podobná situace byla nedávno popsána u tří druhů nosorožců (Linklater 2007): n. dvourohého (*Diceros bicornis*), n. indického (*Rhinoceros unicornis*) a n. tuonosého (*Ceratotherium simum*). Nabízí se však i jiné vysvětlení, a to, že matky z odchytu byly starší a získaly pro sebe více potravy, čímž si zlepšily svou tělesnou kondici. Nicméně naše výsledky odhalily pravý opak – v rámci skupiny rodily starší samice spíše dcery a mladší samice syny. Takže poslední argumentace nepřipadá v úvahu.

U hrošíka liberijského jsme potvrdili již dříve publikované údaje ukazující vychýlení poměru pohlaví ve prospěch dcer. Tento mezi savci neobvyklý náleze se nedatí objasnit, a to ani pomocí obou výše zmíněných teorií. Jediné vysvětlení poskytuje tzv. Leimarova (1996) varianta Triversova-Willardova modelu, podle níž by matka v dobré kondici měla za jistých okolností upřednostňovat spíše dcery před syny. Dosud jediná zveřejněná studie podporující tuto teorii se týkala srnce evropského (*Capreolus capreolus*), který je podobně jako hrošík tělesnými rozměry pohlavně jednotvárný a jen lehce polygynní (Hewison a kol. 2005). Žádný jiný dosud v tomto směru studovanýavec se v popsané situaci u hrošíka a srnce evropského ani neblíží.

Poměr pohlaví u hrošíka navíc ovlivňovaly zcela jiné faktory než u hrocha. Konkrétně šlo o meziporodní interval a polohu zoo na „severu“ či na „jihu“. Je zajímavé, že poměr pohlaví ve prospěch dcer se vychýlil pouze v zoologických zahradách na „severu“ (60,15 %; n = 936), kdežto na „jihu“ se nelíšil od vyrovnaného poměru (51,66 %; n = 225). Nutno přiznat, že uspokojivé vysvětlení pro tento náleze chybí. V severnějších zoologických zahradách lze očekávat proměnlivější podnebné podmínky, jejich konkrétní vliv na poměr pohlaví však znám není. Navíc při detailním studiu poměru pohlaví hrošíků podle jednotlivých států či zoologických zahrad se žádná závislost nenašla. Pravděpodobnost narození dcery také stoupala

s prodlužujícím se meziporodním intervalem (obr. 5), což je výsledek zjištěný již v předchozích studiích a opět nelze uspokojivě vysvětlit.

Z naší analýzy dále vyplynulo, že u hrocha poměr pohlaví ovlivňovala individuální identita matky, kdežto u hrošíka určoval pohlaví spíše otec. To přinejmenším ukazuje, že je poměr pohlaví u každého druhu dán zcela jiným mechanismem. Jakým, o tom se můžeme pouze dohadovat. Ačkoli známe několik možností, jak zejména savčí matka ovlivňuje poměr pohlaví u svého plodu, z údajů z plemenných knih nelze usuzovat, který případ u hrocha i hrošíka. Co se však vyvodit dá, je skutečnost, že u dvou poměrně příbuzných druhů existují nejméně dva různé mechanismy. A dále se potvrzuje význam otce při určení pohlaví potencionálního mláděte. Tato záležitost byla mnoho desítek let doslova přehlížena. Proto by další studie měly vliv otce (jeho kondici, stáří, stres a výživu) vzít rovněž v úvahu a neomezovat zmíněné faktory jen na matku. Naše práce tak přispívá k rovnoprávnosti pohlaví rovněž v sociobiologii a zoologii.

Závěrem lze konstatovat, že poměr pohlaví mláďat narozených v zoologických zahradách se u obou druhů hrochovitých odchyluje od poměru 1 : 1, a to na vzorku pohybujícím se okolo 1 000 jedinců pro každý z nich. Vysvětlení vychází zřejmě z rozdílů v jejich sociálním a reprodukčním systému, kdy při nadbytku zdrojů se polygynní pohlavně dvojtvárný hroch obojživelný snaží investovat spíše do synů, kdežto u promiskuitního, pohlavně jednotvárného hrošíka se rodí spíše dcery. A zatímco u hrocha bude mít nejspíš větší vliv na určení pohlaví matka, u hrošíka spíše otec. Rádi bychom zdůraznili, že tato studie je jedním z příkladů, kdy výzkum jinak poněkud opomíjených velkých savců může být důležitý pro poznání obecnějších zákonitostí. Zároveň připomíná mnohdy podceňovanou vědeckou roli zoologických zahrad.

Použitá a doporučená literatura uvedena na webové stránce Živý.