Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra etologie a zájmových chovů

Rozdíly v sociálním systému hyen: podčeleď Hyaeninae

Bakalářská práce

Rozálie Králová
Chov exotických zvířat

Ing. Petra Bolechová, Ph.D.

© 2024 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci „Rozdíly v sociálním systému hyen: podčeleď Hyaeninae“ jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucí bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušila autorská práva třetích osob.

V Praze dne 24. 4. 2024 _____

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala vedoucí mé bakalářské práce Ing. Petře Bolechové, Ph.D. za odbornou pomoc, podnětné rady a poskytnutí cenných zdrojů, ale také za trpělivost a ochotu při konzultování dané problematiky. Dále děkuji své rodině, přátelům a partnerovi za veškerou pomoc a podporu, kterou mi poskytli v průběhu psaní této bakalářské práce.

Rozdíly v sociálním systému hyen: podčeleď Hyaeninae

Souhrn

Bakalářská práce se zabývá biologií tří extantních druhů podčeledi Hyaeninae, hyeny skvrnité, hyeny čabrakové a hyeny žíhané. Všechny tyto tři druhy jsou chovány v zoologických zahradách, ale s nevelkou úspěšností odchovů. Provedená rešerše se proto zaměřuje převážně na potravní ekologii, sociální systémy, reprodukční chování, strategie v péči o potomstvo a poznatky z chovů v lidské péči.

Pravé hyeny se přirozeně vyskytují v Africe a jediná hyena žíhaná také v Asii, přičemž obývají oblasti nižších nadmořských výšek s řídkým porostem. Všechny tři druhy jsou masožravé a do různé míry mrchožravé. Hyena skvrnitá si shání kořist převážně lovem, zatímco hyena čabraková a hyena žíhaná jsou převážně mrchožravé, pouze výjimečně si loví drobnější kořist samy a část jejich potravy tvoří také rostlinná složka, která může v suchém období nahradit zdroj vody.

Sociální systémy v rámci podčeledi se pohybují od mnohačlenných klanů hyeny skvrnité se složitou hierarchií, přes menší klany hyeny čabrakové s jedním dominantním párem až po téměř samotářskou hyenu žíhanou, která vytváří pouze menší rodinné jednotky. Společným faktorem všech těchto systémů je vysoká fluidita skupin, které se flexibilně mění.

Reprodukce je u hyeny skvrnité komplikována vysokou maskulinizací pohlavních orgánů samic. Také pohlavní orgány hyeny žíhané prochází dokonce u obou pohlaví v období dospívání změnami, které ovšem po dovršení dospělosti mizí. Mláďata hyeny skvrnité se rodí v pokročilejším stádiu vývoje a jsou již ozubená, značně pohyblivá a mají otevřené oči. Stará se o ně pouze samice, která je kojí a nepřináší jim žádnou jinou potravu. Mláďata hyeny čabrakové a hyeny žíhané se rodí slepá a méně vyvinutá. U obou druhů se o mláďata starají jedinci obou pohlaví a přináší jim také potravu.

Problematika chovu podčeledi Hyaeninae vyžaduje další studie zaměřené zvláště na chov v lidské péči. Dosavadní práce naznačují především důležitost vytvoření vhodných podmínek v období odchovu mláďat, jelikož stres může vést samici až k jejich usmrcení. Hyena skvrnitá se díky své biologii nejlépe začleňuje do chovné skupiny a adaptuje na podmínky, zatímco hyena čabraková vyžaduje v obou oblastech větší úsilí a chov hyeny žíhané komplikuje zejména náročnost vytvoření ideálních podmínek. Umělý odchov mláďat je u všech druhů problematický a dospělé jedince je většinou nemožné začlenit do skupiny.

Klíčová slova: hyeny, sociální systém, reprodukce

Differences in social system in hyenas: subfamily Hyaeninae

Summary

The bachelor thesis deals with the biology of three extant species of the subfamily Hyaeninae, the spotted hyena, the brown hyena and the striped hyena. All three of these species are kept in zoos, but with a low breeding success rate. Therefore, the research conducted focuses mainly on feeding ecology, social systems, reproductive behaviour, strategies in offspring care and findings from human care.

Hyenas occur naturally in Africa and the striped hyena also occurs in Asia, inhabiting lower elevation areas with sparse vegetation. All three species are carnivorous and to varying degrees scavengers. The spotted hyena mostly hunts prey by itself, while the brown hyena and the striped hyena are predominantly scavengers, only exceptionally hunting smaller prey themselves, and part of their diet also consists of a plant component that can replace a water source in the dry season.

Social systems within the subfamily range from the large clans of spotted hyena with complex hierarchies to smaller clans of brown hyena with a dominant pair to the almost solitary striped hyena, which only forms smaller family units. A common factor in all these systems is the high fluidity of groups that change flexibly.

Reproduction in the spotted hyena is complicated by the high masculinization of the female genitalia. The sexual organs of the striped hyena undergo changes in both sexes during adolescence, however those disappear after reaching maturity. Spotted hyena cubs are born at a more advanced stage of development and are already toothed, highly mobile and have open eyes. They are cared for only by the female who nurses them and brings them no other food. The young of the brown hyena and the striped hyena are born blind and less developed. In both species, both sexes care for the cubs and bring them food as well.

Breeding of the subfamily Hyaeninae requires further studies, especially on breeding in human care. Previous works point out the importance of suitable conditions during the rearing period, as stress can lead to the female killing her pups. The spotted hyena best integrates into the group and adapts to the conditions due to its biology, whereas the brown hyena requires more effort in both areas and the breeding of the brindle hyena is particularly complicated by the difficulty of creating ideal conditions. Artificial rearing of pups is problematic in all these species and adults are usually incapable of integrating into a group.

Keywords: hyenas, social system, reproduction

Obsah

1 Úvod ... 9

2 Cíl práce ... 10

3 Literární rešerše ... 11

3.1 Taxonomické zařazení podčeledi Hyaeninae ... 11

3.2 Biologie podčeledi Hyaeninae ... 12

3.2.1 Charakteristika pravých hyen ... 12

3.2.2 Geografické rozšíření ... 13

3.2.2.1 Geografické rozšíření hyeny skvrnité ... 13

3.2.2.2 Geografické rozšíření hyeny čabrakové ... 14

3.2.2.3 Geografické rozšíření hyeny žíhané ... 14

3.2.3 Habitat ... 15

3.2.3.1 Habitat hyeny skvrnité ... 15

3.2.3.2 Habitat hyeny čabrakové ... 15

3.2.3.3 Habitat hyeny žíhané ... 15

3.2.4 Ochranářský status a populační trendy ... 16

3.2.4.1 Ochranářský status a populační trendy hyeny skvrnité ... 16

3.2.4.2 Ochranářský status a populační trendy hyeny čabrakové ... 16

3.2.4.3 Ochranářský status a populační trendy hyeny žíhané ... 16

3.2.5 Potravní ekologie ... 17

3.2.5.1 Potravní ekologie hyeny skvrnité ... 17

3.2.5.2 Potravní ekologie hyeny čabrakové ... 18

3.2.5.3 Potravní ekologie hyeny žíhané ... 20

3.2.6 Sociální systém a chování ... 21

3.2.6.1 Sociální systém a chování hyeny skvrnité ... 21

3.2.6.2 Sociální systém a chování hyeny čabrakové ... 26

3.2.6.3 Sociální systém a chování hyeny žíhané ... 29

3.2.7 Reprodukční chování a péče o potomstvo ... 30

3.2.7.1 Reprodukční chování a péče o potomstvo hyeny skvrnité ... 30

3.2.7.2 Reprodukční chování a péče o potomstvo hyeny čabrakové ... 34

3.2.7.3 Reprodukční chování a péče o potomstvo hyeny žíhané ... 35

3.3 Doporučení k chovu hyen ... 38

3.3.1 Doporučení k chovu hyeny skvrnité ... 38

3.3.2 Doporučení k chovu hyeny čabrakové ... 39

3.3.3 Doporučení k chovu hyeny žíhané 40

4 Závěr 42

5 Literatura 44

1 Úvod

Podčeleď Hyaeninae neboli pravé hyeny patří spolu s jediným dalším druhem, hyenkou hřivnatou, do čeledi Hyaenidae. Jedná se o čtvrtou nejmenší čeleď v rámci řádu Carnivora a jednu z nejmenších ve třídě savců (Wilson & Mittermeier 2009).

Pravé hyeny jsou kočkovité šelmy, a ačkoliv jsou fylogeneticky bližší kočkovitým, v několika behaviorálních a morfologických prvcích se podobají psovitým šelmám. Podobně jako psovité šelmy, loví i hyeny svou kořist zuby spíše než drápy, svou potravu pozřou velmi rychle a někdy ji skladují a jejich mozolnaté tlapy s velkými, tupými, nezatahovatelnými drápy jsou přizpůsobeny běhu a ostrým obratům. Jejich pachové značení, péče o srst, defekační návyky, páření a rodičovské chování se naopak v mnohém shodují s chováním typickým pro kočkovité šelmy (Kruuk 1972).

Zástupci podčeledi Hyaeninae jsou chováni v zoologických zahradách po celém světě, ovšem jejich chov a odchov se dlouhodobě daří pouze u hyeny skvrnité, zatímco odchovy hyeny žíhané a hyeny čabrakové bohužel už tak úspěšné nejsou. V roce 2023 bylo chováno celkem 328 jedinců hyeny skvrnité ve 112 institucích v 6 různých regionech světa (Afrika, Asie, Evropa Severní Amerika, Oceánie a Jižní Amerika), 217 jedinců hyeny žíhané v 64 institucích ve 4 různých regionech světa (Afrika, Asie, Evropa, Severní Amerika) a pouze 22 jedinců hyeny čabrakové v 8 institucích ve 3 regionech světa (Afrika, Evropa, Severní Amerika). Počet porodů u žádného z těchto tří druhů však například v roce 2023 nepřesahoval 20 porodů/rok a u hyeny čabrakové byly v daném roce dokonce zaznamenány pouze 2 porody v jediné instituci v Africe (Species360 ZIMS 2023).

Velkou roli zde hrají poměrně rozdílné a často velmi komplexní sociální systémy a strategie výchovy mláďat jednotlivých druhů, pro něž jsou v lidské péči obtížně napodobitelné podmínky. V rámci pravých hyen se totiž setkáváme u každého druhu s odlišným způsobem života, ať už se jedná o sociální systém, velikost skupin, potravní ekologii či reprodukční chování a péči o potomstvo. Při vytváření podmínek vhodných k chovu těchto zvířat v lidské péči je proto nutný individuální přístup, ačkoliv některé aspekty jejich chovu se mohou shodovat (Watts & Holekamp 2007; Suedmeyer 2014).

Jelikož jsou všechny pravé hyeny na seznamu ohrožených druhů a jejich počty stále klesají, je žádoucí umět vytvořit takové chovatelské podmínky, ve kterých je možné hyeny rozmnožovat a zvýšit tak jejich počty nejen v lidské péči, ale hlavně ve volné přírodě, například pomocí programů zaměřených na odchov a následnou repatriaci či reintrodukci zvířat. Všechny druhy pravých hyen mají totiž významnou roli v ekosystémech, jichž jsou součástí, jelikož se svým způsobem obživy mimo jiné podílí na eliminaci patogenů vznikajících ve volné přírodě rozkladem mršin (Bothma & Walker 2013).

2 Cíl práce

Cílem této bakalářské práce bylo zaměření se na tzv. pravé hyeny: hyenu skvrnitou (*Crocuta crocuta*), hyenu čabrakovou (*Parahyaena brunnea*) a hyenu žíhanou (*Hyaena hyaena*) s důrazem na jejich sociální systém a případnou sociální strategii či flexibilitu v době rozmnožování a odchovu mláďat. Všechny tyto druhy hyen se chovají v zoologických zahradách, ale kromě hyeny skvrnité není odchov příliš úspěšný.

Shrnutí dostupných současných poznatků o rozmnožovacích strategiích a sociálních systémech podčeledi Hyaeninae z volné přírody a z chovů v lidské péči a jejich následné porovnání mělo za cíl naznačit potenciální faktory ovlivňující chovatelskou úspěšnost.

3 Literární rešerše

3.1 Taxonomické zařazení podčeledi Hyaeninae

Zoologická nomenklatura v rámci podčeledi Hyaeninae se v různé literatuře lehce rozchází. Text následujících kapitol provedené literární rešerše pracuje s níže uvedenou verzí taxonomického řazení, tedy s rody *Crocuta* (Kaup, 1828), *Parahyaena* (Hendey, 1974) a *Hyaena* (Brisson, 1762), na základě poznatků aktuálních studií (Wilson & Reeder 2005; Koepfli et al. 2006).

Říše: Animalia (Linnaeus, 1758)
Kmen: Chordata (Bateson, 1885)
Třída: Mammalia (Linnaeus, 1758)
Řád: Carnivora (Bowdich, 1821)
Podřád: Feliformia (Kretzoi, 1945)
Čeleď: Hyaenidae (Gray, 1821)
Podčeleď: Hyaeninae (Gray, 1821)
Rod: *Crocuta* (Kaup, 1828)
Druh: *Crocuta crocuta* (Erxleben, 1777)
Rod: *Parahyaena* (Hendey, 1974)
Druh: *Parahyaena brunnea* Thunberg, 1820
Rod: *Hyaena* (Brisson, 1762)
Druh: *Hyaena hyaena* (Linnaeus, 1758)

Čeleď Hyaenidae má v současnosti známy pouze čtyři extantní druhy, podčeleď Hyaeninae zahrnuje již pouze 3 extantní druhy tzv. pravých hyen, z nichž každý druh patří do samostatného rodu. Ačkoliv byly hyena čabraková *Parahyaena brunnea* (Thunberg, 1820) a hyena žíhaná *Hyaena hyaena* (Linnaeus, 1758) dříve řazeny společně do jednoho rodu *Hyaena,* Koepfli et al. (2006) řadí na základě svého molekulárního výzkumu hyenu čabrakovou do vlastního rodu *Parahyaena*.

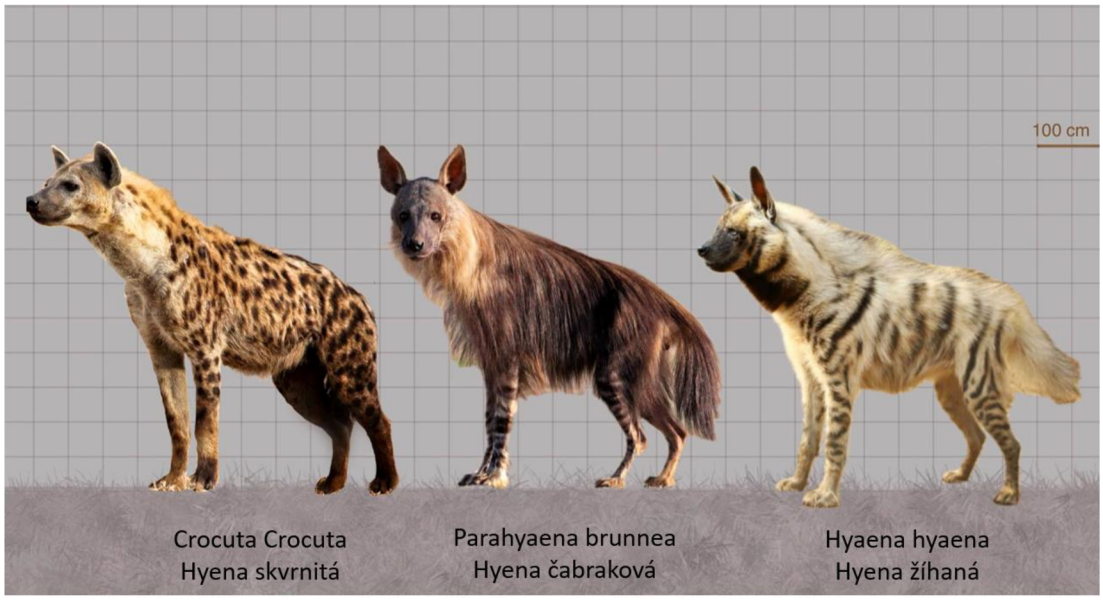
Jednotlivé druhy se liší nejen v taxonomickém zařazení, ale určité odlišnosti lze nalézt i v mnoha aspektech jejich biologie (Watts & Holekamp 2007; Wilkinson et al. 2023). Některé tyto rozdíly jsou popsány v následujících kapitolách.

3.2 Biologie podčeledi Hyaeninae

3.2.1 Charakteristika pravých hyen

Hyeny, z podčeledi Hyaeninae, jsou středně velcí až velcí masožravci připomínající psovité šelmy, ačkoliv vývojově mají blíže ke kočkovitým Felidae Fischer de Waldheim, 1817, či především k cibetkám z čeledi Viverridae Gray, 1821, a řadí se mezi kočkotvárné Feliformia Kretzoi, 1945 (Kingdon 1997; Smith & Holekamp 2019).

Typickým znakem hyen je hlavně charakteristické postavení jejich končetin, přičemž ramenní končetiny jsou delší než pánevní, čímž vzniká znatelný rozdíl mezi výškou v kohoutku a výškou beder a tento rozdíl vytváří u všech druhů dojem podsazeného postoje (viz Obrázek č. 1). Hyeny jsou digitigrádní, tedy takzvaní prstochodci našlapující na distální články prstů, a drápy mají tupé a nezatažitelné. Dobře vyvinuté přední končetiny, ramena a krk také poskytují dostatečnou sílu k porcování kořisti mnohem větší, než jsou hyeny samy. Poměrně slabé zadní končetiny umožňují lehčí pomalejší lov, ale nejsou příliš výhodné při lovu vytrvalé kořisti nebo při putování za potravou na větší vzdálenosti (Suedmeyer 2014).



Obrázek 1: Pravé hyeny. Zleva doprava: *Crocuta crocuta, Parahyaena brunnea* a *Hyaena hyaena.*
(Obrázek upravila autorka s využitím fotografií z:
https://www.torontozoo.com/animals/Spotted%20hyena;
http://www.lascalagamefarm.cz/index.php?lang=en;
https://wildlifesos.org/rescue/driving-away-indias-wildlife-striped-hyena-struggles-for-life-after-hit-run/)

Mohutné čelisti hyen jsou velmi silné, uzpůsobené k drcení a v kombinaci s velkými premoláry a moláry dokáží vyvinout enormní sílu a rozdrtit většinu dlouhých kostí velké kořisti. Volně žijící hyena čabraková je například svým skusem schopna rozbít i pštrosí vejce a hyena skvrnitá je schopna rozdrtit stehenní kosti žiraf (Kruuk 1972; Tanner et al. 2008; Bothma & Walker 2013; Suedmeyer 2014).

Osrstění hyen na sobě nese různé kombinace skvrn či pruhů a liší se i délka srsti dle druhu. Mohou mít také hřívu, která se při naježení vztyčuje. Jedinečným znakem jsou též vysoce vyvinuté a velké anální žlázy vylučující mazovitý sekret s feromony, jež slouží k pachové komunikaci, jako je vymezení teritoria, signalizace potenciálních partnerů a identifikace konspecifických a kontraspecifických jedinců (Holekamp & Kolowski 2009; Suedmeyer 2014).

3.2.2 Geografické rozšíření

3.2.2.1 Geografické rozšíření hyeny skvrnité

Hyena skvrnitá ve volné přírodě obývá velkou část afrického kontinentu, a to především jižně od Sahary, která vytváří pomyslnou hranici území výskytu. Vyskytuje se tedy například na území dnešní Angoly, Botswany, Etiopie, Gambie, Malawi, ale i mnoha dalších států afrického kontinentu (viz Obrázek č. 2). Největší známé populace se vyskytují v ekosystému Serengeti v Tanzanii a Keni a v Krugerově národním parku v Jihoafrické republice (Bohm & Höner 2015).

Velikost území obývaných jednotlivými klany se liší v závislosti na mnoha faktorech. Nejmenší území o rozloze okolo 10 až 50 km^2 obývají spíše usedle žijící klany v kráteru Ngorongoro v Serengeti, kde mají hojnost potravy a volný přístup k vodě. V Krugerově národním parku, kde je sice vysoká hojnost potravy a přístup k vodě, ale také vysoká konkurence ostatních masožravců, dosahuje území hyen až 130 km^2. Naopak největší území dosahující téměř 1 100 km^2 obývají některé klany na jižním okraji Kalahari, kde se ovšem většinou zdržují hlavně u napajedel a po jejich vyschnutí putují k jinému a celé území není tak intenzivně využíváno a chráněno (Bothma & Walker 2013).

Obrázek č. 2: Rozšíření hyeny skvrnité (*Crocuta crocuta*) ve volné přírodě. Oranžová barva značí potvrzený výskyt druhu. (Zdroj: https://www.iucnredlist.org/species/5674/45194782)

3.2.2.2 Geografické rozšíření hyeny čabrakové

Současné území výskytu hyeny čabrakové v přírodě je z pravých hyen zdaleka nejmenší a omezuje se pouze na malé území Angoly, Botswany, Namibie, Jihoafrické republiky a Zimbabwe, jak je znázorněno na Obrázku č. 3. Největší podíl populace obývá území Botswany, a to především jižní chráněnou oblast, kde se nachází Národní park Central Kalahari Game Reserve, chráněné území Kgalagadi Transfrontier Park a Národní park Makgadikgadi Pans. Sporadicky je také možné pozorovat samostatné jedince na území dalších zemí, například Mozambiku a Svazijska. Ani v jedné z těchto zemí ovšem nebyl jejich výskyt potvrzen dlouhodoběji (Wiesel 2015).

Obrázek č. 3: Rozšíření hyeny čabrakové (*Parahyaena brunnea*) ve volné přírodě. (Zdroj: https://www.iucnredlist.org/species/10276/82344448)

3.2.2.3 Geografické rozšíření hyeny žíhané

Území výskytu hyeny žíhané se kromě afrického kontinentu rozprostírá i přes Arabský poloostrov a sahá až do Indie. Jako jediná z pravých hyen tak svým výskytem zasahuje mimo africký kontinent do Asie a pokrývá největší oblast ze všech tří druhů pravých hyen, jak je vidět na Obrázku č. 4. Himaláje svou značnou nadmořskou výškou vytváří přirozenou hranici jejich výskytu na východní straně (AbiSaid & Dloniak 2015).

Obrázek č. 4: Rozšíření hyeny žíhané (*Hyaena hyaena*) ve volné přírodě. (Zdroj: https://www.iucnredlist.org/species/10274/45195080)

3.2.3 Habitat

3.2.3.1 Habitat hyeny skvrnité

Biotopy obývané hyenou skvrnitou jsou velmi rozmanité a zahrnují i sušší oblasti typu polopouště, savany, řídké a suché lesy, ale také naopak bažiny, a dokonce horské oblasti a lesy nejvýše do nadmořské výšky 4 100 m, neboť jsou neobyčejně odolné vůči změnám prostředí. Vyšším polohám, pouštím a tropickým lesům se ovšem vyhýbají (Holekamp & Dloniak 2010; Bohm & Höner 2015; Smith & Holekamp 2019). Nejhustěji obývají rovinaté otevřené krajiny s malým počtem stromů nebo bez nich a s krátkou trávou. Kráter Ngorongoro a národní park Serengeti tak vzhledem ke zdejším podmínkám představují jejich ideální stanoviště (Höner et al. 2005). Ačkoliv často uběhne dlouhá doba mezi jednotlivým napájením, hyena skvrnitá je stále do určité míry závislá na vodě, ale jen zřídkakdy k ní potřebuje přístup. Tilson a Henschel (1986) ovšem zdokumentovali i případ, kdy se klan rozpadl poté, co vyschl jediný zdroj vody v jejich oblasti.

3.2.3.2 Habitat hyeny čabrakové

Z hlediska biotopu preferují hyeny čabrakové převážně sušší oblasti s ročními srážkami do 100 mm, tedy hlavně polopouště. Obývají ale také území při pobřeží, v řídkých lesích a na savanách s ročními srážkami do 700 mm a také hornaté či skalnaté oblasti. Značná část území, která tento druh obývá, jsou velmi chudá na vodu, což hyenám nečiní problém a období sucha zvládají zejména noční aktivitou a trávením dne ve stinných úkrytech. Z tohoto důvodu preferují skalnatou krajinu s křovinami, jaká se vyskytuje v nejjižnější části Afriky. Přežívají také v blízkosti lidských obydlí a v oblastech využívaných místními pastevci (Maude & Mills 2005; Wiesel 2015).

3.2.3.3 Habitat hyeny žíhané

Suché až polosuché prostředí otevřených krajin či oblasti řídce kryté trnitými keři vyhovují hyeně žíhané nejvíce a vyskytuje se tedy převážně v oblastech, které těmto podmínkám odpovídají. Pouštím i hustým lesům se zástupci tohoto druhu vyhýbají a neobývají ani oblasti v nadmořských výškách nad 3 500 m (AbiSaid & Dloniak 2015). Bothma a Walker (2013) uvádí, že je ovšem hyena žíhaná zcela odkázána na vodní zdroje a doupata se proto vyskytují cca do 10 km od nevysychajících napajedel. Jakožto oportunistu je možné hyenu žíhanou nalézt i poblíž lidmi hustě osídlených oblastí, kde využívá odpadky a mršiny jako snadný zdroj živin (Alam et al. 2014).

3.2.4 Ochranářský status a populační trendy

3.2.4.1 Ochranářský status a populační trendy hyeny skvrnité

The IUCN Red List of Threatened Species, česky Červený seznam ohrožených druhů vydávaný Mezinárodním svazem ochrany přírody, rozděluje druhy živočichů a rostlin do několika skupin dle stupně ohrožení. Všechny tři druhy hyen byly posuzovány v roce 2014 a zapsány na Červený list v následujícím roce. Hyena skvrnitá byla zařazena do kategorie Least Concern (LC), tedy málo dotčená, jelikož je v Africe stále značně rozšířena a celková světová populace přesahuje 10 000 dospělých jedinců. Populační trend tohoto druhu byl ovšem v roce 2015 zapsán jako klesající a počet dospělých jedinců se odhaduje na 27 000 – 47 000 kusů (Bohm & Höner 2015). Přestože je hyena skvrnitá velice přizpůsobivá, její populace mimo chráněná území se stále snižují. Nemoc je významným zdrojem úmrtnosti v některých oblastech, ale většinu úhynů tohoto druhu způsobují lidé a lvi *Panthera leo* (Linnaeus, 1758). Lidé běžně zabíjí hyeny kvůli škodám na hospodářských zvířatech nebo preventivně ze strachu z potenciálních škod (Kolowski & Holekamp 2006; Smith & Holekamp 2019).

Největší známé populace se vyskytují v ekosystému Serengeti v Tanzanii a Keni a v Krugerově národním parku v Jihoafrické republice (Bohm & Höner 2015). Hustota osídlení se velmi různí podle podmínek v dané lokalitě a jedna z nejvyšších je tak v kráteru Ngorongoro, kde se vyskytuje až 170 jedinců na 100 km², zatímco nejmenší hustota je v jižní Kalahari, kde se na 100 km² nachází méně než jedna hyena skvrnitá (Bothma & Walker 2013).

Dle databáze Species360 Zoological Information Management System neboli ZIMS (2023) je v zoologických zahradách po celém světě ke dni 21. 9. 2023 chováno celkem 328 jedinců tohoto druhu.

3.2.4.2 Ochranářský status a populační trendy hyeny čabrakové

Hyena čabraková byla na Červený seznam ohrožených druhů zařazena do kategorie Near Threatened (NT), tedy téměř ohrožená, a populační trend druhu byl zaznamenán jako stabilní s populací čítající přibližně 5 000 – 8 000 dospělých jedinců (Wiesel 2015).

Dle databáze Species360 ZIMS (2023) bylo v zoologických zahradách po celém světě ke dni 21. 9. 2023 chováno celkem 22 jedinců tohoto druhu.

3.2.4.3 Ochranářský status a populační trendy hyeny žíhané

Hyena žíhaná byla na Červený seznam ohrožených druhů zařazena do kategorie Near Threatened (NT), tedy téměř ohrožená, a populační trend druhu byl zaznamenán jako klesající. V mnoha oblastech byla vyhubena a jiné populace ohrožuje klesající dostupnost potravy. Oba tyto faktory přispívají ke klesajícímu počtu populací v celém areálu výskytu (AbiSaid & Dloniak 2015).

Mills a Hofer (1998) odhadovali populaci hyeny žíhané na 5 000 – 14 000 jedinců a novější celosvětové odhady neexistují. Hodnocení současného stavu populace je obtížné

z důvodu nočního a značně solitérního způsobu života jedinců, kteří se často pohybují v člověku nepřístupném terénu. AbiSaid a Dloniak (2015) poukazují také na fakt, že odhady komplikuje překryv výskytu s hyenou skvrnitou a hyenkou hřivnatou *Proteles cristata* Sparrman, 1783, přičemž málokdo rozdíl mezi těmito třemi druhy uznává či rozeznává. Hadad et al. (2023) ve své práci shromáždili data o populaci hyeny žíhané v Izraeli za posledních 47 let s cílem objasnit časové a geografické trendy tohoto druhu. V tomto období z dostupných údajů zjistili 68% nárůst populace. Tento druh zaznamenal za posledních pět dekád extrémní populační výkyvy a aktuální odhady velikosti populace v Izraeli jsou výrazně vyšší než všechny předchozí.

Dle databáze Species360 ZIMS (2023) bylo v zoologických zahradách po celém světě ke dni 21. 9. 2023 chováno celkem 217 jedinců tohoto druhu.

3.2.5 Potravní ekologie

Všechny tři druhy pravých hyen jsou schopny sežrat a strávit všechny části kořisti kromě srsti, kopyt a rohoviny. Kosti dokonce tráví tak dokonale, že jsou vylučovány pouze anorganické složky a výkaly hyeny skvrnité mají obvykle po zaschnutí jasně bílou barvu, která je způsobena rozdrceným kostním matrixem (Kruuk 1972; Mills 1990; Wilson & Mittermeier 2009; Smith & Holekamp 2019).

Jejich imunitní systém se velmi dobře vyrovnává s bakteriemi a nemocemi, a všechny tři druhy se proto mohou živit i staršími mršinami. Hyena skvrnitá je jako jediná velmi zdatný predátor a většinu její potravy tvoří středně velká a velká kořist, kterou si sama uloví. Ačkoliv mohou zástupci všech tří druhů trávit značnou část dne s dalšími jedinci svého druhu, jediná hyena skvrnitá se vydává za potravou jak sama, tak v menších skupinách, zatímco hyena čabraková a hyena žíhaná si shání potravu téměř výhradně solitérně (Kruuk 1972; Mills 1990; Holekamp et al. 1997; Flies et al. 2016; Smith & Holekamp 2019).

Skinner a Ilani (1979) popisují typický postup při krmení hyen. Tělo kořisti otevírají u řitního otvoru a preferují hlavně maso hýždí. Poté postupují k boku, prokousnou hrudní koš, vytáhnou a pozřou střeva zvířete a posléze konzumují zbytek kořisti. Takto postupují všechny tři druhy pravých hyen s jediným rozdílem, že hyena skvrnitá začíná v oblasti břicha a beder (Kruuk 1976).

3.2.5.1 Potravní ekologie hyeny skvrnité

Přestože jsou hyeny často považovány za mrchožrouty, studie již delší dobu dokazují, že to není pravidlem, naopak u hyeny skvrnité se jedná spíše o výjimku. Ačkoliv se složení potravy u hyen skvrnitých může lišit v závislosti na mnoha faktorech, jakými jsou například denní doba, region výskytu, velikost a věková skladba klanu, faktem zůstává, že většinu kořisti si uloví samy. U některých klanů hyeny skvrnité může tvořit ulovená kořist pouze okolo 50 %, zatímco u jiných přes 95 %, ale Bothma a Walker (2013) uvádějí, že v průměru až 80 % veškeré potravy si klany zajistí vlastním lovem, a Holekamp a Dloniak (2010) udávají údaj 60–90 % pro potravu zajištěnou vlastním lovem.

Denní doba hraje výraznou roli v potravní strategii i ekologii hyen skvrnitých. Během dne loví jedinci v párech či trojčlenných skupinách, zatímco v noci se vydává na lov až třicetičlenná skupina hyen, což vysvětluje výrazný rozdíl mezi skladbou kořisti ulovené za dne a v noci. Menší skupiny lovící za dne jsou úspěšnější v lovu menší kořisti, jakou je například gazela Thomsonova *Eudorcas thomsonii* (Günther, 1884) či juvenilní pakůň *Connochaetes taurinus* Burchell, 1823, zatímco větší skupiny jsou v noci úspěšné i v lovu dospělých jedinců pakoní a zeber *Equus quagga* Boddaert, 1785, jež tvoří převážnou část ulovené kořisti. Zcela solitérní lov bývá zaměřen na drobnou kořist, jejíž pronásledování je ale úspěšné pouze zhruba v jedné pětině případů. Hyena skvrnitá je navíc při výběru kořisti velmi versatilní a využívá mnoha různých technik lovu (Kruuk 1966; Kruuk 1972; Mills 1990; Holekamp et al. 1997).

Dostupnost kořisti na území klanu ovlivňuje socialitu hyeny skvrnité v průběhu roku. Jedinci se nejvíce sdružují v měsících, kdy je oblast bohatá na kořist, a vytváří početnější lovecké skupiny. Ačkoliv uloví ve skupině až o 20 % více kořisti než samostatně, následný hluk vznikající při sporech o mršinu přiláká značné množství konkurentů. Obzvlášť pro submisivnější jedince je proto výhodnější samostatné shánění potravy, při kterém jí mohou zkonzumovat větší množství (Holekamp et al. 1997; Smith et al. 2008; Holekamp et al. 2012; Smith & Holekamp 2019).

3.2.5.2 Potravní ekologie hyeny čabrakové

Hyena čabraková je všežravec s převažující tendencí k mrchožravosti, přičemž potravu si jedinci vyhledávají většinou solitérně, ale shromažďují se u mršin velkých savců. Při shánění potravy mohou za jedinou noc urazit v průměru 10–20 km v období dešťů, kdy je potrava lépe dostupná, a 20–30 km v obdobích sucha. Pokud ovšem narazí na dostatečně velkou mršinu či jiný zdroj potravy, mohou na jednom místě zůstat i několik dní, přičemž za noc urazí méně než 5 km mezi doupětem, potravou a napajedlem (Skinner 1976; Mills & Mills 1978; Owens & Owens 1978). Konkrétní složení potravy se liší na základě dostupných zdrojů v oblasti výskytu daného jedince, ale obecně je velmi různorodá a skládá se z větších i menších savců, ptáků, plazů, hmyzu i rostlinné složky (Maude 2005). Velká část živin je získávána z čerstvě zabité kořisti jiných šelem a ze starších nalezených zbytků, jako jsou kosti, rohy a vejce, které mohou být pro jiné druhy nepoživatelné či nestravitelné. Menší část pak tvoří různí drobní savci, plazi, ptáci a hmyz, které si hyena dokáže ulovit sama, a již zmíněná rostlinná složka, která je důležitým zdrojem vody v suchých měsících roku; může se jednat například o několik druhů melounu u jedinců pozorovaných v Centrální přírodní rezervaci Kalahari. V období dešťů, kdy je voda k dispozici, navštěvují hyeny při shánění potravy napajedla jednou až třikrát za noc (Owens & Owens 1978).

Hyena čabraková je v lovu málokdy úspěšná a při výzkumu v jižní Kalahari Mills a Hofer (1998) pozorovali téměř 130 pokusů o lov, z nichž bylo úspěšných pouze 6 a jednalo se nejčastěji o malé savce. Při lovu, který je velmi nespecializovaný a oportunistický, vykazuje hyena různé lovecké návyky v reakci na podmínky a omezení daného prostředí (Mills 1990; Maude 2005). Kuhn et al. (2008) ve své práci poukazují na variabilitu chování druhu, které je silně ovlivněno dostupností kořisti. Na pobřeží pouště Namib si jedinci shání potravu

v lachtaních koloniích, kde loví mláďata lachtana jihoafrického *Arctocephalus pusillus pusillus* (Schreber, 1775) či požírají mršiny nalezených uhynulých mláďat. Jedinci, kteří zde aktivně loví, si svou kořist ve většině případů odnáší, jak je vidět na Obrázku č. 5, zatímco mrtvá mláďata jsou sežrána na místě (Wiesel 2006). Hojnost velmi mladých lachtaních mláďat v období od prosince do ledna ovšem u hyen zvyšuje úspěšnost lovu a tato složka tvoří až 90 % ostatků nalezených v norách místních klanů hyen (Kuhn et al. 2008). Dostupná kořist ale neovlivňuje pouze strategii shánění potravy, nýbrž i denní dobu, ve které se hyeny za potravou vydávají. Teploty vzduchu na namibijském pobřeží dosahují nižších hodnot, což umožňuje lov i ve dne, nikoliv pouze v noci. Dalším faktorem zvyšujícím šance na úspěšné shánění potravy je potom přítomnost menšího počtu dospělých lachtanů v denních hodinách (Wiesel 2006; Kuhn et al. 2008).

Obrázek č. 5: Hyena čabraková s uloveným mládětem lachtana jihoafrického v lachtaní kolonii na pobřeží pouště Namib v Namibii.
(Zdroj: https://africageographic.com/stories/the-brown-hyena-2/#agtravel-3)

Schovávání potravy je zcela běžnou taktikou hyeny čabrakové. V 70 % pozorovaných krmení si hyena odnesla nějakou část mršiny, nejčastěji nohu, kterou posléze ukryla v křovinách zhruba 100–600 m od zdechliny. K takto uschované potravě se pak vracela následující noc. Části mohou být takto odneseny a rozmístěny až do vzdálenosti 2 km a v některých případech jsou odneseny do doupěte. Taktika vytváření potravních skrýší je velmi účinná z hlediska využívání zdroje v čase, neboť jednotlivá úložiště mohou být navštěvována mnoho nocí po zkonzumování původní mršiny. Jedná se také o velmi účinnou formu konkurence, protože hyena, která nalezne velký zdroj potravy jako první, je také schopna odnést si a uschovat jeho největší podíl. Některá pozorování zaznamenala až tři takto odnesené a uschované kusy mršiny ještě předtím, než dorazili další jedinci. Potravu uloženou ve skrýši může příležitostně najít jedinec, který ji zde neuschoval, ale takové případy jsou

kompenzovány tím, že hyena, která o svou uschovanou kořist přijde, zcela jistě také nalezne jinou (Kruuk 1976; Owens & Owens 1978).

Veškeré shánění potravy probíhá ve dvou obdobích aktivity v průběhu noci. První období zhruba od 19.30 do 24.00 hodin je odděleno odpočinkem od druhého období, které nastává přibližně od 2.30 do 6.00 hodin. Konkrétní časové rozmezí záleží na ročním období, přesněji na teplotě vzduchu. V oblastech výskytu hyeny čabrakové mohou denní teploty dosáhnout až 40 °C a někdy i více. Značná citlivost na teplo je významným faktorem ovlivňujícím potravní ekologii hyeny čabrakové, která vždy opouští mršinu před východem slunce, a to i v případě, že je čerstvá a hyena se ještě téměř nenažrala. Při vyšších teplotách je vyhledávání potravy zkráceno až o 4 hodiny ve snaze se těmto podmínkám vyhnout. Naopak chladné dny, které mohou nastat například v době dešťů, umožňují hyenám započít se sháněním potravy dříve, již v 17.00 hodin, a prodloužit je někdy až do 11.00 hodin, dlouho po východu slunce (Owens & Owens 1978).

3.2.5.3 Potravní ekologie hyeny žíhané

Hyena žíhaná je, podobně jako hyena čabraková, všežravec se silnými tendencemi k mrchožravosti. Potrava se skládá z ovoce, zeleniny a jiného rostlinného materiálu, bezobratlých živočichů, ptáků, obojživelníků, plazů, menších i větších savců včetně hospodářských zvířat, ale také odpadků, a dokonce i lidských ostatků (Horwitz & Smith 1988; Leakey et al. 1999; Wagner 2006; Mondal et al. 2012; Alam & Khan 2015; Bhandari et al. 2020; Califf et al. 2020; Panda et al. 2023).

Vysoká míra plasticity chování tohoto druhu se vztahuje i na potravní chování a hyena žíhaná je z pravých hyen nejvíce oportunistickým druhem v rámci potravní ekologie. Nejedná se o příliš zdatného lovce a pozorované úspěšné lovy se týkaly drobných živočichů a v mnoha případech byla kořist znevýhodněna. Skinner a Ilani (1979) ve své práci uvádějí, že predace hyeny žíhané záleží mimo jiné na reakci potenciální kořisti. Pokud zvíře projevuje výhružné chování, hyena od lovu upustí. Její dieta se proto skládá převážně z dostupné nalezené potravy. Z tohoto důvodu je potravní ekologie jedince silně ovlivněna jeho konkrétním výskytem. Protože zasahuje geografické rozšíření hyeny žíhané také na asijský kontinent, může se skladba diety různých populací od sebe výrazně lišit, podle živočichů žijících v dané oblasti (Alam & Khan 2015; Bhandari et al. 2020).

V oblastech s vysokým výskytem hospodářského dobytka tvoří tato zvířata největší část potravy hyeny žíhané. Dosud ale nebyl pozorován žádný jedinec při jejich lovu, ačkoliv například Panda et al. (2023) ve své studii uvádí, že ve studované oblasti bylo hospodářským zvířatům umožněno volně se pást v blízkosti výskytu hyen. Přesto nebylo pozorováno jejich napadení hyenou žíhanou, zatímco je známo, že tygři *Panthera tigris* (Linnaeus, 1758) zde tato zvířata loví. Dále ve své práci uvádějí, že v oblasti zemřelo každý měsíc 40–50 kusů dobytka, které místní obyvatelé nepohřbívali ani nekonzumovali. Místo toho byly mršiny přemístěny do oblasti přístupné zvěři, včetně hyen, a Panda et al. (2023) se proto domnívají, že domácí druhy v potravě hyen pocházely buď z přirozené smrti zvířat nebo se jednalo o nalezené mršiny zanechané jinými predátory na území výskytu hyen. Hyena žíhaná totiž velmi často využívá nalezených mršin sympatrických druhů velkých masožravců. U takového

zdroje se pak často sejde více jedinců z různých skupin obývajících danou oblast (Macdonald 1978; Skinner & Ilani 1979; Wagner 2006; Bhandari et al. 2020).

3.2.6 Sociální systém a chování

Jednotlivé druhy pravých hyen se liší nejen velikostí skupin, které vytváří, ale také příbuzenskými vztahy i hierarchií, které se v jejich rámci vyskytují. Holandský zoolog H. Kruuk (1966) jako první použil termín klan pro společenskou formaci, ve které žije hyena skvrnitá. Tento termín nejlépe vystihuje vysokou příbuznost jedinců v rámci společenství. Hyena čabraková vytváří značně menší a velmi variabilní skupiny, které ovšem tvoří převážně příbuzní jedinci (Mills 1982). Termín klan je zde proto stejně vhodný, jako u výše uvedené hyeny skvrnité. Hyena žíhaná je z hlediska sociálního systému výrazně variabilnější, a ačkoliv největší pozorované skupiny čítají méně než deset jedinců, i u tohoto druhu je u většiny vytvářených skupin možné hovořit o klanu (Califf et al. 2020; Tichon et al. 2020).

3.2.6.1 Sociální systém a chování hyeny skvrnité

Hyena skvrnitá se v rámci sociálních systémů vyznačuje hlavně tím, že jsou samice dominantní nad samci. Tato dominance je unikátní nejen v rámci sociálních masožravců, ale savců obecně. Dominance je spojena s celkovou virilizací samic (rozvoj druhotných mužských pohlavních znaků). Maskulinizace genitálií, izomorfismus tělesné velikosti a vysoké hodnoty androgenů kolujících v krvi byly dokázány jak u dospělců, tak u embryí. Dominance samic se vyvinula postupně, zřejmě z důvodů zvýšení šancí na přežití mláďat. Jelikož je kořist lovena často ve velkých vzdálenostech a členové klanu nenosí potravu zpět do doupat, jako je tomu například u jiných druhů pravých hyen, je potřeba, aby samice získala co nejvíce živin, díky nimž může svým mláďatům poskytnout dostatek mléka. Dominantní samice se díky svému postavení jako první dostávají ke kořisti, a zajistí tak vyšší šance na přežití mláďat. V případě, že se kořist nachází poblíž doupěte, mohou se mláďata díky dominanci samic v klidu krmit pod ochranou matky, což snižuje riziko vyhladovění mláďat na minimum (Laurence 1986).

Zatímco u jiných sociálních masožravců se při nedostatku potravy mláďata nenažerou a mohou zemřít, u hyen byly jediné případy uhynutí mláďat z důvodu vyhladovění zaznamenány pouze v případě, kdy byla matka nucena putovat dlouhé vzdálenosti pro zajištění potravy a zanechala tak doupě i mláďata nechráněné a bez potravy. Mláďata jsou jinak vždy připuštěna ke kořisti, a i starší juvenilní jedinci jsou schopni vyloučit samce a samice nižšího postavení a získat tak pro sebe dostatek potravy. To vše tedy naznačuje, že prominentní funkcí samičí dominance u hyen skvrnitých je zajištění adekvátní výživy jak pro kojící samice, tak pro samotná mláďata (Bygott et al. 1979; Laurence 1986).

Dřívější tvrzení, že samice jsou také větší než samci, nejsou zcela správná. Samice hyeny skvrnité váží sice přibližně o 12 % více než samci, a to jak ve volné přírodě, tak v lidské péči, kde mají obě pohlaví rovný přístup k potravě (Kruuk 1972; Glickman et al. 1992b). Whateley (1980) a Hamilton et al. (1986) ovšem prokázali, že ačkoli jsou samice těžší, lineární rozměry se mezi pohlavími výrazně neliší. Významnější rozdíly u měřené

populace hyen v Keni se týkaly pouze hmotnosti a obvodu těla (viz Tabulka č. 1), což je také důvod, proč mohou samice působit mohutněji než samci.

Tabulka č. 1: Pohlavní dimorfismus dle tělesných rozměrů dospělých hyen skvrnitých v Masai Mara, Keňa

měřená hodnota	samci		samice	
	průměrná hodnota	počet jedinců	průměrná hodnota	počet jedinců
hmotnost (kg)	**48,7**	25	**55,6**	18
obvod těla (cm)	**84,5**	16	**88,8**	17
celková délka (cm)	147,7	24	151,5	23
délka ocasu (cm)	23,2	24	23,1	22
pánevní končetina (cm)	23,8	24	23,6	23
délka uší (mm)	112,7	19	112,6	22
obvod krku (cm)	52,1	20	53,3	21
kohoutková výška (cm)	77,5	19	76,7	21

(Významnější rozdíly jsou v tabulce ztučněny. Upraveno podle Hamilton et al. 1986)

Hyena skvrnitá žije v nejpočetnějších skupinách ze všech pravých hyen. V různých regionech se vytváří odlišná uskupení z hlediska velikosti, ale počet členů klanu dosahuje od tří až po sto třicet jedinců, přičemž průměrná velikost afrických klanů se pohybuje okolo 30 hyen (Kruuk 1972; Frank 1986a; Holekamp & Dloniak 2010; Bothma & Walker 2013; Holekamp et al. 2015; Smith & Holekamp 2019). Dostupnost vody, a hlavně potravy má na velikost klanu výrazný vliv. Klany žijící na pláních východní Afriky bohatých na kořist jsou obvykle výrazně větší než například klany pouštních oblastí jižní Afriky, kde je kořisti méně. V národním parku Serengeti a kráteru Ngorongoro žijí největší klany čítající přes sto jedinců, ale jsou zde i malé klany o deseti hyenách. Hyení klany v Serengeti mají ve zvyku putovat s migrujícími stády místních kopytníků, což jim poskytuje velký a stabilní zdroj potravy a následně i větší, a hlavně stabilnější strukturu společenství oproti klanům kráteru Ngorongoro, které jsou závislé pouze na rezidentní kořisti. V oblasti Savuti národního parku Chobe v Botswaně žijí padesáti až šedesáti členné klany, z nichž necelou polovinu tvoří dospělé samice. Tyto klany se ovšem při shánění potravy rozdělují do menších, nejčastěji čtyřčlenných skupin. Podobnou strategii shánění potravy využívají i klany národního parku Etosha v Namibii, ačkoliv mají nanejvýš 25 členů. Nejmenší klany vytváří hyeny skvrnité žijící v jižních oblastech pouště Kalahari, kde mají kvůli omezené dostupnosti potravy i vody pouze 3–15 členů a nejvíce 5 dospělých jedinců (Kruuk 1972; Holekamp & Dloniak 2010; Bothma & Walker 2013; Smith & Holekamp 2019).

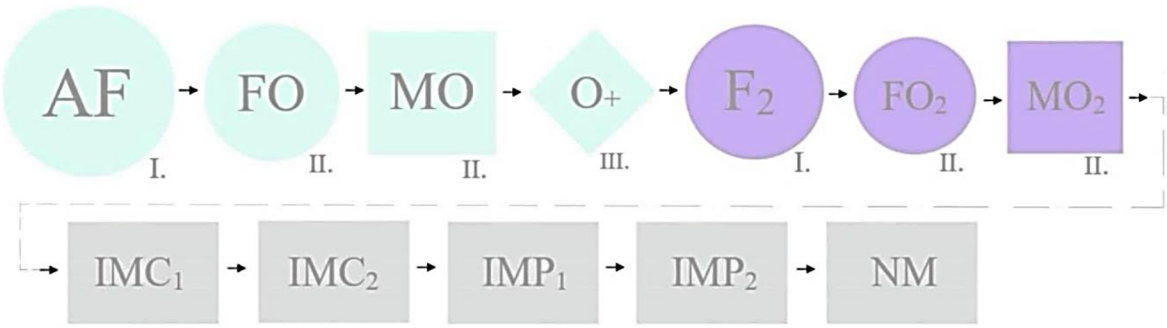
Kromě velikosti vynikají klany hyeny skvrnité nejen mezi pravými hyenami, ale mezi šelmami obecně také svou unikátní sociální strukturou a komplexitou. Sociální struktura, a především pevně strukturovaná hierarchie uvnitř klanů hyeny skvrnité se podobá spíše společenstvím primátů z čeledi kočkodanovitých Cercopithecidae Gray, 1821, jako jsou

paviáni *Papio* spp. Erxleben, 1777 a makakové *Macaca* spp. Lacépède, 1799 než společenstvím ostatních sociálních masožravců (Tilson & Hamilton 1984; Frank 1986b; Henschel & Skinner 1987; Drea & Frank 2003; Watts & Holekamp 2007; Smith et al. 2011; Holekamp et al. 2012; Holekamp et al. 2015). Jedná se o matriarchální společnost, ve které se pozice dědí z matky na potomka, a to především u vysoce postavených samic. Pozice jedince v klanu není tudíž závislá na věku, velikosti, tělesné kondici či agresivitě, jako tomu mnohdy je u společensky žijících savců. Podobně jako u tlup kočkodanovitých, klany hyeny skvrnité mohou sestávat z několika matrilinií, tedy skupin, jejichž základem jsou samice a jejich bratři, ale potomci těchto samců již nejsou součástí, neboť patří do matrilinie své matky. Vzhledem k délce života a průměrnému věku při první reprodukci hyeny skvrnité se ve větším klanu může vyskytovat až pět různých generací zároveň, a tedy i několik matrilineárních skupin s jedinci z překrývajících se generací. Menší klan může být tvořen jedinou matrilinií a jediným rozmnožujícím se samcem (Holekamp et al. 1996; Boydston et al. 2001; Dea & Frank 2003; Holekamp et al. 2007; Holekamp et al. 2012; Bothma & Walker 2013; Ilany et al. 2021).

Sociální struktura klanů sestává z několika rolí, které zde jedinci zaujímají. Jádro klanu tvoří dospělé samice matrilinie alfa samice, která je s ostatními dominantními samicemi ve vztahu matka – dcera či se jedná o sestry, většinou dvojčata z jediného vrhu, a v případě větších klanů jsou v centru klanu také samice dalších přítomných matrilinií (Bothma & Walker 2013; Ilany et al. 2021). Dále jsou zde mláďata do dvou let věku a samci, kteří se nachází ve čtyřech sociálních třídách: natální samci, přistěhovalí samci stálí, přistěhovalí samci čerství a samci kočovní. Natální neboli rezidentní samci jsou v klanu od narození, jsou tudíž příbuzní s některými klanovými samicemi a mají vrozené postavení v hierarchii klanu. Natální samci mohou v klanu zůstat celý život nebo se později pokusit emigrovat do sousedních klanů či se stát kočovnými samci. Tvoří přibližně 20 % dospělých samců, ale vzhledem k příbuznosti zplodí pouze zlomek mláďat. Zbylé tři skupiny tvoří nepůvodní samci, kteří jsou většinou nepříbuzní či pouze velmi vzdáleně příbuzní, a zplodí proto většinu mláďat. Přistěhovalí samci stálí neboli centrální imigrovali z jiného klanu a postupným budováním vztahů s klanovými samicemi se stali stálými členy. Většinou jsou nepříbuzní či velmi vzdáleně příbuzní. Přistěhovalí samci čerství neboli okrajoví si teprve budují vztahy s dominantními samicemi, a zatímco se snaží stát stálými členy skupiny, nachází se na okraji klanu. Kočovní samci jsou většinou zcela nepříbuzní samci, kteří žijí s klanem pouze krátkou dobu, nezbytně nutnou ke spáření, a poté opět odchází. Kočovní samci se po určité době také připojí k nějakému klanu trvale. V jediném klanu se tedy nachází mnoho nepříbuzných jedinců i blízkých příbuzných zároveň a vzhledem k povaze sociálního systému klanů převyšují samice většinou svým počtem samce (Henschel & Skinner 1987; Engh et al. 2002; Van Horn et al. 2004; Smith et al. 2010; Bothma & Walker 2013; Ilany et al. 2021).

Nejvyšší postavení v klanu má alfa samice, která je dominantní nad všemi ostatními jedinci klanu. Taktéž matrilinie této samice je dominantní nad ostatními matriliniemi. Samice jsou na hierarchickém žebříčku nad všemi přistěhovalými samci a natální samci získávají své místo stejně jako samice podle hierarchického postavení matky. Samice jsou vždy dominantní nad svými samčími sourozenci. Hierarchie přistěhovalých samců se řídí časem a samci vytváří pomyslnou frontu podle pořadí příchodu. Samec, který se ke klanu přidá dřív, zaujímá vyšší hierarchickou příčku. Jejich sociální postavení se pak mění pouze příchodem, odchodem

či úmrtím jiného samce. Kočovní samci se vždy nachází na nejnižších pozicích (Holekamp & Smale 1991; East & Hofer 2001; Engh et al. 2002; Van Horn et al. 2004; Smith & Holekamp 2019). Zjednodušené schéma hierarchického žebříčku klanu hyeny skvrnité je znázorněno na Obrázku č. 6.



Obrázek č.6: Zjednodušené schéma hierarchického žebříčku klanu hyeny skvrnité. (Schéma sestavila autorka dle dostupných poznatků)

AF – (alfa female) samice s nejvyšším postavením, FO – (female offspring) samičí potomek samice AF, MO – (male offspring) samčí potomek samice AF, O+ – (offspring) potomek FO/MO, F2 – (female 2) samice matrilinie s nižším postavením na hierarchickém žebříčku, než je matrlinie samice AF, FO2 – (female offspring 2) samičí potomek samice F2, MO2 – (male offspring 2) samčí potomek samice F2, IMC1 – (immigrant male central 1) centrální přistěhovalý samec, IMC2 – (immigrant male central 2) centrální přistěhovalý samec, který se ke klanu připojil později než IMC1, IMP1 – (immigrant male peripheral 1) – okrajový samec 1, IMP2 – (immigrant male peripheral 2) okrajový samec, který přišel až po samci IMP1, NM – (nomadic male) kočovný samec.
Modrá a fialová barva značí odlišné matrilinie. Římské číslice označují generaci. Šedá barva značí hierarchii nepůvodních samců.

Postavení jedince v hierarchii klanu ovlivňuje jeho přístup k potravě a přímo souvisí s celkovým reprodukčním úspěchem u obou pohlaví. Výše postavení jedinci mají prioritní přístup k potravě a tato skutečnost hraje roli obzvlášť v období nedostatku kořisti. Samice na vyšších stupních hierarchického žebříčku jsou nedostatkem kořisti ovlivněny méně, což jim zajišťuje vyšší reprodukční úspěch a vyšší míru přežití. Mláďata vysoce postavených samic také doprovází matku ke kořisti v mladším věku než mláďata méně významných samic, což jim dává výhodu oproti ostatním mláďatům klanu. Samcům poskytuje vyšší postavení větší šance spářit se s vysoce postavenými samicemi a v důsledku toho i vyšší fitness (Van Lawick & Van Lawick Goodall 1971; Kruuk 1972; Tilson & Hamilton 1984; Frank 1986b; Holekamp & Smale 1990; Holekamp et al. 1996; Van Horn et al. 2004; Smith et al. 2010).

Společenství, ve kterých žije hyena skvrnitá, fungují na základě fission-fusion modelu chování. Fission-fusion (FF) společenství jsou velmi pružná uskupení, v nichž se jednotliví členové skupiny často vyskytují v malých podskupinách, přičemž velikost a složení podskupin se může často měnit. Zatímco v FF společenstvích některých primátů existují

stabilní podskupiny, které se oddělují a opět setkávají, FF společenství společenských masožravců jsou většinou individuální. Jednotliví členové skupiny se běžně vyskytují sami a nezávisle se rozhodují o připojení či odpojení od ostatních členů, čímž vytvářejí menší či větší skupiny. Jednotliví členové celého klanu se tedy velmi fluidně oddělují a opět setkávají v různých formacích. Podskupiny nejsou stabilní a jejich členové se často obměňují, u hyeny skvrnité někdy i každou hodinu. Větší klany vytváří skupiny průměrně čtyř jedinců a třetinu času tráví jedinci sami. Jedinci na nižších pozicích hierarchie tráví podstatně více času o samotě než výše postavení jedinci. Všichni členové klanu se navzájem znají, vychovávají svá mláďata ve společném doupěti a hájí společné území, ale zřídka se vyskytují současně všichni na jednom místě a u větších klanů k takovým setkáním nedochází téměř nikdy (Gittleman 1989; Rodseth et al. 1991; Holekamp et al. 2000; Smith et al. 2008; Holekamp et al. 2015). FF společenství přináší výhodu ve formě snížení konfliktů z důvodu střetu zájmů (Smith et al. 2011).

Dospělé samice preferují společnost členů vlastní matrilinie a mezi nepříbuznými jedinci si vybírají ty s vyšší hierarchickou pozicí, jelikož se tak vůči nim postupně zvyšuje sociální a potravní tolerance dominantních jedinců, se kterými tráví čas. Skupiny se také často vytváří z jedinců, kteří jsou pro sebe vhodnými sexuálními partnery. Přistěhovalí samci se připojují ke skupinám, ve kterých se nalézají potenciální partnerky, a preferují samice s vyšším postavením (Szykman et al. 2001; Smith et al. 2007; Holekamp et al. 2012; Smith & Holekamp 2019).

Střety v rámci klanu jsou velmi výjimečné kvůli systému sociální hierarchie. Jedinci agresivitou či vítězstvím nad jiným jedincem nezískají vyšší postavení, a proto se do fyzických střetů nepouští. Ve vzácných případech se může stát, že skupina hyen s nižším postavením svrhne jedince s vyšším postavením, a dojde tak ke změnám hierarchie klanu. Střety s ostatními klany jsou nejčastěji pozorovány v oblastech s vysokou hustotou kořisti, kde je vyšší možnost vniknutí ostatních klanů do chráněného teritoria s cennými zdroji potravy či v boji o konkrétní mršinu. V oblastech, kde se teritoria klanů překrývají a hyeny sousedních klanů často zasahují do svých teritorií, jsou střety ojedinělé, neboť ztráty způsobené tak častými souboji by byly příliš velké a nevýhodné. Členové klanu ignorují vetřelce, kteří jejich územím pouze prochází, ale útočí na jedince, kteří na jejich území loví či požírají nalezené mršiny (Kruuk 1972; Frank 1986a; Tilson & Henschel 1986; Henschel & Skinner 1991; Hofer & East 1993; Boydston et al. 2001; Smith & Holekamp 2019). Samice jsou nejvíce agresivní vůči samicím, o něco méně vůči samcům z jiného klanu a agresivitu vyjadřují v některých situacích i vůči samcům z vlastního klanu. Mezi sebou udržují dospělé samice přátelské vztahy, obzvláště potom v rámci vlastní matrilinie, a vůči mláďatům nevyjadřují téměř žádnou agresivitu (Bothma & Walker 2013; Ilany et al. 2021).

Samice jsou zpravidla filopatrické a zůstávají v rodném klanu celý život. K emigraci samic dochází pouze v případě, že založí nový klan na volném území či ve výjimečných případech adoptují kočovný styl života. Většina samců dobrovolně opouští rodný klan několik měsíců po dovršení puberty. Zatímco v rodném klanu jsou samci dominantní nad samicemi s nižším postavením, mimo klan se chovají submisivně vůči všem novým jedincům. Po připojení k novému klanu nedochází k fyzickým střetům, jako je tomu například u většiny primátů, jelikož samci hyeny skvrnité vytváří pomyslnou hierarchickou frontu dle pořadí příchodu. Zhruba 40 % přistěhovalých samců opět emigruje, ale dosud není znám přínos

sekundární emigrace (Smale et al. 1993; East & Hofer 2001; Engh et al. 2002; East et al. 2003; Höner et al. 2007; Smith & Holekamp 2019).

Hyena skvrnitá má složitý komunikační systém odpovídající složitosti sociálního systému klanu. Ke komunikaci využívají jedinci řeč těla i hlasové projevy a pachové stopy. Vokalizaci jedince ovlivňuje více faktorů, jsou jimi pohlaví, hierarchické postavení, věk a důvod samotné vokalizace. Dominantní postavení se vyjadřuje voláním, jehož frekvence a délka signalizuje postavení. Samci s vyšším postavením vokalizují častěji a déle než samci s nižším postavením. Zatímco samci se projevují hlavně při páření, samice využívají vokalizaci převážně při střetech, ke svolání jedinců klanu či mláďat a k zastrašení samců ohrožujících doupě mláďat. Mláďata vokalizací informují o své poloze a vyžadují tak pozornost dospělých jedinců. Typickým hlasovým projevem hyeny skvrnité připomínajícím smích vyjadřuje submisivní jedinec dominantnímu svou podřazenost (East & Hofer 1991; Mills & Hofer 1998; Bothma & Walker 2013).

Řečí těla vyjadřují jedinci výzvu ke hře i vzájemnou agresi, sexuální receptivitu nebo také ritualizovaný pozdrav. Obzvlášť pozdravný rituál je u jedinců hyeny skvrnité velmi složitý akt, při kterém se jedinci navzájem očichávají, zvedají nohy a umožňují si tak přístup ke genitáliím, které si vzájemně olizují. V tomto pozdravu hraje roli také erektilita penisu, u samice pseudo-penisu, přičemž dominantní jedinec se chová odlišně od podřízeného (Mills & Hofer 1998; Bothma & Walker 2013).

Pachové stopy vytváří hyeny pomocí análních váčků, které vylučují pastovitý sekret bílé barvy a silného zápachu. Tento sekret zanechávají na stéblech trávy na území klanu a předávají tak například při shánění potravy ostatním členům informaci, že daná oblast byla již prohledána. Juvenilní jedinci značkují pouze v okolí doupěte (Kruuk 1972; Gorman & Mills 1984; Mills & Gorman 1987; Bothma & Walker 2013).

Hyena skvrnitá ve svém chování vykazuje mimořádnou plasticitu v řadě rysů, čímž se odlišuje od většiny velkých šelem. Plasticita chování se týká především rozmnožování, aktivity a potravy. Zástupci druhu se mohou rozmnožovat v jakémkoliv ročním období, aktivují ve dne i v noci, jsou schopni se živit potravou od hmyzu až po slony a podle kořisti mění svou strategii lovu i velikost skupiny, ve které potravu shání (Kruuk 1972; Holekamp & Dloniak 2010; Smith & Holekamp 2019). Hyena skvrnitá velice flexibilně přizpůsobuje své chování aktuálním podmínkám prostředí, a populace žijící v různých oblastech mohou proto vykazovat odlišné vzorce chování. Chování klanů žijících v národním parku Masai Mara se v mnoha ohledech liší od chování klanů žijících na pláních národního parku Serengeti, ačkoliv jsou od sebe vzdálené méně než 100 km (Holekamp & Dloniak 2010). Lidská přítomnost může být dalším faktorem ovlivňujícím chování hyen. V oblastech využívaných pastevci mění hyeny vzorce aktivity i pohybu, aby se vyhnuly potenciálně smrtelným střetům s lidmi. Tráví také výrazně více času ostražitostí a zkoumáním okolí než hyeny v nerušených oblastech (Kolowski et al. 2007).

3.2.6.2 Sociální systém a chování hyeny čabrakové

Převážná většina tohoto druhu žije v malých sociálních uskupeních, jež obývají rozsáhlá teritoria, a ačkoliv majorita členů klanu je pokrevně příbuzných, z důvodu migrací mezi klany

nemusí být vždy členové nutně příbuzensky spřízněni. Klany hyeny čabrakové se v jednotlivých populacích liší nejen velikostí, ale také sociální strukturou uvnitř klanu. Všichni členové klanu si mohou být rovni nebo mohou fungovat v rámci jasně definované lineární hierarchie dominance podle pohlaví. U tohoto druhu je patrný pohlavní dimorfismus, samci jsou zpravidla o něco těžší a větší než samice (viz Tabulka č. 2) a v klanech s definovanou hierarchií jsou rovněž dominantní vůči samicím. Nehledě na sociální strukturu a velikost klanu však vždy spolupracují všichni jedinci při obraně území a podílí se na péči o mláďata (Owens & Owens 1979; Mills 1982; Mills 1990; Watts & Holekamp 2007).

Tabulka č. 2: Pohlavní dimorfismus dle tělesných rozměrů dospělých hyen čabrakových v Jihoafrické republice

měřená hodnota	samci		samice	
	průměrná hodnota	počet jedinců	průměrná hodnota	počet jedinců
hmotnost (kg)	47.1	8	42	4
celková délka (cm)	123	8	117	4
kohoutková výška (cm)	79	8	74	4

(Upraveno podle Skinner & Ilani 1979)

Nejmenší klany hyeny čabrakové může tvořit jen jediná samice se svými potomky různého věku. Větší klany pak většinou tvoří jeden dospělý samec, dospělé samice, dospělí natální a přistěhovalí samci, subadultní jedinci obou pohlaví a mláďata a klan může čítat okolo 15 jedinců. Velikost klanu výrazně ovlivňuje kvalita a množství potravy, která je na území dostupná (Owens & Owens 1979; Mills 1990; Mills & Hofer 1998; Bothma & Walker 2013).

Klany hájí rozsáhlá teritoria, přičemž velikost těchto oblastí se v různých populacích výrazně liší. Území, které klan využívá a hájí před vetřelci, může v jižní Kalahari dosahovat mezi 215 km^2 a 461 km^2, přičemž průměrná velikost teritoria zde činí 308 km^2. Výrazně menší území chrání klany v národním parku Makgadikgadi Pans v Botswaně (192 km^2) a v centrální Kalahari (170 km^2). Uprostřed tohoto rozsáhlého areálu mají hyeny společné doupě, které je obvykle centrem socializace a veškerého dění (Maude 2005; Owens & Owens 1978; Owens & Owens 1979).

Nejvyšší pozici v klanu s lineární hierarchií obsazuje dominantní samec, jemuž jsou podřízeni všichni ostatní členové klanu. Jedna dominantní samice má obvykle pozici na stejné úrovni jako dominantní samec. Přistěhovalí samci dominují vždy samcům natálním a všem samicím klanu. Sociální systém je v mnoha případech velmi vyspělý a vztahy mezi členy mohou být poměrně složité. Primární výhodou vysoké pozice je delší doba krmení. Samici zajišťuje pozice také možnost vychovávat svá mláďata ve společném doupěti, což ve společenství s vysoce rozvinutou nerodičovskou péčí, jako je klan hyeny čabrakové, znamená vyšší procento přeživších potomků. Samci zajišťuje vysoká pozice vyšší frekvenci pozorovaných kopulací oproti jiným nepůvodním samcům. Díky jasně definované hierarchii

je mezi členy jen velmi malá agrese a nevznikají téměř žádné spory, při kterých by docházelo mezi jedinci k vážnému fyzickému násilí. Soudržnost klanu je důsledkem značné vyvinutých komunikačních prostředků (Owens & Owens 1978; Owens & Owens 1996; Mills & Hofer 1998; Bothma & Walker 2013).

Klany jsou velmi pružná společenství, kde jedinci tráví značnou část času samotářským sháněním potravy, ale často se také setkávají a upevňují své sociální vazby nebo společně shání potravu. Míra sociality záleží do jisté míry na velikosti dostupné kořisti. Zatímco menší kořist a rostlinné složky potravy si shání většinou solitérně, u mršin velkých zvířat ulovených jinými predátory se shází mnohem početnější část klanu. V takových případech se téměř nikdy nekrmí všichni jedinci najednou, a někteří dokonce nežerou vůbec. Na jedné kořisti se současně krmí nanejvýš tři jedinci. Dominantní členové klanu stráví více času u mršiny žraním, zatímco jedinci s nižším postavením větší porci času jen leží v dostatečné vzdálenosti a pozorují ostatní hyeny nebo se socializují a komunikují s nově příchozími a odcházejícími členy. Na svém území si také vytváří stezky propojující několik zdrojů vody a potravy, které využívá celý klan (Kruuk 1976; Owens & Owens 1978).

Agresivní střety hrozí u napajedel, kde existuje vyšší šance setkání se členy jiného klanu. V rámci klanů i mimo ně jsou častější souboje zvířat stejného pohlaví, zatímco střety mezi samci a samicemi jsou ojedinělé. Útoky jsou zpravidla mířeny na oblast krku, kde je srst hustší a kůže výrazně silnější než na jiných částech těla. Při soubojích jedinci ježí srst na hřbetě, jak je vidět u jednoho z jedinců na Obrázku č. 7 (Mills & Hofer 1998; Bothma & Walker 2013).

Obrázek č. 7: Teritoriální souboj hyen čabrakových v přeshraničním parku Kgalagadi v poušti Kalahari.
(Zdroj: https://youtu.be/nvMmCzRV7so?si=dt76u_x5SaJ3dhSQ)

Natální samci se vzhledem k příbuznosti se samicemi v klanu nerozmnožují. Zatímco někteří samci přesto v klanu zůstávají, jiní klan po dovršení dospělosti opouští a snaží se připojit ke klanu jinému nebo se stávají kočovnými samci. Klany snáze přijímají nové členy z řad kočovných samců než samce sousedních klanů, ke kterým vyjadřují výrazně vyšší

agresivitu. Po připojení k novému klanu hraje samec významnou roli ve shánění potravy, v reprodukci i v péči o mláďata (Owens & Owens 1979; Watts & Holekamp 2007; Bothma & Walker 2013).

Hyena čabraková má poměrně vyvinutý komunikační systém, který podobně jako u hyeny skvrnité zahrnuje vokalizaci, řeč těla a různé pachové signály. Rozsah vokalizací není ovšem tak velký, zřejmě jako důsledek zpravidla solitérního způsobu shánění potravy. Vizuální komunikace hyeny čabrakové zahrnuje složité setkávací rituály, které mohou trvat až několik minut a zahrnují očichávání a také uklidňování, zvláště pokud se jedná o mláďata. Jedinci si také předávají jasné submisivní či agresivní zprávy naježením dlouhé srsti hřbetu. Další formou komunikace jsou pachové stopy, ke kterým hyenám slouží anální váček produkující silně zapáchající bílou pastu. Touto formou komunikují převážně informace mezi klany. Hyena čabraková, na rozdíl od hyeny skvrnité, produkuje také vodnatější černý sekret, který je u každého jedince specifický. Tento sekret slouží ke značení oblastí, které hyena již navštívila při hledání potravy. Touto značkou se řídí jedinec sám, ale slouží i ostatním jedincům k vyhnutí se neproduktivní činnosti. Členové jednoho klanu také využívají rozsáhlé sítě cest, které udržují pachovými značkami (Owens & Owens 1978; Mills et al. 1980; Mills & Hofer 1998; Bothma & Walker 2013).

3.2.6.3 Sociální systém a chování hyeny žíhané

Ačkoliv je hyena žíhaná často označována jako druh asociální či samotářský, Califf et al. (2020) ve své studii shromáždili data, která naznačují, že socialita tohoto druhu je ve skutečnosti mnohem složitější a variabilnější, než se předpokládalo. Pozorování provedená při výzkumu nasvědčují tomu, že zástupci druhu mohou měnit své vzorce chování a využívání prostoru v závislosti na změnách podmínek v dané oblasti. Do dnešního dne byly popsány monogamní páry a skupiny 5–6 jedinců v centrální Asii a sedmičlenné skupiny v Severní Africe. V Keni byly často pozorovány společně odpočívající páry a až čtyřčlenné skupiny, přičemž tyto skupiny byly utvářeny vzdáleně příbuznými či zcela nepříbuznými jedinci s výjimkou případů, kdy se společně pohybovali sourozenci stejného či opačného pohlaví. Tyto skupiny byly vždy oboupohlavní s jednou samicí a doplněné samci. Dále zde byly pozorovány subadultní sestry pravidelně vypomáhající matce s odchovem nových mláďat v doupěti. Mláďata v africké savaně byla často pozorována v doprovodu samce-otce a jednoho či více dospělých samců až do doby úplné nezávislosti. Při pozorování v Izraeli byly ve více než polovině případů pozorovány skupiny dvou a více jedinců, kteří se pohybovali a krmili společně. Data nasvědčují tomu, že kromě potravy může být důvodem k utváření skupin také společný zdroj vody, vysoká hustota populace či reprodukce. Tyto faktory ovšem stále nevysvětlují pozorovanou četnost společného výskytu jedinců v párech či skupinách, což naznačuje socialitu zvířat vyšší, než jaká byla doposud známa (Macdonald 1978; Tichon et al. 2020).

Předchozí studie také naznačily vysokou míru plasticity v chování hyeny žíhané, zejména pokud jde o její schopnost žít v různých biotopech a živit se potravou od ovoce a bezobratlých až po hospodářská zvířata a lidské ostatky. Napříč areálem druhu byly zaznamenány také rozdíly ve velikosti domovských okrsků, přičemž domovské okrsky samců

jsou zpravidla větší než domovské okrsky samic, ale velikost tohoto rozdílu mezi pohlavími se u jednotlivých populací liší (Kruuk 1976; Wagner 2006; Wagner et al. 2008).

Ve volné přírodě byla hyena žíhaná studována během dne a jejích dvou nočních vrcholů potravní aktivity. Rozpočet aktivity je u těchto sociálních zvířat velmi variabilní v závislosti na sociálním postavení jedince v klanu. Rádiově označená samice z Ngorongoro strávila 84 % času nečinností (ležením), zbytek času strávila krmením na zvířatech zabitých ostatními členy klanu. V Kalahari činila nečinnost méně než 70 %, přičemž zbytek času představovalo rozsáhlé cestování na vzdálenost více než 24 km a shánění potravy (Mohamed Ahmed et al. 2012).

3.2.7 Reprodukční chování a péče o potomstvo

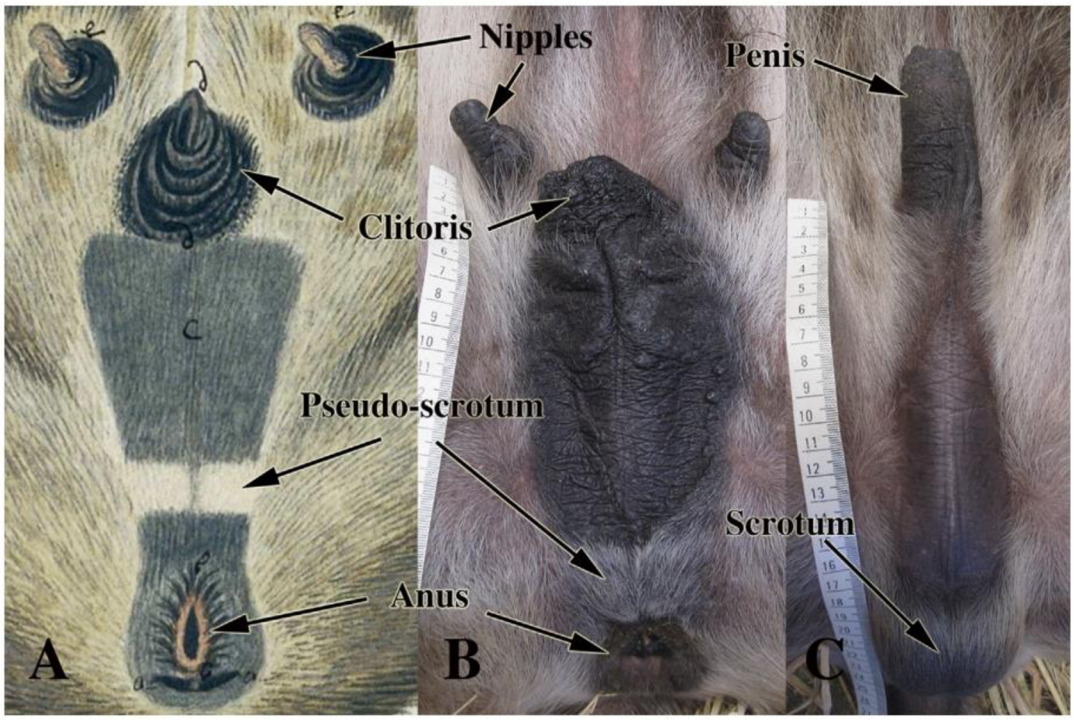
3.2.7.1 Reprodukční chování a péče o potomstvo hyeny skvrnité

Hyena skvrnitá se páří promiskuitně a jedinci opačného pohlaví nevytváří trvalé párové vazby. Samice se během jednoho období páří až se třemi samci a obě pohlaví kopulují v průběhu let s různými partnery (Szykman et al. 2001; Engh et al. 2002; East et al. 2003). Výrazné reprodukční důsledky má u hyeny skvrnité sociální postavení, přičemž samci s vyšším postavením mají vyšší šance k páření. Samec s vyšší pozicí na hierarchickém žebříčku klanu plodí nepoměrně větší počet mláďat než samci s nižším postavením. East et al. (2003) ve své studii uvádějí, že z celkových 102 vrhů byl pouze u 9,8 % otcem samec na nejnižší pozici, u 35,3 % byl otcem samec na střední pozici a u zbylých 54,9 % vrhů byl otcem samec s nejvyšší pozicí na hierarchickém žebříčku přistěhovalých samců. Významnou roli hraje také příbuznost vůči samicím, přičemž natální samci zplodí zhruba 3 % všech mláďat, zatímco nepůvodní samci zplodí až 97 % mláďat, ačkoliv k nepůvodním samcům se samice chová mnohem agresivněji (Laurence 1986; Engh et al. 2002; Szykman et al. 2007).

Samci dospívají ve věku 24 měsíců, a ačkoliv někteří z nich opouštějí klan již před dovršením puberty, většina samců odchází mezi 2. a 9. rokem věku, a někteří dokonce později či neodcházejí vůbec. V klanu se tedy mohou běžně současně vyskytovat pohlavně dospělí samci původní, přistěhovalí i kočovní (Glickman et al. 1992; Holekamp et al. 1996; Smale et al. 1997; Holekamp & Smale 1998; Höner et al. 2007; Szykman et al. 2007). Všichni samci preferují samice s vysokým postavením, jelikož mláďata těchto samic mají největší šanci na přežití (Szykman et al. 2001; Smith & Holekamp 2019). Dominantnější samci jsou samicemi lépe přijímáni a často samici pronásledují a brání ji před níže postavenými samci. V 92 % případů pronásleduje samici jediný samec, ale až v 7 % případů se jedná o dva samce a v ojedinělých případech (1 %) i o více samců najednou. Samec může v tomto období trpět hlady, jelikož samice mají díky svému postavení přednost v přístupu k potravě (East & Hofer 2001; Engh et al. 2002; East et al. 2003). Samec postupně zkracuje vzdálenost od pronásledované samice a zjišťuje tak její toleranci vůči němu a ochotu pářit se s ním. Pokud se samice chová receptivně, dojde nejprve k naskakování, kdy samec na pár vteřin naskakuje na hřbet samice. Teprve poté dochází k samotné kopulaci (Holekamp & Smale 1998; Szykman et al. 2007).

Mimořádně maskulinizované zevní pohlavní orgány samice hyeny skvrnité svým vzhledem i velikostí na první pohled připomínají samčí penis, jak je patrné z porovnání na

Obrázku č. 8. Jedná se však ve skutečnosti o hypertrofovaný klitoris, který vytváří plně erektilní pseudo-penis. Tímto prodlouženým klitorisem prochází urogenitální kanál, sloužící jako vývod močové i pohlavní soustavy. Otvor urogenitálního kanálu je u samice pružnější a větší než u samce a kanál je zevnitř skládaný, což umožňuje rozšíření, které je u samců nemožné. Elasticita a velikost otvoru i samotného kanálu jsou předpokladem ke kopulaci a porodu. Spojením stydkých pysků u samic vznikl také útvar připomínající šourek, pseudo-skrotum, jenž je vyplněn tukovou tkání (Cunha et al. 2003; Place & Glickman 2004; Glickman et al. 2006; Cunha et al. 2014; Drea et al. 2018). Samice dospívají podobně jako samci ve věku od 24 do 36 měsíců, ale k první březosti dochází mezi 3. a 4. rokem. Estrální cyklus hyeny skvrnité je téměř neprozkoumaný a říje není u samic na pohled nijak patrná (Glickman et al. 1992; Holekamp et al. 1996; Hofer & East 2003; Drea et al. 2018).



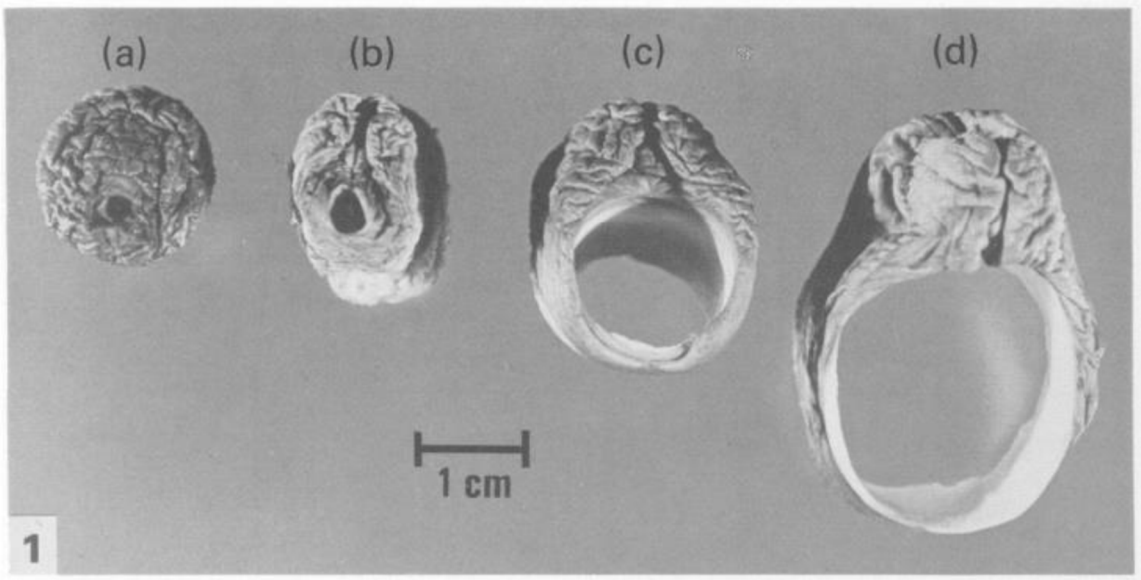
Obrázek č. 8: Porovnání samičího pseudo-penisu a samčího penisu hyeny skvrnité na kresbě a dvou fotografiích
(Zdroj: Cunha et al. 2014)

(A) Kresba pohlavních orgánů samice hyeny skvrnité, (B) fotografie klitorisu samice hyeny skvrnité, (C) fotografie penisu samce hyeny skvrnité

Hyena skvrnitá nemá nijak definované období rozmnožování, ale existují sezónní špičky četnosti porodů, které jsou spojeny s obdobím dešťů a potažmo větší dostupností vody a potravy. K páření ale dochází během celého roku a páří se většina samic. Úspěch odchovu potomků je ovšem závislý na sociálním postavení samice (Drea et al. 2018). Vzhledem k anatomii samičích genitálií může k páření dojít pouze se souhlasem samice a samotný akt vyžaduje spolupráci obou pohlaví a také zručnost samce, neboť pro vniknutí penisu do ochablého pseudo-penisu samice musí samec zaujmout poněkud složitý postoj. Samice vtáhne klitoris dovnitř břicha a samec na ni zezadu naskočí, překlopí penis k jejímu podbřišku a

podřepnutím a pohybem pánve vpřed vmanipuluje penis do pseudo-penisu samice. Páření probíhá většinou v ranních hodinách, v době od 5:00 do 10:00 (East & Hofer 2001; Holekamp 2006; Szykman et al. 2007; Holekamp et al. 2015; Drea et al. 2018). Silná preference samic k páření s přistěhovalými samci je zřejmě jedním z faktorů pohánějících dobrovolnou emigraci samců z klanu (Engh et al. 2002; Höner et al. 2007). Jelikož se samice v období receptivity páří většinou s více samci, mláďata z jednoho vrhu mohou mít různé otce. Ve 20–40 % vrhů dvojčat jsou mláďata potomky dvou různých otců (Engh et al. 2002; East et al. 2003; Szykman et al. 2007; Holekamp & Dloniak 2010).

Březost u hyeny skvrnité trvá nejdéle ze všech pravých hyen, a to přibližně 110 dní. Indikátorem březosti bývá nápadné zvětšení bradavek, které je zřetelné zejména u prvorodiček. První porod je kvůli netypickým porodním cestám velmi náročný. Ačkoliv je urogenitální kanál vysoce elastický, není dostatečně průchodný pro mládě a musí dojít k jeho natržení v oblasti prodlouženého klitorisu, aby byl porod možný. Další komplikací porodu je také pupeční šňůra, která je kratší než porodní cesty a pokud se včas neoddělí placenta od dělohy, může mládě při porodu zahynout v porodních cestách kvůli nedostatečnému zásobování kyslíkem. Následující porody již nebývají tak obtížné a pokud se pseudo-penis prvním porodem roztáhne a správně deformuje, jak je znázorněno na Obrázku č. 9, úmrtnost mláďat se výrazně sníží. S blížícím se porodem odejde samice stranou od společného doupěte a najde si malé porodní doupě, do kterého přivede na svět svá mláďata (Matthews 1939; Cunha et al. 2003; Drea et al. 2018).



Obrázek č. 9: Žalud penisu dospělého samce a žaludy pseudo-penisů samic v různých stádiích života.
(Zdroj: Neaves et al. 1980)

(a) Žalud penisu dospělého samce hyeny skvrnité, (b) žalud pseudo-penisu juvenilní samice hyeny skvrnité, (c) žalud pseudo-penisu dospělé prvorodičky, (d) žalud pseudo-penisu samice, která již v minulosti rodila

Mláďata hyeny skvrnité se díky delší březosti rodí prekociální, tedy v pokročilém stádiu vývoje, a po narození mají již otevřené oči, vyvinuté ostré zuby a jsou výrazně pohyblivá. Mají ovšem tmavou srst po celém těle a zbarvením se tedy nepodobají dospělým jedincům. Vrhy se většinou skládají ze dvou mláďat, příležitostně z jednoho a velmi vzácně ze tří. Pokud je ve vrhu více než jedno mládě, začnou spolu krátce po narození bojovat. Tyto souboje jsou často velmi intenzivní, a pokud je samice nepřeruší či mláďata neoddělí, může dojít až k siblicidě, tedy zabití mláděte sourozencem. Dominantnější mládě může rovněž zabránit sourozenci v opuštění nory a utiskované mládě zemře vyhladověním, mnohdy také v kombinaci s následky zranění a infekce. Hyena skvrnitá nenosí svým mláďatům potravu, jsou proto zcela závislá na mateřském mléce. Porodní doupě je ale záměrně příliš malé pro dospělého jedince, mláďata se tudíž musí dostat ven, aby se nakojila. Frekvence kojení se nijak neliší na základě velikosti vrhu, jedináčci proto rostou rychleji než sourozenci z početnějších vrhů a častěji přežívají. Při kojení leží samice ve vytvořené prohlubni u vchodu do doupěte (Kruuk 1972; Mills 1983; Golla et al. 1999; White 2007; Bothma & Walker 2013; Drea et al. 2018).

Mláďata zůstávají dva až čtyři týdny v porodním doupěti, kde je matka kojí, ošetřuje a chrání. Teprve poté je přesune do doupěte, kde žijí společně všechna mláďata klanu mladší 9 měsíců a jsou zde představena ostatním dospělým hyenám. Může zde být až 20 mláďat najednou, pozorováním interakcí matky s ostatními členy se učí své místo v hierarchii dominance klanu a starší členové se učí identitu a postavení nově narozených mláďat (Mills 1990; Engh et al. 2000; Holekamp et al. 2000; Boydston et al. 2006; Drea et al. 2018). V obdobích sucha, kdy musí samice urazit velké vzdálenosti za potravou, mohou zůstávat mláďata v doupěti až několik dní bez matky. Hrozí jim tak výrazný pokles tělesné hmotnosti či v krajních případech i smrt. Po návratu samice vykompenzují mláďata úbytek váhy vypitím velkého množství mléka. V doupěti zůstávají mláďata do věku 9–12 měsíců a jsou kojena do věku 12–18 měsíců. Doba odchodu z doupěte i odstavu záleží výrazně na místních podmínkách a také na hierarchickém postavení matky. V drsnějších podmínkách zůstávají mláďata zpravidla v doupěti déle, a jsou proto i později odstavena. V některých případech mohou být mláďata kojena až do věku 24 měsíců, pokud nemá samice do té doby další vrh. Ačkoliv matky zpravidla nenosí do doupěte potravu, některé samice se o to výjimečně pokusí. Úspěšné jsou ale pouze samice na vrcholu hierarchického žebříčku, jelikož často kradou přinesenou kořist samicím nižšího postavení a poskytnou ji vlastním potomkům. Matky začnou proto mláďata s přibývajícím věkem vodit k již ulovené kořisti, kde se pod její ochranou v klidu nažerou. Samice s vyšším postavením berou svá mláďata ke kořisti v nižším věku, jelikož jim jejich postavení zajišťuje prioritní přístup k potravě, a tudíž i její dostatek jak pro matku, tak její mláďata (Van Lawick & Van Lawick-Goodall 1971; Tilson & Hamilton 1984; Frank 1986b; Holekamp et al. 1996; Holekamp & Dloniak 2010; Bothma & Walker 2013). Holekamp a Smale (1990) pozorovaly alfa samici, která své mládě brala ke kořisti již od 6 měsíců věku a tím mu také poskytla výhodu před vrstevníky. Zhruba ve věku 12 měsíců se již mláďata pokouší o shánění potravy společně se zbytkem klanu, ale matky pomáhají svým potomkům získat přístup k zabité kořisti dlouho po odstavu a někdy jim tuto pomoc poskytují i delší dobu po dosažení puberty. Mláďata tohoto druhu vyžadují neobvykle dlouhé období mateřské podpory a sociálního učení (Watts et al. 2009; Bothma & Walker 2013).

3.2.7.2 Reprodukční chování a péče o potomstvo hyeny čabrakové

Samci i samice hyeny čabrakové dosahují pohlavní dospělosti ve věku 30 měsíců, ale v rodném klanu se rozmnožují pouze samice, které se páří s přistěhovalými či kočovnými samci. Natální samci ovšem spolu s ostatními členy pomáhají s péčí o všechna klanová mláďata (Watts & Holekamp 2007; Bothma & Walker 2013; Drea et al 2018).

Období říje trvá u samic hyeny čabrakové několik dní a v klanu může být reprodukčně aktivních více samic současně. Dominantní samice má ovšem většinou více potomků než podřízené samice a mláďata vrhají v jiných termínech. Pokud má dominantní samice mláďata současně se samicí podřízenou, může ji v některých případech přinutit opustit vlastní potomky a poskytovat mléko jejím vlastním mláďatům. Samicím na nižších pozicích se přesto i v takovýchto případech občas daří úspěšně odchovat vlastní mláďata, neboť vývoj a výchova mláďat trvá více než rok a samice je schopna v tomto období pečovat i o svá mláďata. V centrální Kalahari není výjimkou, že rodí každý rok jen jedna samice. K prvnímu zabřeznutí dochází většinou ve věku 3 let (Mills & Hofer 1998; Bothma & Walker 2013).

Samotné kopulaci předchází dlouhé namlouvací období a namlouvací rituál, přičemž tato chování se vyznačují značnou mírou agrese ze strany obou pohlaví. Toto období může trvat až 15 dní a po celou tuto dobu samec doprovází samici. Kopulace se opakuje několikrát s krátkým intervalem, neboť ne všechny pokusy vedou k úspěšnému oplodnění samice (Bothma & Walker 2013).

Březost trvá u hyeny čabrakové přibližně 90 dní a ve vrhu jsou většinou 2–3 mláďata, méně často může být ve vrhu jen jedno mládě či naopak až pět mláďat. Rodí se pouze lehce osrstěná, ale barevně se již podobají dospělcům. Na svět přichází mláďata se zavřenýma očima a otevírají je až po 8 dnech života (Mills & Hofer 1998; Bothma & Walker 2013).

Mláďata se rodí v menším porodním doupěti, které samice sama vyhrabe nebo využije a upraví opuštěnou noru jiného druhu. V některých oblastech využívají samice i jeskynní. V průběhu vývoje může samice pro svá mláďata takových doupat využívat několik. Některé přesuny jsou připisovány vyrušení člověkem, sesuvům půdy v doupěti či zamořením blechami *Amphipsylla* sp. Wagner, 1909. Často ale nejsou důvody přesunu známy. Většina (93 %) doupat hyen čabrakových byla lokalizována v dunách. Jedná se o stanoviště mimo centra hlavní aktivity lvů a hyen skvrnitých a jde tedy zřejmě o strategii ochrany před těmito dominantními šelmami (Mills & Mills 1977; Owens & Owens 1979; Mills & Hofer 1998).

V některých případech samice porodní doupata sdílejí. Může jít o příbuzné samice, jako je například matka s dospělou dcerou, či o zcela nepříbuzné samice vychovávající mláďata v jednom doupěti. Když matka či jiný dospělý jedinec přijde k doupěti, strčí obvykle hlavu do jeho ústí a v některých případech začne vydávat jemné vrčení. Mláďata brzy poté vylezou ven a jdou se nakrmit. V 6 týdnech začnou zápasit mezi sebou navzájem, ale také s ostatními členy klanu, kteří doupě navštíví. Kromě toho také napodobují starší jedince a značkují, ačkoliv anální žlázy mají v té době dosud neaktivní. Z menších porodních doupat do větších komunálních jsou mláďata matkou přesunuta obvykle před čtvrtým měsícem věku (Kruuk 1972; Owens & Owens 1978; Mills 1983).

Pokud matka neleží na zemi, když mláďata na její zavolání vylezou z doupěte, následují ji s ušima přitisknutýma do stran a otevřenou tlamou, zatímco vydávají drsné kňučení, dokud se matka nepoloží na zem a nedovolí jim sát mléko. Pozice matky je většinou na boku s lehce zvednutou zadní nohou a mláďata jsou přisáta a leží v pravém úhlu k ní. Ranější mláďata také provádějí takzvaný mléčný krok známý například u domácích koček *Felis silvestris* f. *catus* Linnaeus, 1758, kdy střídavě tlačí jednou a pak druhou tlapkou na oblast mléčných žláz matky. Tento jev nebyl pozorován u žádného z ostatních druhů hyen a je tak možná exkluzivní pouze pro hyenu skvrnitou. Kojení je většinou ukončeno převalením matky na břicho. Mláďata velmi zřídka pijí, pokud matka stojí. Většina kojení trvá 25–30 minut, poté se samice zvedne a odejde. Mláďata okolo 4 měsíců věku při pozorování obvykle pokračovala v žebrajícím postoji a samice často znovu ulehla a dovolila kojení na dalších 5–10 minut nebo mládě opečovávala (Kruuk 1972; Owens & Owens 1979; Owens & Owens 1996).

Samice kojí přibližně 10 měsíců, a to nejen svá mláďata, ale i mláďata jiných samic. V některých pozorováních se jednalo pouze o minutu, ovšem některá krmení cizích mláďat trvala až necelou hodinu. Například jedna samice s jediným čtyřměsíčním mládětem kojila i cizí desetiměsíční mládě, a to nejen současně, ale i v době, kdy se její vlastní zrovna nekrmilo. Samice ovšem vždy projevují jasnou preferenci ke kojení vlastních mláďat (Kruuk 1972; Mills & Mills 1977; Owens & Owens 1979).

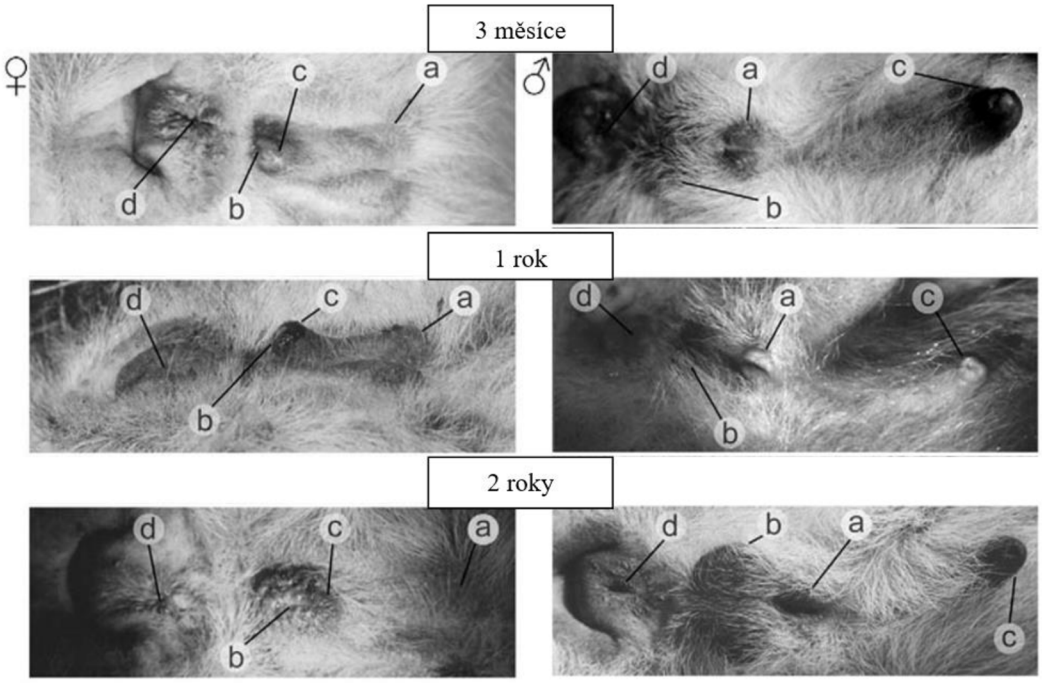
Zatímco první 3 měsíce jsou mláďata matkou pravidelně navštěvována, a to většinou v době východu a západu slunce, mláďata starší 8 měsíců mohou být někdy matkou navštěvována v doupěti pouze jednou za dvě až tři noci. Charakteristickým znakem doupat hyeny čabrakové je akumulace kostí, chlupů, peří, rohů, kůží a hyeních výkalů v jejich okolí. Jedná se o pozůstatky kořisti přinesené dospělci do doupat k nakrmení mláďat. Všechny samice, včetně samic bez mláďat, přináší pro mláďata již od 12. týdne věku do doupěte pevné složky potravy a na této formě péče o mladé se podílí i dospělí samci. Zatímco mladistvé samice se starají o mláďata zcela běžně, mladiství samci výrazně méně. Dospělé samice se starají nejen o svá, ale téměř o všechna mláďata klanu, dospělí samci se starají pouze o své nejbližší příbuzné. Infanticida není u hyeny čabrakové běžná a zatím byl zaznamenán jen jediný případ (Mills & Mills 1977; Owens & Owens 1979; Bothma & Walker 2013; Edwards et al. 2020).

3.2.7.3 Reprodukční chování a péče o potomstvo hyeny žíhané

Hyena žíhaná vytváří v období rozmnožování párové svazky, a někdy dokonce polyandrické svazky až tří samců s jednou dospělou samicí. Vícenásobné otcovství je tedy velmi pravděpodobné. Péči o mláďata zajišťují obě pohlaví, a klany tvořené takovouto rodinnou jednotkou mohou proto vydržet i několik let (Rieger 1981; Wagner et al. 2007; Bothma & Walker 2013; Drea et al. 2018).

Samec i samice dosahují pohlavní dospělosti ve věku 2–3 let. Ve věku od 1 do 24 měsíců prochází však genitálie mladých jedinců výraznými změnami, které jsou znázorněny na Obrázku č. 10. U obou pohlaví vznikají přechodné genitální anomálie, charakteristické konvergencí vzhledu u samic a samců. U samic vznikají před pochvou otoky podobající se šourku a před urogenitálním otvorem je patrný výrazně kuželovitý výstupek připomínající

penis. U samců vznikají mezi penisem a šourkem bezsrsté genitální otoky připomínající naopak vulvu. Abnormality jsou patrné již od 3. měsíce života mláďat a nejvíce prominentní jsou zhruba v jednom roce. Byly zaznamenány pouze u pohlavně nedospělých zvířat a ve dvou letech jsou již tyto abnormální struktury zmenšené a genitálie mají u obou pohlaví typický vzhled (Wagner et al. 2007).



Obrázek č. 10: Přechodné abnormality genitálií u dospívajících samic (vlevo) a samců (vpravo) hyeny žíhané ve věku 3 měsíců, 1 roku a 2 let. (Zdroj: Wagner et al. 2007. Upraveno.)

Samice 3 měsíce a 1 rok: (a) tmavé, bezchlupé záhyby, (b) pochva, (c) nápadný genitální výběžek těsně před urogenitálním otvorem, (d) řitní otvor.
Samice 2 roky: (a) tmavé skvrny jsou jediným pozůstatkem abnormalit, (c) výběžek zcela zmizí a splyne s (b) pochvou, (d) řitní otvor.
Samec 3 měsíce a 1 rok: (a) hladké, bezchlupé kožní záhyby připomínající klitoris, (b) málo patrná varlata, (c) penis, (d) řitní otvor.
Samec 2 roky: (a) kožní záhyby před šourkem se zmenší na malé konkávní záhyby u báze (b) varlat, (d) řitní otvor.

Hyena žíhaná je polyestrická a rozmnožuje se po celý rok. Říje trvá pouze jeden den a ke kopulaci v tuto dobu dochází až pětkrát denně vždy po dobu 15–45 minut. Březost trvá okolo 90 dní, po kterých samice přivádí na svět 1 až 6 mláďat. Ta se rodí lehce osrstěná, barevně připomínající dospělce a se zavřenýma očima. K otevření očí dochází pátý až osmý den po narození a ve druhém týdnu života se začínají mláďata zdatněji pohybovat (Skinner & Ilani 1979; Mills and Hofer 1998; Wagner 2006; Wagner et al. 2007; Bothma & Walker 2013; Tichon et al. 2020).

Koncem druhého týdne začínají mláďata vylézat z doupěte a objevovat své okolí. Kojena jsou 10–12 měsíců, ale již v prvním měsíci začínají přijímat pevnou potravu, kterou jim dospělí jedinci přináší a porcují, a nejsou proto závislá pouze na mateřském mléce. Kojení probíhá obvykle za soumraku, a přestože má samice více párů struků, pouze zadní pár bývá funkční. Samci neprojevují vůči mláďatům žádnou agresi či nelibost a pomáhají s jejich výchovou. Potravu jim ale přináší nepravidelně a méně často než samice. Od 6. měsíce doprovází mláďata stále častěji dospělé jedince při shánění potravy (Kruuk 1976; Bothma & Walker 2013; Drea et al. 2018).

Doupě určené k odchovu mláďat může být vyhrabáno matkou či upraveno z nory opuštěné jiným zvířetem a v některých případech se může jednat také o přirozené hluboké jeskyně s často složitým systémem. V doupěti je vždy odchováván pouze jeden vrh a doupata jsou často plná úlomků kostí z přinášené potravy (Mills & Mills 1977; Leakey et al. 1999; Bothma & Walker 2013).

3.3 Doporučení k chovu hyen

Studií zkoumajících pravé hyeny v chovech v lidské péči není mnoho. Dostupné informace nejsou příliš podrobné a věnují se spíše podmínkám pro chov hyen obecně, a nikoliv konkrétním specifikacím chovu jednotlivých druhů, a nedošlo zatím ke shrnutí literatury týkající se managementu těchto druhů v ucelené dílo (Weibel et al. 2021; Wilkinson et al. 2023).

Průměrná délka života pravých hyen je u všech druhů stejná. Ve volné přírodě se dožívají průměrně 12 let. V zajetí se ovšem hyena skvrnitá ve správných podmínkách může dožít až 40 let, hyena čabraková 30 let a hyena žíhaná 25 let. S tím je třeba počítat i při vytváření chovného plánu a zařízení pro ubytování všech tří druhů pravých hyen musí být zbudováno tak, aby odolalo nejen destruktivním sklonům těchto zvířat, ale také dlouhodobému užívání (Jones 1982; Macdonald 1984; Nowak 2005; Schelvis & Spijkman 2008).

Pokud zemře jedinec s vysokým postavením nebo je odloučen, změní se hierarchie klanu. Zpětné navrácení jedince po delší době odloučení může vyvolat agresi a spory o hierarchické pozice. V případě návratu po krátkém časovém úseku získá dominantí jedinec většinou rychle své původní postavení zpět (Schelvis & Spijkman 2008).

Ruční odchovy mláďat vedou v dospělosti u zvířat k neschopnosti začlenit se do skupiny a v důsledku toho mnohdy k neschopnosti se spářit. Dospělé zvíře je pak velmi obtížně zvládnutelné a s nemožností reintrodukce je ztraceno pro chov. Je proto lepší pokusit se ručnímu odchovu vyhnout a nalézt jiné řešení pro úspěšný přirozený odchov. Některé samice se například ve výběhu necítí bezpečně, což se může projevovat neustálým nošením mláděte nebo jeho opuštěním a v některých případech také k jeho zraňování či dokonce k infanticidě. Tato chování mohou být důsledkem nevhodných podmínek pro odchov mláďat ve výběhu, jako je absence vhodného doupěte pro mláďata nebo jeho umístění v příliš rušivé a hlučné oblasti. Bezpečné prostředí a co možná nejnižší úroveň rušivých elementů jsou pro úspěšný přirozený odchov mláďat v lidské péči rozhodující (Schelvis & Spijkman 2008).

3.3.1 Doporučení k chovu hyeny skvrnité

Hyeny skvrnité je pro účely umístění do jiných zoologických zahrad možné oddělit od mateřské skupiny ve věku 1–2 let, ale mohou se svým klanem zůstávat i déle. Samice mohou v dostatečně velkém výběhu zůstat ve svém rodném klanu i trvale. Samce je ovšem vzhledem k jejich přirozené tendenci dispergovat vhodnější od skupiny oddělit (Watts & Holekamp 2007; Schelvis & Spijkman 2008).

Mláďata v lidské péči dle Jenks et al. (1995) zdědila hierarchickou pozici matky, jak je tomu ve volné přírodě, nehledě na složení skupin, ve kterých se nacházela. Pozice mláďat zůstala stabilní, pokud zůstalo stabilní i hierarchické postavení matky.

Porod je u hyeny skvrnité kvůli netradičním pohlavním cestám samic velmi náročný a obzvlášť u prvorodiček může být rizikový. V lidské péči je až 60 % mláďat prvorodiček mrtvě narozených, a to především kvůli nedostatečnému zásobování kyslíkem v důsledku krátké pupeční šňůry a dlouhých porodních cest (Glickman et al. 2006; Drea et al. 2018).

3.3.2 Doporučení k chovu hyeny čabrakové

Hyenu čabrakovou je vzhledem k jejímu solitérnějšímu způsobu života doporučeno chovat pouze v párech s případným potomstvem. Mladé hyeny pak mohou být mezi prvním a druhým rokem života odloučeny od mateřské skupiny a přemístěny do jiných chovných skupin (Schelvis & Spijkman 2008). Mladý pár chovaný v roce 2024 v Safari Parku ve Dvoře Králové je prý až nezvykle harmonický (viz Obrázek č. 11).

Obrázek č. 11: Mladý pár hyen čabrakových v Safari Park Dvůr Králové. (Zdroj: zoochat.com)

Přirozená noční aktivita druhu začíná počátečním zběžným průzkumem výběhu, a to okolo 17.00–19.30, zhruba jednu až dvě hodiny před západem slunce. V průběhu noci je pak aktivita výrazně vyšší až do 3.00–4.00, kdy aktivita ustává. Přes den je aktivita omezena na krátké změny polohy. Pozorované hyeny v lidské péči v případě i nejmenších přeháněk přerušily jakoukoliv činnost a ukryly se v doupěti, kde přetrvaly po celou dobu deště. Pár minut po jeho ustání doupě opět opouštěly a věnovaly se své původní činnosti. Tento cyklus se pak opakoval nehledě na frekvenci deště (Yost 1980).

Krmení dvou jedinců ve společném výběhu probíhalo dle Yosta (1980) zcela bez bojů o potravu a jakýchkoliv projevů dominance. V některých případech dokonce jedno ze zvířat nesežralo celou porci a druhé zvíře o zbylou potravu neprojevilo zájem. Zbytky tam tedy zůstaly až do chvíle, kdy se původní zvíře pro potravu vrátilo. V průběhu tří měsíců byla samice dvakrát pozorována při schovávání vlastní porce v houští několik metrů od místa krmení, chování typické pro tento druh ve volné přírodě.

Páru dospělých hyen, jejichž chování ve své práci sledoval a podrobně popsal Yost (1980) byla podávána potrava měkké konzistence zcela bez kostí. Nedostatek tvrdého materiálu ke kousání a drcení vedl k vytvoření nového zvyku. Obě zvířata si navykla okusovat velké větve stromů a sazenice stromků rostoucích v jejich areálu. Této činnosti se samec i

samice věnovali každý den, kdy takto několik minut až hodinu ohryzávali jakékoliv větve, které našli na zemi či se jim podařilo ulomit z živých rostlin. Větev nejprve zapříčili o zem a poté z ní odtrhávali proužky kůry a dřeva, které ovšem nikdy nekonzumovali.

Pár chovaný ve World Wildlife Safari v Oregonu, který zde v roce 1973 po dobu několika měsíců pozoroval Yost (1980), neprojevil za celé období pozorování samotářské chování. Areál, na kterém se hyeny vyskytovaly, měl rozlohu 0,2 ha a nabízel tedy dostatek prostoru pro vzájemné vyhýbání. Pár ale trávil většinu času společně v jedné čtvrtině výběhu a často také v relativně malém doupěti.

Yost (1980) u hyen v lidské péči pozoroval páření po dobu 15 dní v mnoha krátkých intervalech. Samec se samicí byli pozorováni při namlouvacím rituálu. Chování je charakterizováno určitou mírou agrese na straně obou zvířat a vzájemným přibližováním a vzdalováním a zvýšený počet agonistických setkání je považován za předstupeň páření. Takové chování může trvat až několik hodin. Lehké okusování samcem a tahání za chlupy na krku samice bylo pozorováno velmi často, přičemž největší intenzity dosáhlo v polovině období rozmnožování. Samec a samice se v této době před kopulací často tahali dokola chycením druhého jedince za kůži krku. Páření se vyskytuje po celý rok (Schulz 1966).

3.3.3 Doporučení k chovu hyeny žíhané

Při společném chovu více jedinců hyeny žíhané by měly být v rámci výběhu umístěny alespoň dva krmné prostory k minimalizaci vzájemné agresivity. Vzhledem k vysoké adaptaci hyen na konzumaci kostí by jich mělo být každý den do jídelníčku zařazeno alespoň menší množství (Berger & Frank 1992; Mohamed Ahmed et al. 2012).

Hyenu žíhanou je stejně jako hyenu čabrakovou vzhledem k jejímu poměrně solitérnímu způsobu života doporučeno chovat pouze v párech. Případná mláďata mohou zůstávat v rodinné jednotce minimálně rok, ale neměla by zde zůstávat déle než dva roky. Roční až dvouletá zvířata mohou být poté oddělena a přemístěna do jiných chovných zařízení. Bojové chování je mezi jedinci poměrně běžné a umožňuje hyenám socializaci. Útoky jsou záměrně mířeny na okolí krku, kde je kůže silnější a srst hustší (Rieger 1978; Schelvis & Spijkman 2008).

Zoologická zahrada Jihlava byla v roce 2013 první ZOO v České republice, která do svého chovu zařadila hyenu žíhanou. V roce 2022 zemřela samice z původního páru a k samci byla o pár měsíců později dovezena nová samice z Francie. V červnu roku 2023 se nové samici narodila 3 mláďata, o která se samice pečlivě starala, a pro zlepšení podmínek nebyl výběh nijak upravován. Zarostlý výběh představoval pro samici s mláďaty bezpečné prostředí a porost minimalizoval rušivé elementy, které by mohly zvířata stresovat a vést tak k potížím s odchovem. Mláďata tak mohla začít brzy následovat matku do venkovního výběhu, jak je vidět na Obrázku č. 12. Vytvoření vhodných podmínek s dostatkem úkrytů je zcela klíčové pro úspěšný přirozený odchov mláďat v lidské péči (Schelvis & Spijkman 2008; ZOO Jihlava 2023).

Obrázek č. 12: Samice hyeny žíhané s třemi mláďaty ve venkovním výběhu v ZOO Jihlava.
(Autor: Daniela Oberreiterová)

Skinner a Ilani (1979) ve své práci zmiňují případ, kdy samice v lidské péči porodila dvojčata, která poté sežrala. Tato samice porodila o 3 měsíce později další dvojčata, která jí byla vzhledem k předchozí zkušenosti odebrána a odchována lidmi. Samice měla později třetí vrh s trojčaty, která jí byla taktéž odebrána. Všech pět mláďat přežilo a nabíralo úspěšně na váze, ale jejich dospělý život a schopnost začlenit se do dospělé skupiny nebyl v práci zdokumentován.

4 Závěr

Cílem této bakalářské práce bylo shrnutí a porovnání biologií pravých hyen s důrazem na sociální systémy a sociální strategie v době rozmnožování a odchovu mláďat za pomoci dostupné odborné literatury. Shrnutí a porovnání těchto informací mělo za cíl naznačit potenciální faktory ovlivňující chovatelskou úspěšnost a poukázat na případné shody či mezery v doporučení pro praxi.

První část práce krátce shrnuje taxonomické zařazení skupiny a zařazení jednotlivých druhů v rámci podčeledi. Zatímco druhy *Crocuta crocuta* a *Hyaena hyaena* jsou v odborných studiích zařazovány konzistentně do rodů *Crocuta* a *Hyaena*, druh *Parahyaena brunnea* je někdy pod jiným názvem stále mylně přiřazován do rodu *Hyaena*. Molekulární studie však již potvrdily, že tento druh patří do samostatného rodu *Parahyaena*. Všechny tři extantní druhy pravých hyen tedy patří do samostatného rodu.

Druhá část práce je věnována charakteristice a biologii volně žijících populací všech tří druhů z podčeledi Hyaeninae. Hyena skvrnitá a hyena čabraková obývají pouze africký kontinent, zatímco hyena žíhaná svým výskytem zasahuje i do Asie a má největší oblast výskytu. Nejvíce společenská hyena skvrnitá vytváří mnohačlenné matriarchální klany, jejichž jedinci se řídí striktní lineární hierarchií a potravu si shání samostatně či v menších skupinách převážně lovem. Z hlediska rozmnožování vyniká tento druh výraznou maskulinizací pohlavních orgánů samic, jež výrazně komplikuje porody, a to hlavně u prvorodiček. Mláďata, která se rodí velmi vyvinutá, vychovává samice nejprve odděleně sama a poté až do odstavu v norách sdružujících všechna mláďata klanu. Mláďata hyeny skvrnité také zřejmě jako jediná provádí mléčný krok. Každá samice kojí ale pouze svá mláďata a potravu do nory nepřináší, jelikož je to vzhledem ke konkurenci velmi neefektivní. Místo toho začnou mláďata postupně doprovázet svou matku ke kořisti. Hyena čabraková je o něco méně sociální a vytváří také menší klany s výrazně jednodušší hierarchií. Dominantní pozici zde zastává jeden přistěhovalecký samec a jedna samice. Rozmnožuje se nejčastěji pouze dominantní samice, ale může se stát, že některá z podřízených samic má mláďata ve stejnou dobu. Samice kojí nejen svá, ale občasně i cizí mláďata a o jejich ochranu a celkovou péči se stará celý klan, přičemž dospělci nosí mláďatům do doupěte nalezenou a výjimečně ulovenou potravu. Nejméně sociální hyena žíhaná vytváří v době rozmnožování páry či rodinné skupinky o jedné samici, jednom až třech samcích a mláďatech. Tyto malé klany spolu vydrží i několik let a péči o mláďata zastávají obě pohlaví. Samice mláďata kojí, ale všichni dospělci také přináší mláďatům do doupěte nalezenou potravu. V době vývoje se u obou pohlaví vytváří přechodné genitální anomálie, které ale s dovršením pohlavní dospělosti zmizí. Studie obzvláště poslední dekády díky využití kamerových pastí ukazují, že se jedinci tohoto druhu někdy sdružují zcela bez návaznosti na rozmnožování a hyena žíhaná by tak mohla být výrazně sociálnějším druhem, než za jaký byla doposud pokládána. Vzhledem k výskytu v těžko přístupných oblastech je o sociálním chování tohoto druhu známo jen velmi málo a je třeba získat více informací z volné přírody.

Třetí část práce poté shrnuje dostupné poznatky o chovu v lidské péči, přičemž je zde patrný nedostatek použitelných pramenů, které by poskytovaly dostatek informací a konkrétnější poznatky z chovů jednotlivých druhů. Dostupné prameny se ovšem shodují v tom, že je potřeba hyenám poskytnout vhodné prostředí podobné podmínkám ve volné

přírodě s dostatkem prostoru pro odchov mláďat a minimalizovat množství rušivých elementů, které by mohly zvířata stresovat obzvlášť v době březosti a výchovy mláďat. Odchov lidmi je u takto sociálních druhů s komplexními systémy a hierarchií velmi problematický, jelikož jsou uměle odchovaná zvířata těžko začlenitelná a v chovu nezvladatelná.

Vyšší úspěšnost odchovů u hyeny skvrnité může být důsledkem nejen většího množství studií věnujících se tomuto druhu, ale také vyšší míry flexibility a odolnosti vůči stresu. Vzhledem k velikosti klanů, do kterých se tento druh sdružuje, lze předpokládat, že disponuje větší tolerancí vůči jedincům svého druhu, což usnadňuje vytvoření úspěšné chovné skupiny v lidské péči. Ve svém přirozeném prostředí se hyena skvrnitá také vyskytuje na území s vyšší hustotou jedinců svého druhu, ale také druhů, které mohou představovat hrozbu obzvlášť pro mláďata v době odchovu. Tento fakt může naznačovat vyšší odolnost druhu vůči stresorům a v důsledku toho také vyšší úspěšnost odchovů.

Hyena čabraková vytváří poměrně malé klany, ve kterých se dominantním jedincem stává přistěhovalecký samec, kterého přijmou všichni jedinci klanu a jedna natální samice. Jedinci tohoto druhu jsou teda značně selektivní ve výběru partnera a vytvořit úspěšný chovný pár proto není jednoduché. Doupata pro odchov mláďat si hyena čabraková hledá v oblastech s menším výskytem potenciálních predátorů a lze tedy předpokládat vyšší citlivost druhu na stres. Vytvoření vhodných podmínek s minimalizací stresorů může hrát zásadní roli pro úspěšný odchov mláďat v lidské péči.

Hyena žíhaná vytváří klany zahrnující pouze rodinnou jednotku a vyskytuje se většinou v obtížně přístupných oblastech, které poskytují vyšší míru soukromí a bezpečí před predátory. Vytvoření chovného páru proto může být o něco snazší než u hyeny čabrakové, ale vytvoření vhodných podmínek může být z důvodu vyšší citlivosti na stres velmi náročné.

Znalost a pochopení specifické sociální organizace u konkrétních druhů hyen v jejich přirozeném prostředí i v lidské péči je jedním z předpokladů k zajištění ideálního welfare v chovatelských zařízeních. Z tohoto důvodu je potřeba, aby byly provedeny další studie ve volné přírodě, ale také v zařízeních, kde jsou hyeny chovány v lidské péči, neboť nedostatek či případná nedostupnost těchto informací mohou ovlivňovat chovatelskou úspěšnost. Správnou velikostí a uspořádáním skupiny lze předcházet nejen agresivnímu chování, ale také problémům s reprodukcí či různým formám stereotypního chování. Některé hyeny jsou velmi sociální zvířata s přesně uspořádanou hierarchií mezi jedinci a jiné mají solitérnější tendence. Těmto rozdílům je třeba věnovat pozornost a zohlednit je při vytváření chovného prostředí a sestavování chovných skupin.

5 Literatura

AbiSaid M, Dloniak SMD. 2015. *Hyaena hyaena*. The IUCN Red List of Threatened Species. IUCN. Available from www.iucnredlist.org (accessed March 2024).

Alam S, Khan JA, Kushwaha SPS, Agrawal R, Pathak BJ, Kumar S. 2014. Assessment of suitable habitat of near threatened striped hyaena (*Hyaena hyaena* Linnaeus, 1758) using remote sensing and geographic information system. Asian Journal of Geoinformatics **14(2)**:1–10. URI: https://www.researchgate.net/publication/280111165_Assessment_of_Suitable_Habitat_of_Near_Threatened_Striped_Hyena_Hyaena_hyaena_Linnaeus_1758_Using_Remote_Sensing_and_Geographic_Information_System.

Alam S, Khan JA. 2015. Food habits of striped hyena (*Hyaena hyaena*) in a semi-arid conservation area of India. Journal of Arid Land **7(6)**:860–866. DOI: 10.1007/s40333-015-0007-2.

Berger DMP, Frank LG, Glickman SE. 1992. Unraveling ancient mysteries: Biology, behavior, and captive management of the spotted hyena, *Crocuta crocuta*. Proceedings of the Joint Conferenceof AAZV/AAWV in Oakland, California. Pages 139-147. URI: https://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Unraveling%20ancient%20mysteries%3A%20biology%2C%20behavior%2C%20and%20captive%20management%20of%20the%20spotted%20hyena%2C%20Crocuta%20crocuta&publication_year=1992&author=D.%20Berger&author=L.%20Frank&author=S.%20Glickman.

Bhandari S, Morley C, Aryal A, Shrestha UB. 2020. The diet of the striped hyena in Nepal's lowland regions. Ecology and Evolution **10(15)**:7953–7962. DOI: 10.1002/ece3.6223.

Bohm T, Höner OR. 2015. *Crocuta crocuta*. The IUCN Red List of Threatened Species. IUCN. Available from www.iucnredlist.org (accessed March 2024).

Bothma JP, Walker C. 2013. Larger carnivores of the African savannas. Springer Science & Business Media, Heidelberg. ISBN: 9783662037669.

Boydston EE, Kapheim KM, Holekamp KE. 2006. Patterns of den occupation by the spotted hyaena (*Crocuta crocuta*). African Journal of Ecology **44(1)**:77–86. DOI: 10.1111/j.1365-2028.2006.00618.x.

Boydston EE, Morelli TL, Holekamp KE. 2001. Sex differences in territorial behavior exhibited by the spotted hyena (Hyaenidae, *Crocuta crocuta*). Ethology **107(5)**:369–385. DOI: 10.1046/j.1439-0310.2001.00672.x.

Bygott JD, Bertram BCR, Hanby JP. 1979. Male lions in large coalitionsgain reproductive advantages. Nature **282**:839–841. DOI: 10.1038/282839a0.

Califf KJ, Green DS, Wagner AP, Scribner KT, Beatty K, Wagner ME, Holekamp KE. 2020. Genetic relatedness and space use in two populations of striped hyenas (*Hyaena hyaena*). Journal of Mammalogy **101**(2):361–372. DOI: 10.1093/jmammal/gyz165.

Cunha GR, et al. 2014. Development of the external genitalia: perspectives from the spotted hyena (*Crocuta crocuta*). Differentiation; research in biological diversity **87(1-2)**:4–22. DOI: 10.1016/j.diff.2013.12.003.

Cunha GR, Wang Y, Place NJ, Liu W, Baskin L, Glickman SE. 2003. Urogenital system of the spotted hyena (*Crocuta crocuta* Erxleben): a functional histological study. Journal of morphology **256(2)**:205–218. DOI: 10.1002/jmor.10085.

Drea CM, Frank LG. 2003. The social complexity of spotted hyenas. Pages 121–148 in Waal FBM, Tyack PL, editors. Animal Social Complexity: Intelligence, Culture, and Individualized Societies. Harvard University Press, Cambridge. DOI: 10.4159/harvard.9780674419131.c10.

Drea CH, Glickman SE, Coscia EM. 2018. Hyenas. Pages 637–645 in Skinner MK, editor. Encyclopedia of Reproduction. Academic Press, US. DOI: 10.1016/B978-0-12-809633-8.20611-0.

East ML, Burke T, Wilhelm K, Greig C, Hofer H. 2003. Sexual conflicts in spotted hyenas: male and female mating tactics and their reproductive outcome with respect to age, social status and tenure. Biological Sciences **270(1521)**:1247–1254. DOI: 10.1098/rspb.2003.2363.

East ML, Hofer H. 1991. Loud calling in a female-dominated mammalian society: I and II. Animal Behaviour **42**:637–669. DOI: 10.1016/S0003-3472%2805%2980246-5.

East ML, Hofer H. 2001. Male spotted hyenas (*Crocuta crocuta*) queue for status in social groups dominated by females. Behavioral Ecology **12(5)**:558–568. DOI: 10.1093/beheco/12.5.558.

Edwards S, Noack J, Heyns L, Rodenwoldt D, Tarjan LM. 2020. Socio-ecology of a high density brown hyaena population within an enclosed reserve. Mammal Research **65**:223–233. DOI: 10.1007/s13364-020-00477-z.

Engh AL, Esch K, Smale L, Holekamp KE. 2000. Mechanisms of maternal rank 'inheritance' in the spotted hyaena, *Crocuta crocuta*. Animal Behaviour **60(3)**:323–332. DOI: 10.1006/anbe.2000.1502.

Engh AL, Funk SM, Van Horn RC, Scribner KT, Bruford MW, Libants S, Szykman M, Smale L, Holekamp KE. 2002. Reproductive skew among males in a female-dominated mammalian society. Behavioral Ecology **13(2)**:193–200. DOI: 10.1093/beheco/13.2.193.

Flies AS, Mansfield LS, Flies EJ, Grant CK, Holekamp KE. 2016. Socioecological predictors of immune defences in wild spotted hyenas. Functional ecology **30(9)**:1549–1557. DOI: 10.1111/1365-2435.12638.

Frank LG. 1986a. Social organization of the spotted hyaena Crocuta crocuta. I. Demography. Animal Behaviour **34(5)**:1500–1509. DOI: 10.1016/s0003-3472(86)80220-2.

Frank LG. 1986b. Social organization of the spotted hyaena Crocuta crocuta. II. Dominance and reproduction. Animal Behaviour **34(5)**:1510–1527. DOI: 10.1016/s0003-3472(86)80221-4.

Gittleman JL. 1989. Carnivore Behavior, Ecology and Evolution. Cornell University Press, Ithaca, New York. ISBN: 978-1-5017-4581-2.

Glickman SE, Cunha GR, Drea CM, Conley AJ, Place NJ. 2006. Mammalian sexual differentiation: Lessons from the spotted hyena. Trends in Endocrinology and Metabolism **17(9)**:349–356. DOI: 10.1016/j.tem.2006.09.005.

Glickman SE, Frank LG, Pavgi S, Licht P. 1992. Hormonal correlates of 'masculinization' in female spotted hyaenas (*Crocuta crocuta*). 1. Infancy to sexual maturity. Journal of reproduction and fertility **95(2)**:451–462. DOI: 10.1530/jrf.0.0950451.

Golla W, Hofer H, East ML. 1999. Within-litter sibling aggression in spotted hyaenas: effect of maternal nursing, sex and age. Animal Behaviour **58(4)**:715–726. DOI: 10.1006/anbe.1999.1189

Gorman ML, Mills MGL. 1984. Scent-marking strategies in hyaenas (Mammalia). Journal of Zoology **202(4)**:535–547. DOI: 10.1111/j.1469-7998.1984.tb05050.x.

Hadad E, Kosicki JZ, Yosef R. 2023. Population trends of striped hyena (*Hyaena hyaena*) in Israel for the past five decades. Scientific reports **13(1)**. DOI: 10.1038/s41598-023-31137-2.

Hamilton III. WJ, Tilson RL, Frank LG. 1986. Sexual monomorphism in spotted hyaenas (*Crocuta crocuta*). Ethology **71**:63–73. DOI: 10.1111/j.1439-0310.1986.tb00570.x.

Henschel JR, Skinner JD. 1987. Social relationships and dispersal patterns in a clan of spotted hyaenas *Crocuta crocuta* in the Kruger National Park. South African Journal of Zoology **22(1)**:18–24. DOI: 10.1080/02541858.1987.11448015.

Henschel JR, Skinner JD. 1991. Territorial behaviour by a clan of spotted hyaenas *Crocuta crocuta.* Ethology ***88*(3)**:223–235. DOI: 10.1111/j.1439-0310.1991.tb00277.x.

Hofer H, East ML. 2003. Behavioral processes and costs of co-existence in female spotted hyenas: a life history perspective. Evolutionary Ecology **17(4)**:315–331. DOI: 10.1023/a:1027352517231.

Hofer H, East ML. 1993. The commuting system of Serengeti spotted hyaenas how a predator copes with migratory prey. II. Intrusion pressure and commuter's space use. Animal Behavior **46**:559–574. DOI: 10.1006/anbe.1993.1223.

Holekamp KE, Boydston EE, Smale L. 2000. Group travel in social carnivores. Pages 587–627 in Boinski S, Garber PA, editors. On the Move: How and Why Animals Travel in Groups. University of Chicago Press, Chicago. ISBN: 9780226063393.

Holekamp KE, Danzter B, Stricker G, Yoshida KCS, Benson-Amram S. 2015. Brains, brawn and sociality: A hyaena's tale. Animal Behaviour **103**:237–248. DOI: 10.1016/j.anbehav.2015.01.023.

Holekamp KE, Dloniak SM. 2010. Intraspecific variation in the behavioral ecology of a tropical carnivore, the spotted hyena. Advances in the Study of Behavior **42**:189–229. DOI: 10.1016/s0065-3454(10)42006-9.

Holekamp KE, Kolowski JM. 2009. Family Hyaenidae (hyaenas). Pages 234–262 in Wilson DE, Mittermeier RA, editors. Handbook of the Mammals of the World. Lynx Editions, Barcelona. ISBN: 978-84-96553-49-1.

Holekamp KE, Sakai ST, Lundrigan BL. 2007. The Spotted Hyena (*Crocuta crocuta*) as a Model System for Study of the Evolution of Intelligence. Animal Behaviour **88(3)**:545–554. DOI: 10.1644/06-MAMM-S-361R1.1.

Holekamp KE, Smale L, Berg R, Cooper SM. 1997. Hunting rates and hunting success in the spotted hyena (*Crocuta crocuta*). Journal of Zoology **242(1)**:1–15. DOI: 10.1111/j.1469-7998.1997.tb02925.x.

Holekamp KE, Smale L, Szykman M. 1996. Rank and reproduction in the female spotted hyaena. Journal of Reproduction and Fertility **108(2)**:229–237. DOI: 10.1530/jrf.0.1080229.

Holekamp KE, Smale L. 1990. Provisioning and food sharing by lactating spotted hyenas, *Crocuta crocuta* (Mammalia: Hyaenidae). Ethology **86**:191–202. DOI: 10.1111/j.1439-0310.1990.tb00429.x.

Holekamp KE, Smale L. 1991. Dominance acquisition during mammalian social development: The "inheritance" of maternal rank. American Zoologist **(31)2**:306–317. DOI: 10.1093/icb/31.2.306.

Holekamp KE, Smale L. 1998. Dispersal status influences hormones and behavior in the male spotted hyena. Hormones and Behavior **33(3)**:205–216. DOI: 10.1006/hbeh.1998.1450.

Holekamp KE, Smith JE, Strelioff CC, Van Horn RC, Watts HE. 2012. Society, demography and genetic structure in the spotted hyena. Molecular Ecology **21(3)**:613–632. DOI: 10.1111/j.1365-294x.2011.05240.x.

Holekamp KE. 2006. Spotted hyaenas. Current Biology 16:944–945. DOI: 10.1016/j.cub.2006.10.009.

Höner OP, Wachter B, East ML, Runyoro VA, Hofer H. 2005. The effect of prey abundance and foraging tactics on the population dynamics of a social, territorial carnivore, the spotted hyena. Oikos **108**:544–554. DOI: 10.1111/j.0030-1299.2005.13533.x.

Höner OP, Wachter B, East ML, Streich WJ, Wilhelm K, Burke T, Hofer H. 2007. Female mate-choice drives the evolution of male-biased dispersal in a social mammal. Nature **448**:798–801. DOI: 10.1038/nature06040.

Horwitz LK, Smith P. 1988. The effects of striped hyaena activity on human remains. Journal of Archaeological Science **15(5)**:471–481. DOI: 10.1016/0305-4403(88)90077-5.

Ilany A, Holekamp KE, Akçay E. 2021. Rank-dependent social inheritance determines social network structure in spotted hyenas. Science **373(6552)**:348–352. DOI: 10.1126/science.abc1966.

Jenks SM, Weldele ML, Frank LG, Glickman SE. 1995. Acquisition of matrilineal rank in captive spotted hyaenas: emergence of a natural social system in peer-reared animals and their offspring. Animal Behaviour **50(4)**:893–904. DOI: 10.1016/0003-3472(95)80092-1.

Jones ML. 1982. Longevity of captive mammals. Zoologische Garten **52(2)**:113–128. URI: http://www.rhinoresourcecenter.com/pdf_files/140/1400557792.pdf.

Kingdon J. 1997. The Kingdon field guide to African mammals. Academic Press, San Diego. ISBN: 9780124083554.

Koepfli K, Jenks S, Eizirik E, Zahirpour T, Van Valkenburgh B, Wayne RK. 2006. Molecular systematics of the Hyaenidae: Relationships of a relictual lineage resolved by a molecular supermatrix. Molecular phylogenetics and evolution **38**:603–620. DOI: 10.1016/j.ympev.2005.10.017.

Kolowski JM, Holekamp KE. 2006. Spatial, temporal, and physical characteristics of livestock depredations by large carnivores along a Kenyan reserve border. Biological Conservation **128(4):**529–541. DOI: 10.1016/j.biocon.2005.10.021.

Kolowski JM, Katan D, Theis KR, Holekamp KE. 2007. Daily patterns of activity in the spotted hyena. Journal of Mammalogy **88(4)**:1017–1028. DOI: 10.1644/06-mamm-a-143r.1.

Kruuk H. 1966. Clan-system and Feeding Habits of Spotted Hyaenas (*Crocuta crocuta* Erxleben). Nature **209**:1257–1258. DOI: 10.1038/2091257a0.

Kruuk H. 1972. The Spotted Hyena: a Study of Predation and Social Behavior. Chicago University Press, Chicago. ISBN: 9781626549050.

Kruuk H. 1976. Feeding and social behaviour of the striped hyaena (*Hyaena vulgaris Desmarest*). African Journal of Ecology **14(2)**:91–111. DOI: 10.1111/j.1365-2028.1976.tb00155.x.

Kuhn BF, Wiesel I, Skinner JD. 2008. Diet of brown hyaenas (*Parahyaena brunnea*) on the Namibian coast. Transactions of the Royal Society of South Africa **63(2)**:150–159. DOI: 10.1080/00359190809519219.

Laurence GF. 1986. Social organization of the spotted hyaena Crocuta crocuta. II. Dominance and reproduction. Animal behaviour **34**(5):1510–1527. DOI: 10.1016/s0003-3472(86)80221-4

Leakey LN, Milledge SAH, Leakey SM, Edung J, Haynes P, Kiptoo DK, McGeorge A. 1999. Diet of striped hyaena in northern Kenya. African Journal of Ecology **37**:314–326. DOI: 10.1046/j.1365-2028.1999.00180.x.

Macdonald DW, 1978. Observations on the behaviour and ecology of the striped hyaena *Hyaena hyaena* in Israel. Israel Journal of Zoology **27**:189–198. DOI: 10.1080/00212210.1978.10688464.

Matthews LH. 1939. Reproduction in the spotted hyaena, *Crocuta crocuta* (Erxleben). Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences **230(565)**:1–78. DOI: 10.1098/rstb.1939.0004.

Maude G, Mills MGL. 2005. The comparative feeding ecology of the brown hyaena in a cattle area and a national park in Botswana. South African Journal of Wildlife Research **35(2)**:201-214. URI: https://hdl.handle.net/10520/EJC117213.

Maude G. 2005. The Comparative Ecology of the Brown Hyaena (*Hyaena brunnea*) in Makgadikgadi National Park and a Neighbouring Community Cattle Area in Botswana

[M.Sc. Thesis]. University of Pretoria, Pretoria. DOI: journals.co.za/doi/pdf/10.10520/EJC117213.

Mills MGL, Gorman ML, Mills MEJ. 1980. The Scent Marking Behaviour of the Brown Hyaena *Hyaena Brunnea*. South African Journal of Zoology **15(4)**:240–248. DOI: 10.1080/02541858.1980.11447718.

Mills MGL, Gorman ML. 1987. The scent-marking behaviour of the spotted hyaena *Crocuta crocuta* in the southern Kalahari. Journal of Zoology **212(3)**:483–497. DOI: 10.1111/j.1469-7998.1987.tb02919.x.

Mills MGL, Hofer H (compilers). 1998. Hyaenas. Status Survey and Conservation Action Plan. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. ISBN: 978-2-8317-0442-5.

Mills MGL, Mills MEJ. 1977. An analysis of bones collected at hyaena breeding dens in the Kalahari Gemsbok National Park. Annals of the Transvaal Museum **30(14)**:145–159. URI: https://hdl.handle.net/10520/AJA00411752_234.

Mills MGL, Mills MEJ. 1978. The diet of the brown hyaena *hyaena brunnea* in the Southern Kalahari. Koedoe **21(1)**:125–149. DOI: 10.4102/koedoe.v21i1.968.

Mills MGL. 1982. *Hyaena brunnea*. Mammalian Species **194**:1–5. DOI: 10.2307/3504059.

Mills MGL. 1983. Mating and denning behaviour of the brown hyaena *Hyaena brunnea* and comparisons with other hyaenidae. Ethology **63**:331–342. DOI: 10.1111/j.1439-0310.1983.tb00748.x.

Mills MGL. 1990. Kalahari Hyenas: Comparative Behavioral Ecology of Two Species. Unwin Hyman, London, UK. DOI: 10.1016/0169-5347(90)90109-q.

Mohamed Ahmed FA, Takona NY, Yousif RA, Mohamed Salih RR. 2012. Some behavioral traits of striped hyaena under captive conditions. Journal of Life Science and Biomedicine **2(5)**:196–199. URI: https://jlsb.science-line.com/attachments/article/17/J.%20Life%20Sci.%20Biomed.%202(5)%20196-199,%202012,%20B38.pdf.

Mondal PCK, Sankar K, Qureshi Q. 2012. Food habits of golden jackal (*Canis aureus*) and striped hyaena (*Hyaena hyaena*) in Sariska tiger reserve, western India. World Journal of Zoology **7**:106–112. DOI: 10.5829/idosi.wjz.2012.7.2.63139.

Neaves WB, Griffin JE, Wilson JD. 1980. Sexual dimorphism of the phallus in spotted hyaena (*Crocuta crocuta*). Journal of reproduction and fertility **59(2)**:509–513. DOI: 10.1530/jrf.0.0590509.

Nowak RM. 2005. Walker's Carnivores of the World. Johns Hopkins University Press, Baltimore. ISBN 0-8018-8032-7.

Owens DD, Owens MJ. 1979. Communal denning and clan associations in brown hyenas (*Hyaena brunnea*, Thunberg) of the central Kalahari Desert. African Journal of Ecology **17(1)**:35–44. DOI: 10.1111/j.1365-2028.1979.tb00454.x.

Owens DD, Owens MJ. 1996. Social dominance and reproductive patterns in brown hyaenas, *Hyaena brunnea*, of the central Kalahari Desert. Animal Behaviour **51(3)**:535–551. DOI: 10.1006/anbe.1996.0058.

Owens MJ, Owens DD. 1978. Feeding ecology and its influence on social organization in Brown hyenas (*Hyaena brunnea*, Thunberg) of the Central Kalahari Desert. African Journal of Ecology **16(2)**:113–135. DOI: 10.1111/j.1365-2028.1978.tb00433.x.

Panda D, Sharma S, Mohanty SR, Kumar A, Suryan T, Shukla M, Pandey P, Lee H, Singh R. 2023. Dietary preference of striped hyena in the anthropogenic landscape of Rajasthan, India. Acta Ecologica Sinica **43(6)**:1067–1073. DOI: 10.1016/j.chnaes.2023.03.002.

Place NJ, Glickman SE. 2004. Masculinization of female mammals: lessons from nature. Advances in experimental medicine and biology **545**:243–253. DOI: 10.1007/978-1-4419-8995-6_15.

Rieger I. 1978. Social behavior of striped hyenas at the Zurich Zoo. Carnivore **1**:49–60. Available from https://www.researchgate.net/profile/Ingo-Rieger/publication/282847403_SOCIAL_BEHAVIOR_OF_STRIPED_HYENAS_AT_THE_ZURICH_ZOO/links/561e209a08aecade1acb4950/SOCIAL-BEHAVIOR-OF-STRIPED-HYENAS-AT-THE-ZURICH-ZOO.pdf (accessed January 2024).

Rieger I. 1981. *Hyaena hyaena*. Mammalian Species **150**:1–5. DOI: 10.2307/41353899.

Rodseth L, Wrangham RW, Harrigan AM, Smuts BB. 1991. The human community as a primate society. Current Anthropology **32**:221–254. DOI: 10.1086/203952.

Schelvis T, Spijkman E. 2008. Concept husbandry guidelines for hyenas [final thesis]. Van Hall Larenstein Institute in Leeuwarden, Leeuwarden.

Schulz WC. 1966. Breeding and hand-rearing brown hyaenas *hyaena brunnea* at Okahandja zoopark. International ZOO Yearbook **6(1)**:173–176. DOI: 10.1111/j.1748-1090.1966.tb01742.x.

Skinner JD, Ilani G. 1979. The striped hyaena hyaena of the Judean and Negev Deserts and a comparison with the brown hyaena H. brunnea. Israel Journal of Zoology **28**(4):229–232. DOI: 10.1080/00212210.1979.10688485.

Skinner JD. 1976. Ecology of the Brown Hyaena Hyaena brunnea in the Transvaal with a Distribution Map for Southern Africa. South African Journal of Science **72**:262–269.

Smale L, Frank LG, Holekamp KE. 1993. Ontogeny of dominance in free-living spotted hyaenas: juvenile rank relations with adult females and immigrant males. Animal Behaviour **46**:467–477. DOI: 10.1006/anbe.1993.1215.

Smale L, Nunes S, Holekamp KE. 1997. Sexually dimorphic dispersal in mammals: patterns, causes, and consequences. Advances in the study of behaviour **26**:181–251. DOI: 10.1016/s0065-3454(08)60380-0.

Smith JE, Holekamp KE. 2019. Spotted hyenas. Pages 190–208 in Choe JC, editor. Encyclopedia of Animal Behavior. Academic Press, Oxford. DOI: 10.1016/B978-0-12-809633-8.20749-8.

Smith JE, Kolowski JM, Graham KE, Dawes SE, Holekamp KE. 2008. Social and ecological determinants of fission-fusion dynamics in the spotted hyaena. Animal Behaviour **76**:619–636. DOI: 10.1016/j.anbehav.2008.05.001.

Smith JE, Memenis SK, Holekamp KE. 2007. Rank-related partner choice in the fission–fusion society of spotted hyenas (*Crocuta crocuta*). Behavioral Ecology and Sociobiology **61(5)**:753–765. DOI: 10.1007/s00265-006-0305-y.

Smith JE, Powning KS, Dawes SE, Estrada JR, Hopper AL, Piotrowski SL, Holekamp KE. 2011. Greetings promote cooperation and reinforce social bonds among spotted hyaenas. Animal behaviour **81(2)**:401–415. DOI: 10.1016/j.anbehav.2010.11.007.

Smith JE, Van Horn RC, Powning KS, Cole AR, Graham KE, Memenis SK, Holekamp KE. 2010. Evolutionary forces favoring intragroup coalitions among spotted hyenas and other animals. Behavioral Ecology **21(2)**:284–303. DOI: 10.1093/beheco/arp181.

Species360 Zoological Information Management System [online database]. Available from https://zims.species360.org (accessed March 2024).

Suedmeyer WK. 2014. Hyaenidae. Fowler's Zoo and Wild Animal Medicine **8**:509–514. DOI: 10.1016/B978-1-4557-7397-8.00051-7.

Szykman M, Engh AL, Van Horn RC, Funk SM, Scribner KT, Holekamp KE. 2001. Association patterns among male and female spotted hyenas (*Crocuta crocuta*) reflect male mate choice. Behavioral Ecology and Sociobiology **50(3)**:231–238. DOI: 10.1007/s002650100356.

Szykman M, Van Horn RC, Engh AL, Boydston EE, Holekamp KE. 2007. Courtship and mating in free-living spotted hyenas. Behaviour **144(7)**:815–846. DOI: 10.1163/156853907781476418.

Tanner JB, Dumont ER, Sakai ST, Lundrigan BL, Holekamp KE. 2008. Of arcs and vaults: The biomechanics of bone-cracking in spotted hyenas (*Crocuta crocuta*). Biological Journal of the Linnean Society **95(2)**:246–255. DOI: 10.1111/j.1095-8312.2008.01052.x.

Tichon J, Gilchrist JS, Rotem G, Ward P, Spiegel O. 2020. Social interactions in striped hyena inferred from camera traps data: is it more social than previously thought? Current Zoology **66**(4):345–353. DOI: 10.1093/cz/zoaa003.

Tilson RL, Hamilton WJ. 1984. Social dominance and feeding patterns of spotted hyaenas. Animal Behaviour **32**:715–724. DOI: 10.1016/s0003-3472(84)80147-5.

Tilson RL, Henschel JR. 1986. Spatial arrangement of spotted hyaena groups in a desert environment, Namibia. African Journal of Ecology **24**:173–180. DOI: 10.1111/j.1365-2028.1986.tb00358.x.

Van Horn RC, Engh AL, Scribner KT, Funk SM, Holekamp KE. 2004. Behavioural structuring of relatedness in the spotted hyena (*Crocuta crocuta*) suggests direct fitness benefits of clan level cooperation. Molecular Ecology **13(2)**:449–458. DOI: 10.1046/j.1365-294x.2003.02071.x.

Van Lawick H, Van Lawick-Goodall J. 1971. Innocent Killers. Houghton Mifflin, Boston. ISBN: 9780395121092.

Wagner AP, Creel S, Frank LG, Kalinowski ST. 2007. Patterns of relatedness and parentage in an asocial, polyandrous striped hyena population. Molecular Ecology **16**:4356–4369. DOI: 10.1111/j.1365-294x.2007.03470.x.

Wagner AP, Frank LG, Creel S, Coscia EM. 2007. Transient genital abnormalities in striped hyenas (*Hyaena hyaena*). Hormones and behavior **51(5)**:626–632. DOI: 10.1016/j.yhbeh.2007.03.003.

Wagner AP, Frank LG, Creel S. 2008. Spatial grouping in behaviourally solitary striped hyaenas, *Hyaena hyaena*. Animal Behaviour **75**:1131–1142. DOI: 10.1016/j.anbehav.2007.08.025.

Wagner AP. 2006. Behavioral Ecology of the Striped Hyaena Hyaena Hyaena [PhD dissertation]. Montana State University, Bozeman. URI: https://scholarworks.montana.edu/xmlui/handle/1/2485.

Watts HE, Holekamp KE. 2007. Hyena societies. Current biology **17(16)**:657–660. DOI: 10.1016/j.cub.2007.06.002.

Watts HE, Tanner JB, Lundrigan BL, Holekamp KE. 2009. Post-weaning maternal effects and the evolution of female dominance in the spotted hyena. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences **276(1665)**:2291–2298. DOI: 10.1098/rspb.2009.0268.

Weibel C, Miller A, Hill NA, Newcomer M, Ferrie GM. 2021. When a habitat becomes a home: Housing and husbandry of spotted hyenas *Crocuta crocuta* at Disney's Animal Kingdom®. Journal of Zoo and Aquarium Research **9(1)**:61–65. DOI: 10.19227/jzar.v9i1.435.

Whateley A. 1980. Comparative measurements of male and female spotted hyaenas from Natal. Lammergeyer **28**:40–43. URI: http://pascal-francis.inist.fr/vibad/index.php?action=getRecordDetail&idt=PASCAL8050481765.

White P. 2007. Maternal response to neonatal sibling conflict in the spotted hyena, C*rocuta crocuta*. Behavioral Ecology and Sociobiology **62(3)**:353–361. DOI: 10.1007/s00265-007-0422-2.

Wiesel I. 2006. Predatory and Foraging Behaviour of Brown Hyenas (*Parahyaena brunnea* (Thunberg, 1820)) at Cape Fur Seal *(Arctocephalus pusillus pusillus* Schreber, 1776) Colonies [PhD. Dissertation]. University of Hamburg, Germany. Available from https://www.strandwolf.org/files/dissertation/Wiesel2006Dissertation.pdf (accessed January 2024).

Wiesel I. 2015. *Parahyaena brunnea*. The IUCN Red List of Threatened Species. IUCN. Available from www.iucnredlist.org (accessed March 2024).

Wilkinson CE, Dheer A, Zett T, Torrents-Ticó M, Yarnell RW, Bar Ziv E, Bhandari S, Jacobson A, Dloniak SM. 2023. Review of the global research on hyaenidae and implications

for conservation and management. Mammal Review **54(2)**:193–212. DOI: 10.1111/mam.12337.

Wilson DE, Mittermeier RA. 2009. Handbook of the Mammals of the World. Lynx Editions, Barcelona. ISBN: 978-84-96553-49-1.

Wilson DE, Reeder DM. 2005. Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference, vols. 1 & 2. Johns Hopkins University Press, Baltimore. ISBN: 9780801882210.

Yost RA. 1980. The nocturnal behaviour of captive brown hyaenas (*Hyaena brunnea*). Mammalia **44**:27–34. DOI: 10.1515/mamm.1980.44.1.27.

ZOO Jihlava. 2023. Vzácná mláďata v Jihlavě! V zoo se narodily hyeny [tisková zpráva]. Available from https://zoojihlava.cz/vzacna-mladata-v-jihlave-v-zoo-se-narodily-hyeny/ (accessed March 2024.