

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra obecné zootechniky a etologie



Infanticida jako samčí reprodukční strategie

Bakalářská práce

Autor práce: Adriana Ježková

Obor studia: Speciální chovy

Vedoucí práce: doc. Ing. Helena Chaloupková, Ph.D.

© 2018 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Infanticida jako samčí reprodukční strategie" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího 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 neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 20. 4. 2018 _____

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala doc. Ing. Heleně Chaloupkové, Ph. D. za odborné vedení, vynaložený čas, ochotu, cenné rady a připomínky při vedení mé bakalářské práce. Dále bych chtěla poděkovat Ing. Lucii Ivankové za ochotu, rady, připomínky a vynaložený čas.

Infanticida jako samčí reprodukční strategie

Souhrn

Snahou každého živého organismu je rozmnožit se a předat své geny další generaci. U samců některých druhů zvířat lze pozorovat tzv. samčí infanticidu, která je pravděpodobně reprodukční strategií, avšak existují i další hypotézy její funkce. Cílem práce je popsat strategie používané samci vybraných druhů, a to primátů, koňovitých a kočkovitých šelem. Dále uvést, jaké taktiky a protistrategie naopak vyvinuly samice při snaze infanticidě zabránit. Nejčastěji interpretovaná je hypotéza sexuální selekce, přičemž se tato hypotéza ukázala jako nejvíce pravděpodobná. Samec díky infanticidě urychlí pohlavní cyklus samice, sníží konkurenci pro vlastní mláďata, rychleji získá vysoce postavenou pozici ve skupině a tím zvýší příležitost k páření, usnadní rozptýlení samic v případě mnohosamcových skupin a zabrání investicím do cizích mláďat. Hypotézu predace nelze jednoznačně zamítnout, protože někteří samci skutečně mláďata částečně či zcela požírají, čímž si mohou zajistit přísun živin. Hypotézu interpretující infanticidu jako vedlejší produkt agrese taktéž nelze vyloučit, pro samce však tato hypotéza žádný benefit nepřináší. Samice nepatří jen mezi pasivní příjemce infanticidy. Pro svou obranu mohou volit samice útok, odchod ze skupiny/smečky, promiskuitní chování (polyandrijní páření), efekt Bruceové, případně odchod do ústraní a vyhnutí se konfliktu. Závěrem lze říci, že ačkoliv literatura zcela nevyvrací možnost páchání infanticidy z důvodu predace či agrese, hypotéza sexuální selekce se zdá být pro tuto strategii klíčovou.

Klíčová slova: chování, samčí infanticida, strategie, reprodukce, agresivita

Infanticide as a male reproduction strategy

Summary

The effort of any living organism is to breed and pass its genes to the next generation. We can observe so-called male infanticide in males of some animal species, which is probably a reproductive strategy but there are other hypothesis of its function. The goal of this theses is to describe strategies used by males in selected species, primates, equids and felines. In addition, what tactics and counterstrategies did females evolve to prevent themselves from infanticide. The most often interpreted hypothesis is the hypothesis of sexual selection and this hypothesis proved to be the most likely. By committing infanticide, the male speeds up the female's sex cycle, reduces competition for his own broods, he gains higher position in the group faster, thereby he increases the mating opportunity, facilitates the female dispersal in multi-males groups and prevents investments in strange infants. The hypothesis of predation can not be definitely denied because some males actually eat the infants, partly even completely, thereby they can get supply of nutrients. The hypothesis interpreting infanticide as a by-product of aggression can not be excluded as well, but this hypothesis is not beneficial for males at all. Females are not just passive recipients of infanticide. For their defenses, females can choose from attacking, leaving the group, promiscuous behaving (polyandrian mating), Bruce's effect, eventually leaving to seclusion and avoiding conflicts. In conclusion, although literature does not entirely disprove the possibility of committing infanticide for predation or by aggression, the hypothesis of sexual selection appears to be the key to this strategy.

Keywords: behavior, male infanticide, strategy, reproduction, aggression

Obsah

1	Úvod.....	1
2	Cíl práce	2
3	Literární rešerše.....	3
3.1	Tinbergenovy otázky.....	3
3.2	Reprodukce	3
3.2.1	Fitness jedince.....	3
3.2.2	Přírozený výběr.....	4
3.2.3	Infanticida	5
	Agrese	5
	Zranění	6
	Obrana rezidentních samců.....	7
	Riziko infanticidy.....	7
3.3	Samčí infanticida.....	9
3.3.1	Samčí infanticida u Kočkovitých šelem (<i>Felidae</i>)	9
	Kočkovité šelmy žijící ve smečce	9
	Kočkovité šelmy žijící soliterně.....	11
	Kočkovité šelmy žijící ve smečce i soliterně	13
3.3.2	Samčí infanticida u primátů (<i>Primates</i>).....	15
	Hulmani	16
	Guarézy	18
	Paviáni čakma	19
	Gorily	22
3.3.3	Samčí infanticida u koňovitých (<i>Equidae</i>)	23
	Koně	24
	Zebry	24
3.4	Samičí anti-strategie.....	27
4	Závěr	30
5	Seznam literatury	31

1 Úvod

Cílem každého živého organismu je rozmnožit se a předat své geny další generaci. Samci některých druhů se uchýlili k poněkud drastičtější metodě, jak se co nejrychleji rozmnožit a to právě k infanticidě, tedy zabití mládřat vlastního druhu, ovšem cizího samce. Nad zcela přesným důvodem páchání samčí infanticidy se vědci stále nemohou shodnout. Existují tři hypotézy, které se snaží vysvětlit příčinu. Ta první tvrdí, že se zřejmě jedná o chování bez specifické funkce, které lze vysvětlit už na proximální úrovni, druhá, že jde o přeorientovanou agresi a třetí ji označuje jako reprodukční strategii. Ve své bakalářské práci se zabývám třetí hypotézou, kdy samci využívají infanticidu jako strategii k rozmnožení a porovnávám ji s ostatními hypotézami.

2 Cíl práce

Cílem práce je shrnutí poznatků, proč se infanticida vyskytuje a jaké jsou hypotézy důvodu výskytu. Cílem je popsat strategie používané samci napříč vybranými druhy, konkrétně druhy primátů, koňovitých a kočkovitých šelem a jaké výhody a nevýhody pro ně tyto strategie představují. Cílem je uvést konkrétní případy infanticidy a porovnat je s hypotézami. Dále bych chtěla uvést, jaké taktiky a protistrategie naopak vyvinuly samice při snaze infanticidě zabránit.

3 Literární rešerše

3.1 Tinbergenovy otázky

Nikolas Tinbergen (1963) zdůraznil tzv. 4 otázky „proč“. Jedná se o způsoby, kterými můžeme nahlížet na chování zvířete v přírodě. První otázka je z hlediska příčiny, neboli jaká je mechanická příčina určitého chování. Druhá otázka se zabývá vývojem či ontogenezí. Třetí se zabývá adaptivními výhodami či funkcemi a čtvrtá se týká evoluce. Obecně dělíme příčiny na proximální a ultimátní. Proximální příčina neboli „jak“ z vývojového hlediska sleduje ontogenezi, z hlediska popisného potom funkčnost a mechanismy. Ultimátní příčiny pokládají otázku „proč“. Z hlediska vývoje se jedná o fylogenezi a z popisného hlediska se zaměřuje na evoluci, adaptaci k prostředí, původní chování, co způsobilo změny apod. Tato práce se soustředí právě na ultimátní příčiny, tj. na 3. a 4. Tinbergenovu otázku (Tinbergen, 1963).

3.2 Reprodukce

3.2.1 Fitness jedince

Fitness jedince udává zdatnost organismu předat své geny následující generaci (Flegr, 2006). Hamilton (1964) tvrdí, že jedinci, co se týče reprodukce, pomáhají přednostně svým příbuzným. Tento jev nazýváme altruismus a můžeme ho také označit jako příbuzenský výběr, tzv. kin selection. Hamiltonovo pravidlo, označované jako $rB > C$, kdy C značí pro jedince costs, neboli náklady a B naopak benefits, neboli prospěch a r udává koeficient příbuznosti. Jedinec tedy zvažuje mezi náklady a prospěchem a vybírá si jak se zachovat, aby to pro jeho fitness bylo co nejprospěšnější. Jedinci jsou vyvinuti tak, aby svoji fitness zmaximalizovali. Biologickou zdatnost Hamilton (1964) rozdělil na inkusivní a eksklusivní. Exklusivní fitness je fitness pouze samotného organismu, kdežto inkusivní už zahrnuje i zdatnost příbuzných, je také základem příbuzenského altruismu. Například pro populace lva praktiky infanticidy nejsou výhodné, ale pro jednotlivce zcela určitě. Infanticida se tedy nejspíše vyvinula jednoduše proto, že benefit pro lva převažuje nad ztrátami lvice (Krebs a kol., 2012).

V přírodě ale nemůže přežít každý živočich. Vždy jsou někteří jedinci ve výhodě a někteří naopak v nevýhodě. Například jedinci se světlejším zbarvením mohou v určitém prostředí být pro své predátory dokonale maskovaní a přežívat, ale v jiném prostředí budou okamžitě zlikvidováni a přežijí jen jedinci s tmavším tělem. Zde tedy zasahuje jev zvaný přirozený výběr, který selektuje jedince podle jejich fenotypu (Zrzavý a kol., 2004).

3.2.2 Přirozený výběr

Tento výběr má dva základní typy, přírodní výběr a pohlavní výběr (Zrzavý a kol., 2004). Pro každou samici, která je ochotná pářit se, připadá mnoho reprodukceschopných samců. Reprodukční úspěšnost samce je limitována jeho přístupem ke spáření, selekce v tomto případě přihlíží k vlastnostem, které samce zvýhodní vůči ostatním samcům právě k zapůsobení u samic. Těmito vlastnosti jsou z hlediska evoluce například velikost těla, či jak je samec vybaven k případnému boji.

Úspěch samičí reprodukce je obvykle limitován přístupem ke zdrojům, které by zvýšily počet potomků, které zplodí. Čím komfortnější má samice podmínky, jako je dostatek potravy a vody, dobrá konstituce těla apod., tím více potomků může zplodit, protože je schopna je dostatečně kojit. Z hlediska páření obvykle samice netrpí na nedostatek samců. Samice mohou dokonce svoji reprodukční úspěšnost zvýšit preferovaným pářením s kvalitnějšími samci s vynikající životaschopností. Avšak pouze za předpokladu, že je tato vlastnost dědičná a že ji samice vůbec dokáže v samci indikovat (van Schaik et Janson, 2000).

Samičí preference vůči konkrétnímu samci a samčí zájem o páření se však rozcházejí. Přirozený výběr preferuje ty znaky samce, které mu usnadní páření se samicemi, které ho nepreferují, zatímco pohlavní výběr jako takový nechává samici vybrat si samce, který odpovídá jejím představám a preferencím. Tento konflikt mezi pohlavími je známý jako „arms race“, kdy jsou upřednostňovány samčí rysy, které jim umožňují pářit se samicemi a samicím zase vlastnosti, které jim umožní tyto samčí techniky překonat. Jedním z příkladů „arms race“ je splašený výběr, kdy samice preferuje barevněji výraznější samce, kteří jsou pro ni atraktivnější (van Schaik et Janson, 2000). Tam, kde samci dosáhnou nadvlády nad samicemi, může dokonce docházet k sexuálnímu nátlaku. Smuts (1993) definoval sexuální nátlak jako použití síly, nebo jen hrozby použití síly samcem, jejíž funkcí je umožnění samce spářit se s plodnými samicemi a tím snížení pravděpodobnosti že se samice spáří s jiným samcem.

Nejvíce zřetelným vyjádřením sexuálního nátlaku u savců, konkrétně u primátů je harašení atraktivních samic, vynucené páření a také infanticida. Můžeme tedy infanticidu považovat jako jeden z komponentů téměř všudypřítomných mezipohlavních konfliktů (van Schaik et Janson, 2000).

3.2.3 Infanticida

Samčí infanticida je termín označující zabití mláděte dospělým samcem vlastního druhu (Pluháček et Bartoš, 2007). Jako její příčiny se uvádějí odlišné interpretace: že infanticida je adaptivní chování, které poskytuje přínosy pro pachatele (Hrdy a kol. 1995) nebo že je to neutrální nebo dokonce patologické chování (Sussman a kol., 1995). Nejdůležitější je hypotéza sexuální selekce, která označuje infanticidu jako reprodukční strategii, která zlepšuje fitness samců tím, že zvyšuje jejich příležitost mít potomky (Hrdy, 1979).

Infanticidní samci by měli získat reprodukční výhodu za předpokladu, že: (1) úmrtí potomstva zkrátí období mezibřezosti matek; (2) existuje malá pravděpodobnost, že pachatelé jsou příbuzní s jejich oběťmi; a (3) samci zvyšují své šance pro páření a plození dalšího potomstva. Hypotéza predace naznačuje, že infanticida je prostě jen mechanismem pro zajištění potravy. Tvrdí, že pachatelé by měli zkonzumovat mláďata, která zabijí. Hypotéza o konkurenci zdrojů předpokládá, že infanticida poskytuje pachatelům nebo jejich potomkům zvýšení přístupu zdrojů. Podobně jako hypotéza predace předpovídá, že infanticida se zvýší, pokud jsou zdroje omezené, např. jako je nedostatek potravin nebo vysoká hustota osídlení prostředí. Existuje však i alternativní hypotéza, která infanticidu označuje pouze jako neadaptivní výsledek chaosu vzniklý např. při přebírání smečky novým samcem (Krebs et col., 2012).

Agrese

Infanticida bývá označována i jako vedlejší produkt samčí agrese, kterou samci vyvíjejí při bojích o novou skupinu, či ve skupinách, v nichž není jasně nastavená hierarchie a vyskytuje se nestabilita v hodnotách samců. Agrese samců vůči samicím vede k předpokladu zvýšení jejich šancí na páření a zabití mláděte je bráno jako vedlejší efekt, protože mládě samci brání před stykem se samicí. Několik studií provedených na primátech popisuje právě zvýšenou agresi samců k samicím a tímto tuto domněnku potvrzují. Například Dian Fossey provedla studii na gorilách a Sarah Blaffer Hrdy na hulmanech. Proto je možné, že některé

případy infanticid jsou skutečně jen neúmyslným zabitím. Nicméně, tato hypotéza má několik úskalí. Zaprvé, nepředpokládá se, že by samice s mládřaty byly napadány více, než samice bez mládřat. Ačkoliv Ross (1993) popsal, že infanticidní samec obtěžoval i samici bez mládřat. Zadruhé, ve většině případů jsou útoky samců na mládřata velmi řízené a nepředcházejí jim projevy agrese. Zatřetí, útoky na mládřata nejsou neobvyklé a začtvrté, v mnoha případech byly útoky samců nevyprovokované a proběhly během období nízkého výskytu agonistického chování. Některé reporty zdůrazňují, že samci okamžitě přestávají napadat samici poté, co je mládě „odstraněno“, čímž se podporuje názor, že je to právě mládě a ne samice, kdo v samici agresivitu vyburcuje. V některých případech ztráta mláděte naopak vyvolá agresivitu nejen u matky, ale i u příbuzných samic, které dále napadají infanticidního samce. Ať už agrese ustane po zabití mláděte, nebo nadále pokračuje, výsledek je stejný – samice se dříve vrátí do reprodukční způsobilosti a samec získává přístup ke kopulaci. Přirozený výběr tudíž toto chování podporuje (van Schaik et Janson, 2000).

Zranění

Je samozřejmostí, že během infanticidy a s ní spojených bojů dochází k menším či větším zraněním obou pohlaví. Pokud se poraní samec, může vážnost jeho zranění negativně ovlivnit jeho schopnost dále vést smečku či harém, čímž může dojít ke snížení samcovy reprodukční výhody. Zranění jsou častěji popisována u samic, a to jak u matek, tak rovněž u příbuzných samic, která mládřata brání. Poranění nebývají nijak závažná, ale pokud dojde k závažnějšímu zranění samice, její rekonvalescence negativně ovlivňuje délku mezibřezosti a tím i výrazně neguje přínos pro infanticidního samce. Dimorfismus podle všeho nemá na pravděpodobnost vzniku zranění vliv, jelikož se infanticida vyskytuje i u druhů, kde mají samci stejnou velikost jako samice, či jsou dokonce menší, což potvrzuje domněnku, že si samci pečlivě vybírají situace, kdy infanticidu spáchat, aby ztráty byly co nejmenší a stejně tak samice mají tendenci se riziku vyhnout. Pro zajímavost jsou například u hulmanů nejvíce vehementními obránci starší samice, které však zastávají „tetičkovskou“ funkci a potenciální zranění pro ně znamená menší ztrátu vlastní fitness (van Schaik et Janson, 2000).



Obr. 1 Souboj samců. (Zdroj: <https://www.collegemagazine.com/>)

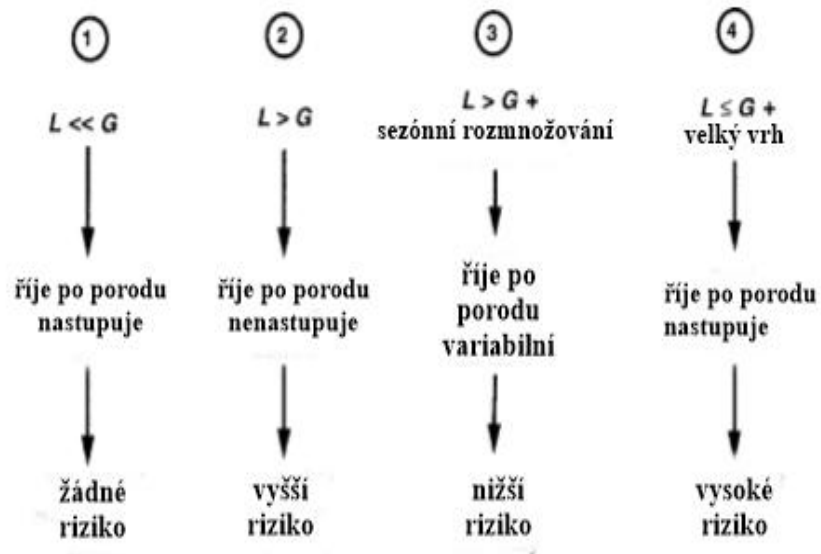
Obrana rezidentních samců

Nepřítomnost samce ve skupině je velmi často příčinou infanticidy. Přítomnost samce – otce hraje důležitou roli v ochraně mlád'at, a to buď přímo aktivní obranou, nebo nepřímo zabraňováním přistěhovaectví nových samců. Samci jsou při obraně mlád'at mnohem úspěšnější než samice. Jsou větší, mohutnější a mají více času být ostražití, jelikož se samice věnují mlád'atům. Také mohou způsobit daleko větší zranění.

Samci mají k obraně skupiny značnou motivaci, zejména pokud jde u primátů o mnohosamcovou sociální strukturu. Samci na této vrcholové pozici mají pouze krátký čas a možnost se aktivně rozmnožovat se samicemi, tato výsada jim může být prakticky kdykoliv odebrána, je tedy v jejich vlastním zájmu si tuto pozici udržet co nejdéle a zplodit za tuto dobu co nejvíce potomků (van Schaik et Janson, 2000).

Riziko infanticidy

Van Schaik (2000) zdůrazňuje, že poměr mezi délkou březosti a laktace výrazně ovlivňuje riziko infanticidy. Stejně jako poměr mezi délkou březosti a mezibřezosti. Dlouhá závislost mláděte na matce výrazně zvyšuje riziko. Čím více času musí matka věnovat kojení mláděte a čím déle trvá vývoj mláděte, tím rychleji musí infanticidní samec život mláděte ukončit a uvést samici zpět do říje.



Obr. 2 Schéma závislosti poměru laktace a gestace vůči riziku napadení infanticidním samcem. (Zdroj: van Schaik et Janson, 2000)

Případ 1 ve schématu naznačuje, že samicím, u kterých nastává po porodu říje, nehrozí žádné riziko. V případě 2, kdy říje u samic nenastupuje, hrozí větší riziko napadení. V případě 3 je říje ovlivněna sezónou a samicím příliš vysoké riziko nehrozí. V případě 4 samice po porodu říjí nemají a zároveň mají velký počet mláďat ve vrhu. Hrozí jim vysoké riziko napadení infanticidním samcem.

Janson a van Schaik (2000) uvádějí, že dokonce i forma stravy ovlivňuje riziko. Frugivorní primáti, u kterých se kvůli ovocné složce potravy ještě více prodlužuje vývin mláďat, čelí vyššímu riziku infanticidy, protože mládě je na matce závislé déle. Ostatní druhy primátů (listožraví, hmyzožraví) tolik ohroženi nejsou.

Pohlavní dimorfismus může hrát také velkou roli. Pokud je samec výrazně větší než samice, jeho síla a velikost mu usnadní napadení matky i mláděte. Můžeme tedy očekávat vyšší míru infanticidy u druhů, kde je samec větší.

Některé samice se mohou rozhodnout dobrovolně ze skupiny, harému či smečky odejít. Toto rozptýlení pro ně může znamenat riziko napadení infanticidním samcem, protože se samice vzdálí od ostatních samic, které by ji v případném boji mohly pomoci. Naopak ale tato samice může přijít do skupiny, kde je místní samec mnohem lepší protektor a zajistí samici lepší ochranu. Toto migrování však rozhodně není primárním důvodem pro snahu vyhnout se infanticidě, ale jedná se spíše o snahu samice zabránit inbreedingu (van Schaik et Janson, 2000).

V populacích, kde se vyskytuje jen jeden samec v celé sociální struktuře je konkurenceschopnost samců vysoká. V této struktuře se páří pouze jeden samec a pouze on má to právo předávat svoje geny dalším generacím a právě z tohoto důvodu je zde mnohem větší riziko výskytu infanticidy. Každý samec má totiž snahu dostat se na jeho místo.

Udává se, že u horských goril se zpozorované případy infanticidy vyskytovaly mnohem více u skupin s jedním samcem a mláďata byla ohrožená mnohem více, než mláďata ve skupinách, kde bylo samců více. Velká většina napadení infanticidním samcem u hulmanů proběhla rovněž u skupin s jedním samcem. Celkově se tedy dá říci, že mláďata ve skupinách s více samci trpí menším rizikem. Předpokladem pro tuto skutečnost je, že ve skupinách s více samci probíhá polyandrijní páření, které snižuje pravděpodobnost otcovství dominantního samce. Většina samců si myslí, že mládě je jejich, protože se se samicí již spářili, nemají tedy důvod mládě zabít.

Samec, který býval v mnohosamcové skupině dominantní, o své privilegium už přišel, avšak skupinu neopustil, podle předpokladů na nově narozená mláďata také útočit nebude a bude je bránit proti nově přichozím samcům. Předpokládáme totiž promiskuitu samic, které se s tímto samcem budou nadále pářit. Tato promiskuita může též zajistit, že samec, který je ve skupině nový, avšak se samicemi se pářil ještě předtím, než zaujal pozici dominantního samce, nebude útočit na mláďata, protože rovněž nemá jistotu otcovství. Strategie promiskuity je tedy pro samice velmi výhodná (van Schaik et Janson, 2000).

3.3 Samčí infanticida

3.3.1 Samčí infanticida u Kočkovitých šelem (*Felidae*)

Kočkovité šelmy žijící ve smečce

Mezi nejznámější kočkovitou šelmou žijící ve smečce patří lev (*Panthera leo*). Hierarchie u lvů představuje smečku, kterou brání samec a několik samic, které jsou si vzájemně příbuzné. Jedná se o matky, dcery, sestry, sestřenice atd. Všechny samice vyrůstají v jedné smečce (Krebs et col., 2012). Počet jedinců ve smečce se pohybuje v rozmezí 4-37 jedinců, přičemž je smečka dále dělena na menší jednotky o cca 5 jedincích. Samice v těchto jednotkách spolu spolupracují nejen při lovu, ale i při obraně mláďat při napadení nově přichozím samcem (Nowak, 1999).

Brian Bertram (1975), který se zabýval reprodukčním chováním lvů, si povšimnul jedné zajímavosti, co se týče chování lvů ve smečce, je jí synchronní estrus samic.

Lvi se mohou pářit po celý rok, přestože se samice v různých smečkách rozmnožují v různou dobu roku. V rámci jedné smečky mají ale samice tendenci dostat se do estru ve stejný čas. Mechanismem tohoto jevu je zřejmě vliv feromonů na estrální cykly. Jednou z adaptivních výhod estrální synchronizace je, že se jednotlivé vrhy mláďat narodí ve stejnou dobu a synchronně narozená mláďata s větší pravděpodobností přežijí. Dalším výhodou je zejména společné kojení od laktujících samic. Toho mláďata využívají zejména v době, kdy jsou jejich vlastní matky na lovu a mléko vlastní matky tedy není k dispozici (Bertman, 1975).

Lvice je polyestrické zvíře, má tedy říji vícekrát do roka. Obvykle jsou to čtyři dny. Březost trvá 100-119 dní a rodí se jedno až šest mláďat, obvykle však jen tři až čtyři. Narozené mládě váží 1300g a již po porodu může mít otevřené oči, nebo je otevírá až po pár dnech. První tři měsíce mláďata následují svou matku. Odstav probíhá ve věku šesti až sedmi měsíců. Kolem jedenácti měsíců se lvíčata začínají učit lovit a až kolem věku třiceti měsíců jsou schopna se osamostatnit (Nowak, 1999).

Samci dosahují pohlavní dospělosti ve věku dvou let, páří se však až ve věku čtyř až pěti let, zejména kvůli tomu, že nejsou dostatečně velcí a tudíž nemají příležitost převzít smečku a mít tak šanci se rozmnožit. Od narození až do zhruba 3 let přebývají ve smečce se svou matkou. Po dosažení 3 let smečku opouštějí a vydávají se na kočovný život savanou ve snaze najít si novou smečku a převzít ji od slabšího samce. Je známo, že samci, kteří opouštějí smečku před dosažením věku 31 měsíců velmi často uhynou bez ohledu na jejich věk či konstituci.

Příchod nového lva do smečky zapříčiní často odchod dospělých samců a úhyn lvícat – infanticidu. Pokud je původní samec nucen opustit svoji smečku, je pro něj přemístění se do jiné smečky velmi riskantní a zahrnuje různé přímé i nepřímé ztráty.

U teritoriálních druhů je potenciál rizika spojený právě s přemístěním z místa, kde vyrostli do míst, kde se mohou úspěšně rozmnožit, avšak odchod více jedinců může znamenat výhodu, poněvadž větší skupina např. lvic či lvích bratrů obvykle přemůže menší skupinu. Větší skupina tedy svým počtem zvyšuje pravděpodobnost získání území.

Příchozí samec též k odchodu nutí i dospívající samce a lvice, které ještě nedosáhli pohlavní dospělosti. Tito jedinci buď ze skupiny odcházejí, nebo je čeká smrt. Uvádí se, že právě příchod nového samce je příčinou toho, že dochází k rozptýlení mnoha věkových kategorií (20 – 65 měsíců) a frekvence příchodu nových samců do smeček může být ještě více

zhoršena antropogenními vlivy jako je například konflikt domorodců s lvy, nebo trofejní lov. Pokud však do stabilní smečky nový samec nepřijde, dochází k rozptýlení mláďat později a jejich šance na přežití a reprodukční úspěch se zvyšuje (Elliot et col., 2014). Pokud jsou tyto lvi úspěšní, v nové smečce poté přetrvávají průměrně dva až tři roky, dokud se jinému samci nepodaří smečku jim přebrat (Krebs et col., 2012).

Samice může rodit každých 18 až 26 měsíců (Nowak, 1999). Pokud má mláďata, je schopná kopulace až za 25 měsíců (560 dní) po porodu, po ztrátě koťat však již za 9 měsíců (224 dní). (Krebs et col., 2012). Při ztrátě celého vrhu koťat je schopna se opět spářit již po pár dnech (Nowak, 1999).

Benefit pro samce, který právě přejal smečku a zabil mláďata, spočívá v opětovném uvedení samice do říje. Sexuální aktivita samic je nejintenzivnější právě během prvních měsíců po převzetí smečky samcem. Samice aktivně vyhledávají páření s více samci a to zřejmě vyvolává soutěživost mezi různými samci.

Výsledkem různých soubojů bývá, že větší a silnější samec se postupně stává rezidentním. To je výhodou pro samice, kterým samec zajišťuje ochranu mláďat po dobu alespoň 2 let, protože pouze velcí samci jsou schopni smečku bránit tak dlouho dobu, tedy dokud mláďata nedospějí. Vysoká sexuální aktivita samic tak podněcuje rivalitu mezi samci a tak se do vedení smečky dostávají jen ti nejlepší ochránci (Krebs et col., 2012). Po porodu má samice ještě jednu říji, která slouží pro případ, že by mláďata nepřežila, znovu však již nezabřezává (van Schaik et Janson, 2000).

Kočkovité šelmy žijící solitérně

Levharti (*Panthera pardus*) jsou teritoriální masožravci, kteří vykazují polygynní způsob rozmnožování. Stejně jako tygři, i levharti se setkávají pouze v době páření a jen zřídka spolu zůstávají nějakou dobu po něm.

Teritorium samců zasahuje obvykle do teritorií několika samic a obě pohlaví svá teritoria brání proti průniku jedinců stejného pohlaví. Samice poprvé rodí před čtvrtým rokem života a jsou schopné se rozmnožovat celý rok. Vrhly se rodí po 90 až 160 dnech a obsahují 1 až 3 (až 4) koťata, o která se starají výhradně samice. Mláďata jsou držena v dunách mezi hustou vegetací nebo v puklinách skal po prvních 6 až 8 týdnech. Poté doprovází matku na loveckých výpravách a učí se zabíjet a přežít v divočině. Kojenecká úmrtnost je vysoká, pouze 37 % mláďat přežívá na místech téměř úplně izolovaných od antropogenních hrozeb.

Po odstavu mládřat se mladé samice snaží vytvořit své teritorium na území sousedící s jejich matkou, kdežto samci se rozptýlí daleko od svého rodiště. Z pozorování vyplynulo, že levharti jsou při páření spolu obvykle 3 dny, kdy dochází až 300 krát ke kopulaci. U samců je známo, že zabitá mládřata velmi často i pozřou.

Byly zpozorovány i dva případy, kdy pozůstatky, které samec zanechal, později pozřela i samice (Balme et col., 2013).



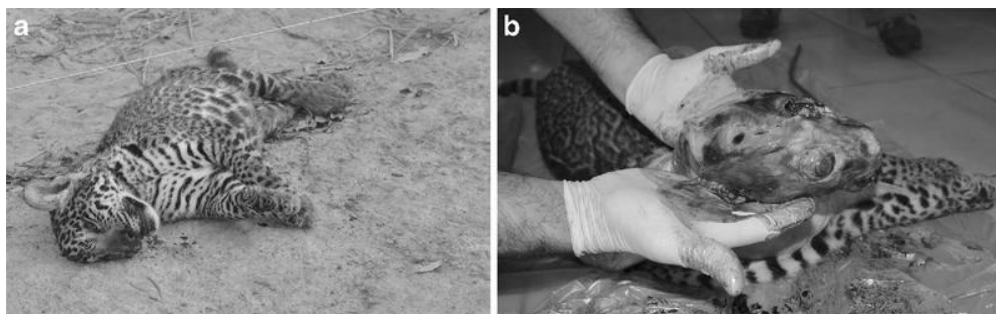
Obr. 3 Samec levharta (*Panthera pardus*) páchající infanticidu. (Zdroj: Balme et Hunter, 2013)

Ve většině případů provede infanticidu samec, který je na daném území rezidentní. Velmi málo ji provádí mladí nezkušení samci (Balme et Hunter, 2013).



Obr. 4 Zbytky těla mláděte leoparda částečně zkonsumované infanticidám samcem (Zdroj: Guy Balme)

Věk samice může ovlivnit i reprodukci, co se infanticidy týče. Samice, jež mají s infanticidou zkušenost, mají větší snahu se samcům, kteří v minulosti infanticidu spáchali, vyhnout. Mladší samice si takový pozor nedávají (Balme et Hunter, 2013).



Obrázek 5 Mládě jaguára (*Panthera onca*). Vlevo tělo nalezené asi 100 m od místa napadení. Vpravo fotografie z pitvy, kdy výsledky naznačily, že mládě bylo smrtelně pokousáno do lebky a utrpělo zlomeniny. Toto zranění je v souladu s typickým vzorcem zabíjení u jaguárů. (Zdroj: Tortato et col., 2016)

Kočkovité šelmy žijící ve smečce i solitérně

Jako solitéři, ale i ve skupinách, mohou žít zdivočelé populace koček domácích. S infanticidou se u nich setkáváme výhradně jen u populací, které buď žijí venku, nebo mají přístup ven (Pontier et Natoli, 1999).

U zdivočelých koček ve městě je typické soužití několika samců a několika samic. Samci sdílejí společné teritorium a všichni mají šanci se pářit. Jednotlivé samice pak během své říje vystřídají několik samců nejen ze stejné skupiny, ale i z cizí. Samci se při námluvách neperou a samice spolu spolupracují při obraně a výchově potomstva. Jelikož se může pářit kterýkoliv samec, otcovství nikdy není jisté. Samice tolerují ve svém okolí i cizí samce, což zapříčiní další příležitost pářit se. To vše může být důvodem, proč je výskyt infanticidy u těchto populací tak nízký. Nicméně, potenciální úrovně infanticidy jsou pravděpodobně podceňovány, protože kořata jsou většinou zabita již rodiči, tudíž se pravděpodobnost k infanticidě značně snižuje.

Infanticida byla však zpozorována u dvou venkovských populací ve Francii. Rozšíření zdejších samic souvisí s osídlením lidskou populací. Samice žijí samotářsky nebo v malých skupinách až do 7 jedinců, včetně starších mláďat a někdy i samců. Většina samců se po dosažení pohlavní dospělosti osamostatní, zatímco samice jsou filopatrické, zůstávají tedy v okolí svého narození.

Při infanticidě je postup zabítí mláděte je stejný jako u lvů *Panthera leo*, samec tedy drží koťata za zuby na krku a silně je protřepává. Koťata okamžitě hynou a samec nechává tělo neporušené pouze s ránou na krku. Byl však pozorován i případ, kdy byla koťata usmrcena kousnutím do břicha a poté částečně pozřena (Pontier et Natoli, 1999).

Předpokládá se, že kocouři provádějí dvě taktiky: jedna spočívá v investování času do dvoření a páření se samicemi žijícími v jejich teritoriu a druhá taktika zahrnuje putování při hledání samic v teritoriích jiných kocourů. Ve druhé situaci je pro samce výhodné, aby se stal infanticidním a tím zvýšil pravděpodobnost produkce vlastního potomstva. Zůstává otázka, proč u samců venkovních koček nedojde k rozšíření taktiky infanticidy. Jedním důvodem může být množství úrazů, které se samcům mohou při bojích stát. Za druhé, kočky mají dva vrcholy sexuální aktivity. Pro samce je tedy výhodné taktiku infanticidy provádět pouze při prvním vrcholu. Kdyby byla mláďata povražděna i při druhém vrcholu, druh jako takový se nebude rozrůstat, nezvýší se tedy populace. Nízký výskyt infanticidních případů u kocourů domácích koček naznačuje, že infanticida není samčí reprodukční taktikou, jak bylo popsáno u lvů. Při domestikaci koček zřejmě došlo k narušení biorytmů a sociální struktur. Dalo by se tedy předpokládat, že infanticida u venkovských koček je zbytkem původního vzorce. Současně, jelikož není známo, že se u divokých koček vyskytuje infanticida, je možné, že infanticida není běžným znakem u divokých koček.

Závěrem lze formulovat tři hypotézy: (1) infanticida je pozůstalá reprodukční taktika samčího pohlaví v původním prostředí; (2) podmínky ve venkovském prostředí vytvořily selektivní tlak podporující polymorfismus pro vývoj infanticidy; (3) infanticida je abnormální chování způsobené okolními podmínkami, jako je např. narušení lidskou činností. Různé vzorce infanticidy zjištěné ve venkovských a městských populacích vs. výskyt infanticid u venkovských koček naznačuje, že infanticida může být považována spíše za behaviorální taktiku než specifický rys biologie populace koček (Pontier et Natoli, 1999).

3.3.2 Samčí infanticida u primátů (*Primates*)

Mezi primáty funguje mnoho sociálních struktur. Ale i jeden určitý druh se může vyskytovat v jednosamcové, ale i mnohosamcové struktuře. Například v případě hulmanů posvátných (*Presbytis entellus*), u kterých byla infanticida poprvé sledována a popsána (Hrdy, 1979), je nejčastější jednosamcová struktura. U jiných druhů hulmanů však může struktura kolísat od mnohosamcové, přes jednosamcovou až po párovou. Záleží na podmínkách prostředí (Vančata, 2003).

Je prokázáno, že stejně jako u jiných druhů, se samice po zabití mláděte po krátké době vrátí zpět k sexuální aktivitě. Infanticidní samci ve většině případů zůstávají rezidentními samci ve skupině a páří se s matkami zabíjených mláďat. Stanou se z nich alfa samci ve mnohosamcové skupině, či jsou jen jediným samcem ve skupině (Borries et al., 1999). Feh a Munkhtuya (2007) poznamenávají, že infanticidní samci produkují mláďata rychleji, než samci, kteří infanticidní chování nevyužívají.



Obr. 6 Věšťan černý. Vlevo samec starý jeden až dva týdny. Uprostřed stejně stará samice. Vpravo tříměsíční mládě nalezené s pokousanou hlavou, jehož matka sedí opodál. (Zdroj: <https://www.researchgate.net/>)

Hrdy (1979) ve své práci poznamenala, že infanticida se více vyskytuje u těch druhů primátů, kteří ve své stravě upřednostňují listy. Oproti tomu u frugivorních primátů, v jejichž jídelníčku převládají plody a ovoce, je podle všeho výskyt infanticidy menší. Tato skutečnost je zvláštní, protože doba závislosti mláděte na matce je delší u frugivorních primátů, vyšší riziko a výskyt infanticidy bychom tedy měli předpokládat spíše u nich. V návaznosti na tuto skutečnost naznačuje se také, že infanticida je také limitována velikostí skupiny, kdy je větší výskyt u velkých skupin folivorních druhů. Riziko infanticidy, bez ohledu na druh přijaté potravy či velikost skupiny, může značně snížit výskyt samce, který je schopný bránit svoji skupinu včetně přítomných mláďat (van Schaik et Janson, 2000).

Hulmani

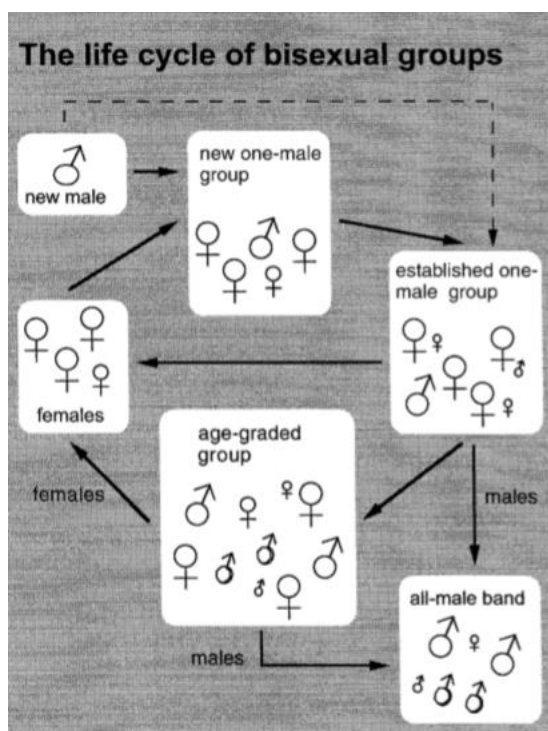
Hulman posvátný (*Presbytis entellus*) patří mezi první primáty, u nichž Sarah Hrdy v roce 1977 poprvé popsala infanticidu způsobenou dospělými samci. Většina případů byla popsána u skupin s jedním samcem a k infanticidě docházelo po příchodu nového samce (van Schaik et Janson, 2000). Ripley (1980) poprvé popsal infanticidu u mnohosamcových skupin.

Obecně se dá očekávat, že se infanticida bude více vyskytovat u jednosamcových skupin. Tuto teorii podporuje i studie u goril horských, u kterých je rovněž nižší výskyt infanticidy u mnohosamcových skupin oproti skupinám s jedním samcem. Nižší výskyt infanticidy je zaznamenán i u některých druhů makaků a pavíánů (van Schaik et Janson, 2000).

Proč je tedy infanticida méně obvyklá u mnohosamcových skupin oproti skupinám s jedním samcem? Samci vyskytující se ve skupinách s dalšími samci mají díky promiskuitnímu chování samic víc příležitostí se pářit a být reprodukčně úspěšní. Díky tomu je otcovství jednotlivých mláďat nejisté a samci nemohou vědět, zda je mládě jejich, či ne. Jelikož se ale se samicí pravděpodobně spářili všichni samci, nemají důvod mládě zabít, mohlo by se totiž jednat právě o jejich potomka. Oproti tomu u skupin s jedním samcem má samec poměrně omezenou dobu k tomu být reprodukčně úspěšný a předat své geny. Nikdy totiž neví, kdy přijde nový samec a harém mu přebere. Snaží se tedy co nejdříve spářit se všemi samicemi a jak už jsme si řekli, nemá čas čekat, až samice mláďata odstaví, proto je nutné, aby je zabil a samici uvedl zpět do říje.

Nicméně, existují studie, kdy nejméně u dvou mnohosamcových skupin došlo poměrně k vysokému výskytu infanticidy. Tímto zřejmě vychází k vyloučení pravidla, které určuje výskyt infanticidy podle sociálních struktur skupiny. Riziko a výskyt infanticidy tedy můžou být ovlivněny i jinými faktory, než jen sociální strukturou.

Hulman ebenový (*Presbytis thomasi*) je jedním z mála druhů, u kterého samice sekundárně přecházejí do další skupiny. Samice ze skupiny odcházejí, pokud jejich mládě uhynie nebo i pokud je dostatečně nezávislé a matka ho může opustit. Díky tomuto chování lze na těchto hulmanech zkoumat, jaký má infanticida vliv na vytváření sociálních skupin a vztahů uvnitř nich. Samičí emigrace může zapříčinit i rozpad skupiny. Doba, po kterou je skupina funkční se tedy shoduje s dobou, kdy je samec v reprodukčním období. Skupiny tak procházejí typickým životním cyklem (van Schaik et Janson, 2000).



Obr. 7 Životní cyklus skupin *Presbytis thomasi*. (Zdroj: van Schaik et Janson, 2000)

Změny v chování samců a samic ve skupině během držení samcem byly zřídka popsány, jelikož vyžadují shromažďování dlouhodobých údajů k porovnání chování mezi skupinami. Samice využívají odchodu ze skupiny jako nástroje pro vyjádření volby, samci oproti tomu mohou tato rozhodnutí samic ovlivňovat pomocí nátlaku a agrese. Na druhou stranu, rezidentní samci by měli být schopní nátlaku jiných samců na samice zamezit.

V jednotlivých skupinách samice netvoří žádné koalice a dominantní vztahy jsou slabé nebo nejsou vůbec zřejmé. Samci i samice se rozptylují ze svých rodných skupin, přičemž je běžné, že samice se rozptylují opakovaně. V průměru samice mění samce každého čtyři a půl roku.

Počáteční fáze založení skupiny vznikne, když se sdruží několik samic okolo samce. Poté, co se začnou rozmnožovat, nastupuje relativně stabilní střední fáze. Během posledního roku samčího držení skupiny nastává pozdní fáze, kdy nakonec všechny samice starší tři let odcházejí hledat jiného samce. Skupiny se mohou vytvořit postupně, kdy se několik samic po delší době sjednotí a mohou také postupně zanikat, pokud jedna či více samic současně skupinu opustí. Skupina se také rozpadá při úhynu samce.

Infanticidu lze očekávat ve dvou případech. Buď během interakcí mezi skupinami nebo při převzetí skupiny novým samcem. U hulmanů ebenových lze rozlišovat dva typy interakcí

mezi skupinami. Při setkání dvou skupin je agresivní chování primární mezi samci. Druhou možností je případ samčí provokace. Samec z jiné bisexuální skupiny či celá samčí skupina tiše přistoupí ke skupině a náhle ji napadne. Provokace může být úspěšná, pokud byl samec schopný přiblížit se nepozorovaně bez povšimnutí. Pokusy o infanticidu byly pozorovány pouze u tohoto způsobu interakce, nikoli při setkání dvou skupin. Pokud samec napadne při interakci samici s mládětem, samice vždy mládě chrání, případně útočícího samce pronásleduje (van Schaik et Janson, 2000).

Guarézy

Guarézy (*Colobus*) jsou stromové opice živící se listy. Skupiny s jedním samcem jsou menší a skládají se z jednoho dospělého samce a dvou až šesti dospělých samic. Skupiny s více samci jsou větší. Jedna skupina obývá místo o rozloze až 84 hektarů (Nowak, 1999). Samice nemají vnější příznaky ovulace a páří se se samci po celý rok. Mláďata se rodí s bílým pláštěm a typického černo-bílého zbarvení dosáhnou kolem věku 3 až 4 měsíců. Samcovi, který do skupiny vstoupí jako nový, může převzetí skupiny trvat až jeden měsíc, někdy i déle (Sicotte et col., 2017).

Přestože van Schaik (2000) popsal, že infanticida se vyskytuje více u primátů, kde je ve skupině pouze jeden samec, studie z roku 2017 uvádí, že u pozorovaných skupin guaréz probíhala infanticida více u skupin s více samci.

Pokud je nový samec do skupiny zapojen rychle, samice nemají tendenci skupinu opouštět a rozptýlit se. Naopak, pokud samci trvalo zapojení do skupiny déle, jeho chování často provázela agrese a možná právě proto se samice rozhodovaly skupinu opustit. Schopnost samců získat a především udržet si skupinu souvisí s jejich dominancí, velikostí a vytrvalostí. V některých případech však na kvalitě rezidentního samce nezáleží a spíše záleží na jiných faktorech, například když skupinu napadá více samců, proti kterým už samec tolik šancí nemá (Sicotte et col., 2017).

Samci, které žijí v jednosamcových skupinách, jsou vystavováni mnohem nákladnějším situacím. Také vydávají mnohem hlasitější zvuky než samci v mnohosamcových skupinách. Jeden samec v jednosamcové skupině tedy může být pro samice mnohem „kvalitnější“ než samci v mládeneckých skupinách. Takový samec také může mnohem snadněji převzít skupinu než méně „kvalitnější“ samci. Sicotte (2017) také zdůrazňuje, že právě proto samice z mnohosamcových skupin oproti samicím z jednosamcových skupin po příchodu nového samce skupinu velmi často opouštějí. Vyhlídkou je jim nalezení skupiny se samcem tak

kvalitním, aby jim poskytl lepší azyl pro potomky, lepší ochranu ať už jich samotných, jejich potomků, nebo i celkovou ochranu území. Rozptýlení samicím umožňuje nejen nalézt novou skupinu s potenciálně lepším samcem, ale také jim sníží náklady spojené s nepokoji ve své staré skupině. Přísně filantropické samice jsou však omezené. Nicméně, ne všechny samice guaréz opouštějí skupinu, jelikož opuštění je spojeno s mnohými náklady. Patří mezi ně opoždění reprodukce, potenciální ztráta spojenců, snížený přístup k potravě a především riziko napadení predátorem při přechodu mezi skupinami. Skupinu opouštějí pouze samice bez mláďat. Předpoklad, že samice s mláďaty opouštějí skupinu společně s poraženým samcem není podporován. Samice naopak zůstávají ve skupině, což je překvapivé, protože jim hrozí obrovské riziko napadení jejich mláďat spojené s infanticidou (Sicotte et col., 2017).

Paviáni čakma

Stejně jako u ostatních druhů primátů, jsou mláďata v mnohosamcových skupinách méně ohrožena. Paviáni čakma žijí v jižní Africe ve velkých skupinách čítajících až 80 jedinců a složených z více samců a více samic (van Schaik et Janson, 2000).

Alfa samci dosahují mnohem větší reprodukční úspěšnosti než ostatní samci ve skupině, avšak doba jejich držení se na tomto postu je relativně krátká ve srovnání se samicím intervalem mezibřezosti. Průměrně je to méně než jeden rok. Samec, který se nově objeví ve skupině a dosáhne pozice alfa samce, stejně jako u jiných druhů urychluje cyklus samice zabitím jejích mláďat.

Collins (1984) udává, že vzorec infanticidních útoků mezi paviány pozorovanými v jeho studii byl v některých případech v rozporu s hypotézou sexuálního výběru. Například v jednom případě bylo infanticidám samcem napadeno mládě, které již bylo po odstavu, tudíž již neovlivňovalo cyklus jeho matky. Infanticida u paviánů čakma možná probíhá za trochu jiným účelem, než u jiných druhů primátů.

Samice vytvářejí se samci tzv. „přátelství“, což je jejich strategie pro snížení rizika infanticidy. Hierarchie ve skupině je organizována do lineární dominance, když jsou všechny samice podřízené samcům a v čele skupiny stojí alfa samec. Průměrná doba, po kterou si alfa samec dokáže udržet svoji pozici je 6,6 měsíce. Všichni mladí samci mají možnost ve své původní skupině zůstat až do dospělosti a nakonec i dosáhnout pozice alfa samce. Byl zaznamenán i případ, kdy nový samec zaujal post alfa samce již po týdnu.

Pozorován byl případ, kdy se skupina paviánů při překračování travního pole setkala se lvy. Skupina se rozběhla na dvě opačné strany, rozdělila se za hlasitých poplašných výkřiků a nakonec vyšplhala na nedaleké stromy. Asi o třicet minut později se paviáni vrátili zpět na zem a byli uvolněni, přestože o pár desítek metrů dál stále pobývali lvi, což víceméně znemožnilo opětovnému spojení skupiny. Po chvíli alfa samec začal pronásledovat a nahánět samice. Jedna ze samic, která byla zároveň prvorodičkou, utíkala i se svým mládětem. Samec ji sledoval kolem akáciového křoví, a když vyšel z druhé strany, v tlamě již držel mládě. Samice nadále křičela i spolu s dalšími paviány poblíž. Samec nakonec mládě pozřel. Žádná samice nepřišla na pomoc, což mohlo být částečně proto, že podskupina, ve které byla napadená samice a infanticidní samec, se vytvořila po setkání s lvy a nacházel se v ní jen jeden ze sedmi dospělých samců. Samec, se kterým tato samice udržovala „přátelství“ a který byl zároveň na druhé pozici v hierarchii, byl v této podskupině také, avšak neprovedl žádný čin, který by zabránil napadení mláděte. Se samicí byl viděn půl hodiny před napadením a byl dokonce zpozorován pár metrů opodál infanticidního samce, který mládě právě konzumoval (van Schaik et Janson, 2000).



Obr. 8 Samec paviána čakma zachycen pár minut poté, co chytnul a zabil mládě (Zdroj: van Schaik et Janson, 2000).

Během šestiletého studia této skupiny se narodilo 79 mlád'at, z toho jedno bylo narozeno mrtvé. Třicet mlád'at uhynulo před dosažením patnácti měsíců, dvě mlád'ata byla na konci studie mladší jednoho roku. V závislosti na osudech těchto dvou mlád'at byla mortalita u živě narozených mlád'at mezi 38 % a 41 %. Infanticida byla jednoznačně významnou příčinou úmrtnosti mlád'at v této populaci. Poměry pohlaví u novorozenců a mrtvých mlád'at se významně nerozlišovaly od poměru 1:1. Z celkem 79 narozených mlád'at bylo 42 samiček, 35 samečků a dvě mlád'ata nebyla identifikována. Z 29 mlád'at, která uhynula, bylo 18 samečků, 14 samiček a jedno mládě neznámého pohlaví. Průměrný věk mlád'at při zabití bylo 132,4 dní. Ze všech případů podezření na infanticidu bylo šest případů prvorodiček a šest případů samic, které již několikrát rodily. Vzhledem k tomu, že ve skupině bylo výrazně méně prvorodiček, lze vyvodit, že prvorodičky jsou mnohem více ohroženy infanticidami samci. Chování infanticidních alfa samců se odlišovalo. Tři z osmi samců, kteří se během studie stali alfa samci, se podíleli na všech pozorovaných infanticidách (van Schaik et Janson, 2000).

Hypotéza sexuálního výběru předpovídá, že samci zabíjejí jen jim nepřibuzná mlád'ata. V šesti pozorovaných případech nebylo pravděpodobné, že by infanticidní samec byl příbuzný s mládětem. Samci, kteří ve skupině již nějakou dobu byli, a stanou se z nich alfa samci, zabíjejí mlád'ata, která byla počata ještě před jejich dosažením této pozice. Tato skutečnost naznačuje, že samci jsou nějakým způsobem schopni hodnotit otcovství. Hypotéza dále předpovídá, že infanticidní samec poté kopuluje se samicí, jejíž mládě zabil.

Samice paviánů čackma pokračují v cyklu během jednoho až tří měsíců po uhnutí mláděte. Ve všech pozorovaných případech samci kopulovali se samicemi poté, co se jim cyklus vrátil. Jiná hypotéza, než hypotéza sexuální selekce není v tomto případě podporována. V některých případech samci mlád'ata částečně zkonsumovali, což může naznačovat, že samci zabíjejí mlád'ata kvůli zdroji potravy. Tento fakt ale nevyvrací hypotézu sexuální selekce, která neposkytuje informace o předpovědi, jak samec dál naloží s tělem mláděte.

Lze zvažovat hypotézu, že zabití mláděte je jen vedlejší produkt agrese mezi samci a samicemi. V jednom z pozorovaných případů jedno z mlád'at zmizelo během delší agresivní interakce uvnitř skupiny. V dalším případě bylo mládě smrtelně zraněno během setkání dvou skupin. Při těchto meziskupinových setkáních je zvýšený výskyt agrese zcela běžný. Tyto případy však také nevyklučují hypotézu sexuální selekce, neboť je třeba určit, zda kontext těchto událostí poskytuje infanticidnímu samci příležitost zabít mlád'ata či ne. Většina napadení totiž nebyla přímo zpozorována. Proto je důležité si uvědomit, že intenzivní křik paviánů, který je s těmito událostmi spojený, zpravidla spontánně vybuchl z jedinců, kteří byli do té doby klidní a uvolnění. Tyto výkřiky nejsou součástí eskalační agrese, ale jsou spíše

reakcí na zjevně náhlý infanticidní útok, který buď přímo probíhá, nebo je již ukončen. Dle dostupných údajů z této studie tedy vyplývá, že infanticidě nejlépe odpovídá hypotéza sexuální selekce (van Schaik et Janson, 2000).

Gorily

Stejně jako u jiných druhů primátů, i gorila utváří seskupení s jedním, nebo i více samci. Ve skupinách s jedním samcem mláďatům hrozí mnohem větší riziko napadení (van Schaik et Janson, 2000).

Rosenbaum a kol. (2016) uvádějí, že si povšimli značné změny chování mezi samicemi v jednosamcových skupinách a samicemi v mnohosamcových skupinách. Samice v jednosamcových skupinách, kde je pravděpodobnost otcovství stříbrohřbetého samce téměř 100%, tráví samice s mláďaty se samcem mnohem více času, než samice bez mláďat. U skupin s více samci si ale samice vybírají, se kterým samcem budou interakci preferovat. Před porodem mohou samice v mnohosamcových skupinách preferovat určité samce, po porodu však mohou vykazovat mnohem větší náklonnost k jiným samcům, dříve nepreferovaným. Důvodem může být opět podpora nejistoty otcovství a odrazení agrese. Starší mláďata (dva až tři roky) pak odrážejí preference jejich matek. 89% mláďat tráví více času se samci, s kterými jejich matka strávila nejvíce času v době, kdy byla mláďata mladší než rok. Pozorované nesrovnalosti mezi těmito dvěma strukturami pravděpodobně odrážejí různé úrovně poporodních mezipohlavních konfliktů. U skupin, kde je jistota otcovství a riziko infanticidy vysoké, se zájmy samic a samců vyrovnávají.

Trvalá asociace mezi samci a samicemi je vyvinutou strategií pro boj proti infanticidě jak u monogamních, tak i promiskuitních druhů. U monogamie sestavení páru v celém reprodukčním cyklu minimalizuje riziko infanticidy. V mnohosamcové struktuře je funkce vztahů mezi samci a laktujícími samicemi důležitou obranou proti infanticidě. Samice šimpanzů, goril, lvů, hulmanů, paviánů apod., všechny spoléhají na samce, který je rezidentní. Jeho úlohou je zajistit jim bezpečí nejen jejich mláďat, ale i jich samotných.

U promiskuitních druhů primátů mohou samice udržovat těsnou blízkost s ochránářským samcem a tím snížit riziko napadení nově přichozím samcem, nebo samcem, který ve skupině získal větší hodnost. Toto chování pozorujeme i u paviánů čakma. Samice si se samci udržují ve velmi blízkém svazku, často nazývaným „přátelství“, který využívají pro ochranu mláďat. Tyto vztahy se objevují po narození mláďete a přetrvávají do doby jeho úhynu. Po narození mláďete samice zvyšují čas strávený se samci, přičemž největší pozornosti

se dočkává jen jediný samec, který většinou je, ale nemusí být, otcem mláděte. Jakmile jsou mláďata větší a částečně nezávislá na matce, samice nadále těžší z těchto ochránářských vztahů. Pokud samice není v dohledu mláděte a v okolí se objeví nový samec, mláďata se poté zdržují v blízkosti právě tohoto preferovaného samce, který je s nejvyšší pravděpodobností jejich genetický otec.

Gorily horské (*Gorilla beringei beringei*) tvoří skupiny s jedním i více samci, přičemž v jedné mnohosamcové skupině se vyskytují příbuzní i nepříbuzní dospělí samci. Vazba mezi samcem a samici je mnohem pevnější než mezi stejným pohlavím. Infanticida se nejčastěji stává po převzetí skupiny novým samcem (obvykle po úhynu stříbrohřbetého samce nebo rozpadu skupiny) či během setkání dvou skupin. Stejně jako u jiných druhů primátů, jsou mláďata v jednosamcových skupinách mnohem více ohrožena. Při setkání dvou skupin goril se jejich riziko úmrtí až zdvojnásobí. Infanticida uvnitř skupina spáchaná rezidentním samcem je vzácná, avšak byla také reportována (Rosenbaum et col., 2016).

3.3.3 Samčí infanticida u koňovitých (*Equidae*)

Infanticida byla pozorována u několika druhů koňovitých (Gray, 2008). Výskyt samčí infanticidy pravděpodobně souvisí s jejich sociální strukturou. Divoké populace koňovitých lze zpozorovat ve dvou odlišných seskupeních. Jedním z nich je utváření dlouhodobých, stabilních a neteritoriálních harémů složených z jednoho a více dospělých samců a jedné a více dospělých samic a jejich potomků. Mladší samci vytvářejí samostatné skupiny nazývané bakalářské. Dospělé samice zůstávají soudržné, vůdčí samec však může být kdykoliv nahrazen. Tento samec je také jediný, jenž plodí potomky.

V druhém případě je harém tvořený jednou vůdčí klisnou a jejími potomky. Mezi dospělými nejsou udržované jakékoliv trvalé vazby. Někteří samci jsou teritoriální, udržují se ve svém teritoriu několik let a páří se zde. Tolerují na svém území ostatní jedince obou pohlaví, avšak ne v době, kdy se na území nachází klisna v estru (Pluháček et col, 2006) Uvádí se, že u těchto teritoriálních samců infanticida nebyla zpozorována (van Schaik et Janson, 2000).

Koně

Divocí koně žijí ve stádech s jedním hřebcem a více klisnami, kdy má hřelec privilegium pářit se se všemi samicemi v době jejich říje a být tak otcem všech hříbat. V případě boje s dalším samcem a prohrou, kdy je mu stádo odebráno, toto privilegium ztrácí a své geny už dál předat nemůže, leda by našel jiné stádo (Pluháček et Bartoš, 2007).

U divokých koní (*Equus caballus*) byl zpozorován případ, kdy se hřelec pokusil o zabití hříběte. Nejprve ho zvedl a pak s ním dvakrát mrštil a několikrát ho pokousal na krku. Klisna hříbě bránila a dokonce úspěšně ubránila od dalších útoků. Hříbě útok přežilo a poté došlo i k úspěšnému odstavu. Tento typ útoku je zřejmě vzácný, avšak podporuje hypotézu sexuální selekce. Taktéž dokazuje, že aktivní obrana matky může být úspěšná. Uznání otcovství hraje u koní velkou roli. Divocí koně jsou neobvyklí tím, že vytvářejí stabilní harémy po celý rok. Dominantní hřelec vykazuje vysokých hodnot otcovství, avšak dochází i k plíživým kopulacím a kobyly často mění harémy, což způsobuje rozdílné otcovství hříbat ve stádě.

Hřelec v tomto případě napadl hříbě samičího pohlaví, což je zvláštnost, protože Pluháček a Bartoš (2007) uvádějí, že hřebci se nedopouštějí infanticidy na hříbátech bez rozdílu pohlaví, ale jen na samčích hříbátech, kdy předpokládáme, že hřelec v mladé klisničce vidí budoucí možnost páření, kdežto v hřebečkovi vidí možného soka.

Zebry

U zeber stepních jsou údaje o infanticidě popsány u druhů v zajetí. Pozorování v zoologických zahradách v České republice prokázalo několik případů infanticidy. Během 27 let do roku 2000 se po českých zoologických zahradách narodilo přibližně 394 hříbat, přičemž jich 96 uhynulo během prvních devíti měsíců života. V 89 případech byl ve stádě přítomný nový samec a z těchto případů nepřežilo 30 hříbat. Tyto údaje jsou založené na pozorování zvířat v zajetí, přestože někteří jedinci pocházeli z volné přírody, proto neodráží chování zvířat v divočině (Pluháček et col., 2006). Přesto jsou tyto údaje přinejmenším zajímavé.



Obr. 9 Chovný hřebec zebry Böhmovy (*Equus burchellii boehmi*) v zoologické zahradě Dvůr Králové známý zabíjením cizích hříbat (Zdroj: Pluháček. J.)

U zeber Grévyho existuje unikátní strategie pro zabránění infanticidy. Samci, kteří dosáhnou šesti let, chrání své teritorium, a to až po dobu sedmi let. Tato území dosahují rozpětí 2 až 12 km² a jsou situovány okolo tras, kterými prochází klisny, které denně urazí vzdálenost až 15 km. Tito samci se ve svém teritoriu páří s procházejícími se samicemi, naopak neteritoriální samci se mohou spářit jen velmi vzácně. Poté, co samice čerstvě porodí, přestává putovat a zdržuje se v teritoriu samce po dobu dvou až tří měsíců. Pokud se jdou samice napojit, stráží jiný dospělý jedinec její hříbě, obvykle se jedná právě o teritoriálního samce. Zisk spojený s exkluzivním přístupem k samicím je tedy snížen, protože samec může chránit i hříbě, které geneticky nepatří jemu, přesto k infanticidě nedochází (Pluháček et Bartoš, 2007).



Obr. 10 Útok na mládě infanticidám samcem zebry stepní v Národním parku Etosha v Namibii. (Zdroj: <https://www.earthtouchnews.com/>)

3.4 Samičí anti-strategie

Během evoluce samice vyvinuly širokou škálu protistrategií. Je třeba však podotknout, že některé strategie sice mohou zlepšit, ale některé mohou naopak zhoršit situaci spojenou s rizikem infanticidy.

Samice primátů, a jak zmiňují, i koňovitých, volí velmi často strategii promiskuity. Tato forma chování se může aplikovat v případě, že se během březosti samice objeví jeden či více nových samců. Samice se s nimi spáří a samci nabudou ujistění, že mládě je jejich. Sexuální strategie samic, ať už prekoncepční nebo postkoncepční, jsou pro ně méně nákladné a jsou mnohem běžnější než opuštění mláděte. Pokud samice samce oklame a vědomě zpochybní jeho otcovství, přičemž samec nemá o ničem tušení, předpokládáme, že riziko infanticidy se sníží.

Páření s více samci může mít pro samici mnoho benefitů. Mohou být prospěšné přímo samici, v době, kdy je sexuálně aktivní, nebo i jejím potomkům. Pokud se samice spáří několikrát s více samci, pojistí si jistotu oplodnění. Předpokládáme totiž, že určitý podíl samců je neplodný a polyandriní páření maximalizuje šanci na oplodnění. Mezi samicemi prý dokonce existuje rivalita, kdy se jedna samice co nejčastěji páří se samcem s cílem snížit množství spermií, které by se „zbylo“ pro samici, se kterou by se samec spáril později.

Další výhodou této strategie je zajisté i lepší přístup k potravě, kdy například samice šimpanze mohou získat více masa, pokud mají na těle otoky od častého sexu, čímž jsou atraktivnější pro samce. Páření s více samci zajistí také vyšší ochranu, kdy si samec svoji sexuální partnerku chrání. Z hlediska genetických benefitů jde zejména o genetickou rozmanitost mezi potomstvem v jednom vrhu, ačkoliv z tohoto benefitu profitují jen druhy s velkými vrhy. Tato strategie s sebou ovšem nese i určité náklady. Existuje vyšší riziko nákazy pohlavně přenosnou chorobou a také boje mezi samci o samici, přičemž samec může napadnout i samici (van Schaik et Janson, 2000).

U tygrů (*Panthera tigris*) jsou nejpoužívanějšími taktikami buď přesun samice s mláděty na jiné místo vzdálenější od výskytu infanticidního samce, nebo odvážnější čin, čímž je boj se samcem. Existují záznamy o samicích lva (*Panthera leo*), jaguára (*Panthera onca*) i tygra (*Panthera tigris*), které se snažily vyhnout se infanticidě a bránili své potomky (Singh et col., 2014). Samice, která úspěšně zabřeze a porodí svá mláďata, s nimi zůstává mnoho měsíců, dokud nedospějí a nejsou schopná samostatného života. V případě např. lvů samicím vůdce smečky zajišťuje ochranu. V případě např. tygrů si alfa samec na svém

teritoriu samice nevšímá a k boji dochází pouze mezi ním a nově příchozími samci. Pokud dojde k úhynu silného rezidentního teritoriálního samce, následuje velký příliv mladých samců snažících se zaujmout jeho místo, tím dojde i k vyššímu počtu páchání infanticidy. Samice tygrů, které zjistí, že rezidentní samec již v teritoriu není, se snaží infanticidě zabránit, jak už jsem zmínila, přesunem s mláďaty na vzdálenější místo od nového samce. V případě lvů není známo mnoho případů, kdy by lvice opustila smečku, není to pro ni výhodné a zvýšila by se její šance na napadení, avšak tyto případy se samozřejmě dějí. Proč tedy samice tygrů brání svá mláďata častěji než lvice? Důvodem může být zejména velikost těla. Samice tygrů má skoro stejnou velikost jako samec, má tedy relativně velkou šanci mláďata ubránit. Je to také zvíře solitérní, může se tedy kdykoliv přemístit na jiné místo. Lvice oproti tomu jsou podstatně menší než samci a přemístění se jim nevyplatí. Je pro ně ať už z hlediska zajištění potravy, nebo bránění území vždy výhodnější zůstat ve smečce (Packer et Pusey, 1982).

U koní (*Equus caballus*) ve volné přírodě velmi často ve stádě dochází k výměně starých hřebců za mladé a silnější. Kdyby neustále docházelo k infanticidě, skoro žádná mláďata by se nedožila dospělosti, proto se u klisen vyvinuly protistrategie (Pluháček et Bartoš, 2007). Samice může být buď promiskuitní, nebo sama pohlit plod. Tento jev nazýváme fetická. Pokud je při příchodu nového samce samice březí, riziko zabití mláďete ihned po porodu stále hrozí, přestože by byl samec v harému již delší dobu. Samice tedy předstírá říjí, s novým samcem se spáří a po porodu již hříběti žádné riziko od tohoto samce nehrozí (Bartoš, 2011). Toto promiskuitní chování je dokonce zjištěno i u harému, kde k výměně hřebce vůbec nedošlo, a to po odebrání vzorků, kdy u 30 % hříbat bylo zjištěno jiné otcovství, než harémového hřebce. Některé klisny se totiž v nestřeženém okamžiku vzdálily stádu a spářily se s jiným samcem, za vidinou lepší genetické výbavy hříběte. Po návratu ke svému stádu se znovu spářily s harémovým samcem a tím zajistily bezpečnost svého hříběte po narození.

Další možností, jak zabránit infanticidě, je pro klisny dobrovolné či samovolné přerušování březosti. Klisna, než aby investovala energii do mláďete, které má nejistou budoucnost, raději vyvolá samovolný potrat. Tuto možnost volí klisny ve fázi rané březosti a ušetří tím energii pro další březost. Tento jev je známý jako efekt Bruceové, podle její objevitelky. Tento jev se vyskytuje i u domácích koní, kdy se po převezení klisny po potvrzení březosti zpět do domácího prostředí klisna aktivně snaží spářit se s domácím hřebcem, přestože se může jednat o valacha. Tento instinkt v samici stále přetrvává, a pokud

chovatel neumožní samici spářit se znovu, samice strachem z rizika infanticidy velmi často potratí, jelikož nemá možnost samci dokázat, že hříbě je jeho. Klisny chované v podmínkách, kdy neměly možnost se spářit se samcem, byly pozorovány, jak stojí u ohrady a „svádí“ samce ze sousední ohrady. Klisny stály rozkročené a často močily. I přestože toto chování nemělo očekávaný efekt, klisna raději vyvolala potrat, než aby do mláděte investovala energii (Bartoš, 2011).

Útok samic primátů na infanticidního samce není nic neobvyklého. Samice útočí ve třech případech: pokud se objeví nový potenciálně infanticidní samec, pokud samec napadne mládě anebo pokud samec mládě napadne i zabije. Zprávy o tom, že by samice napadli samce ještě předtím, než by ublížil mláděti, jsou vzácné, avšak některé samice rodu hulman občas samce, kteří nějakým způsobem naruší skupinu, napadají. Útok na samotná mláďata, nebo matku s mládětem však protiútok vyvolá vždy. Ať už samotné matky či celé skupiny. Trvalý protiútok samic může sloužit jako nástroj k oddálení infanticidy. Zároveň umožní rezidentnímu samci infanticidního samce přemoci.

Infanticidní samci taktéž samici s mládětem často pronásledují a čekají na vhodný moment pro útok, čímž může být chvilková nepozornost matky (van Schaik et Janson, 2000).

Zdá se ale, že ne vždy samice svá mláďata brání. Byla reportována situace, kdy samice opustila své mládě a následovala nového samce, přičemž ignorovala volání mláděte a místo toho se s tímto samcem spářila. Mládě samozřejmě uhynulo. Reportována byla i situace, kdy uvězněná samice kočkodana po deseti minutách intenzivního pronásledování postrčila své mládě směrem k útočícímu samci.

Při obraně mláděte někdy samice nemusí získat podporu ostatních samic ve skupině. Je možné, že v těchto situacích samice vyhodnotí situaci jako vysoce rizikovou a nechtějí riskovat. Skupiny samic, které ztratí svého vůdčího samce (např. úhynem) se vyhýbají kontaktu s jinými samci, čímž zpomalují přistěhovalectví samců, někdy i úspěšně. Samice také v přítomnosti nových samců svá mláďata více omezují a mírní. Pár studií uvádí, že samice s mláďaty v kritickém věku se vyhýbají střetům ve skupině, kdy se občas jedná o takový odstup, že ze skupiny vyloženě emigrují (van Schaik et Janson, 2000).

Jsou známy případy, kdy se několik samic společně postavilo útočícímu samci, především u primátů (van Schaik et Janson, 2000). Packer et Pusey (1983) zaznamenali takový čin i u lvic.

4 Závěr

Tato práce shrnuje poznatky mnoha autorů a porovnává je. Cílem práce bylo shrnutí poznatků známých o infanticidě, popsání hypotéz a strategií. Nejčastěji interpretovaná je hypotéza sexuální selekce, přičemž se tato hypotéza ukázala jako nejvíce pravděpodobná. Samec díky infanticidě za cílem reprodukce:

- urychlí cyklus samice
- sníží konkurenci pro vlastní mláďata
- rychleji získá vysoce postavenou pozici ve skupině a tím zvýší příležitost k páření
- usnadní rozptýlení samic v případě mnohosamcových skupin
- zabrání investicím do cizích mláďat

Hypotéza predace může být podporována, zejména proto, že někteří samci skutečně mláďata částečně či zcela požírají. Samec díky infanticidě za cílem predace:

- zajistí přísun živin

Hypotézu interpretující infanticidu jako vedlejší produkt agrese taktéž nelze vyloučit, pro samce však tato hypotéza žádný benefit nepřináší.

Samice nepatří jen mezi pasivní příjemce infanticidy. U samic s říjí po porodu nehrozí žádné riziko infanticidy, oproti tomu samice, u kterých k říjí po porodu nedochází, je riziko podstatně vyšší s různou mírou podle různých faktorů, zejména faktorů sociálních, velikosti vrhu či délky laktace.

Pro svou obranu volí samice:

- útok
- odchod ze skupiny/smečky
- promiskuitní chování (polyandrijní páření)
- efekt Bruceové
- odchod do ústraní a vyhnutí se konfliktu

Závěrem lze říci, že ačkoliv literatura zcela nevyvrací možnost páchní infanticidy z důvodu predace či agrese, hypotéza sexuální selekce se zdá být pro tuto strategii klíčovou. Ačkoliv práce neobsahuje praktický experiment, vychází z mnoha studií a výsledků pozorování několika autorů.

5 Seznam literatury

Bartoš, L. Detektivka od konce aneb kdo zabil naše nenarozené hříbě? [online]. 2011. [cit. 2018-03-09]. Dostupné z Equichannel: <http://www.equichannel.cz/detektivka-od-konce-aneb-kdo-zabil-nase-nenarozene-hrube>.

Balme, G. A., Hunter, L. T., B. 2013. Why leopards commit infanticide. *Animal Behaviour*, 86. p. 791-799.

Bertram, B. C. R. 1975. Social factors influencing reproduction in wild lions. *Journal of Zoology*, London, 177, p. 463-82.

Borries, C., Launhardt, K., Epplen, C., Epplen, J. T., Winkler, P. 1999. Males as infant protectors in Hanuman langurs (*Presbytis entellus*) living in multimale groups: defense pattern, paternity, and sexual behaviour. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 46, p. 350-356.

Bradshaw, J. W. S. 2016. Society in cats: A comparative review. *Journal of Veterinary Behavior*. 11. p. 113-124.

Elliot, N. B., Valeix, M., Macdonald, D. W., Loveridge, A. J. 2014. Social relationships affect dispersal timing revealing a delayed infanticide in African lions. *Oikos* 123. p. 1049-1056.

Collins, D. A., Busse, C. D., Goodall, J. 1984. Infanticide in two populations of savanna baboons. In *Infanticide: Comparative and Evolutionary Perspectives*, ed. S. B. Hrdy et G. Hausfater, New York: Aldine de Gruyter Publishing Company. p. 193–215.

Feh, C., Munkhtuya, B. 2008. Male infanticide and paternity analyses in a socially natural herd of Przewalski's horses: sexual selection?. *Behavioural process*. 78. p. 335-9.

Flegr, J. 2006. Zamrzlá evoluce. *Academia*. 328. ISBN: 978-80-200-1526-6.

Gray, M. E. 2008. An infanticide attempt by a free-roaming feral stallion (*Equus caballus*). *Biol. Lett.* 5. p. 23-25.

Hamilton, W. D. 1964. The genetical evolution of social behaviour. I. *Journal of Theoretical Biology*, 7, p. 1-52.

Hrdy, S. B. 1974. Male–male competition and infanticide among the langurs (*Presbytis entellus*) of Abu, Rajasthan. *Folia Primatologica*, 22, p. 19-58.

Hrdy, S. B. 1977. *The Langurs of Abu – Female and Male Strategies of Reproduction*. Cambridge, MA: Harvard University Press. 361. ISBN: 9780674510586.

- Hrdy, S. B. 1979.** Infanticide among animals: a review, classification, and examination of the implications for the reproductive strategies of females. *Ethology and Sociobiology*, 1, p. 13-40.
- Hrdy, S. B. 1995.** Natural-born mothers. *Natural History*, 104(12), p. 30-43.
- Hrdy, S. B., Janson, C. H., van Schaik, C. P. 1995.** Infanticide: let's not throw out the baby with the bath water. *Evolutionary Anthropology*, 3, p. 151-4.
- Krebs, J. R., Davies, N. B., West, S. A. 2012.** An introduction to behavioural ecology. Chichester: Wiley-Blackwell. 506. ISBN: 978-1-4051-1416-5.
- Natoli, E. 1990.** Mating strategies in cats: a comparison of the role and importance of infanticide in domestic cats, *Felis catus* L., and lions, *Panthera leo* L. *Animal behaviour*, 40, p. 183-186.
- Nowak, R. M. 1999.** Walker's Mammals of the World. Volume I. JHU Press. 1936. ISBN: 9780801857898.
- Packer, C., Pusey, A. E. 1983.** Adaptations of female lions to infanticide by incoming males. *The American Naturalist*. 5, Vol. 121, p. 716-728.
- Palombit, R. A. 2015.** Infanticide as sexual conflict: Coevolution of male strategies and female counterstrategies. *Cold Spring Harbor Perspectives Biol.* 7:a017640.
- Poikonen, T., Koskela, E., Mappes, T., Mills, S. C. 2008.** Infanticide in the evolution of reproductive synchrony: Effects on reproductive success. *Evolution* 62-3. p. 612-621.
- Pontier D., Natoli E. 1999.** Infanticide in rural male cats (*Felis catus* L.) as a reproductive mating tactic. *Aggressive behaviour*. 25. p. 445-449.
- Pluháček, J., Bartoš, L. 2005.** Further evidence for male infanticide and feticide in captive plains zebra, *Equus burchelli*. *Folia Zool.* 54(3). p. 256-262.
- Pluháček, J., Bartoš, L., Víchová, J. 2006.** Variation in infanticide within subspecies of plains zebra (*Equus burchelli*). *Journal of Mammalogy*. 87(1). p. 35-40.
- Pluháček, J., Bartoš, L. 2007.** Samčí infanticida: proč zabíjejí hřebci zebry stepní hříbata. *Živa*. 1. p. 34-35.
- Ripley, S. 1980.** Infanticide in langurs and man: adaptive advantage or social pathology? In *Biosocial Mechanisms of Population Regulation*, ed. M. N. Cohan, R. S. Malpass et H. G. Klein. New Haven, CT: Yale University Press. p. 349-390.
- Ross, C. 1993.** Take-over and infanticide in South Indian hanuman langurs (*Presbytis entellus*). *American Journal of Primatology*, 30. p. 75-82.

Rosenbaum, S., Hirwa, J. P., Silk, J. B., Vigilant, L., Stoinski, T. S. 2016. Infant Mortality Risk and Paternity Certainty Are Associated with Postnatal Maternal Behavior toward Adult Male Mountain Gorillas (*Gorilla beringei beringei*). PLoS ONE. 11(2).

Sicotte, P., Teichroeb, J. A., Vayro, J. V., Fox, S. A., Bădescu, I., Wikberg, E. C. 2015. The influence of male takeovers on female dispersal in *Colours vellerosus*. American Journal of Primatology. 79:e22436.

Singh, R., Nigam, P., Qureshi, Q., Sankar, K. Krausman, P. R., Goyal, S. P. 2014. Strategy of female tigers to avoid infanticide. Current Science. 107. p. 9-10.

Smuts, B. B. & Smuts, R. W. 1993. Male aggression and sexual coercion of females in nonhuman primates and other mammals: evidence and theoretical implications. Advances in the Study of Behavior, 22, p. 1-63.

Sussman, R. W., Cheverud, J. M. & Bartlett, T. Q. 1995. Infant killing as an evolutionary strategy: reality or myth? Evolutionary Anthropology, 3, p. 149-51.

Tinbergen, N. 1963. On aims and methods of ethology. Zeitschrift für Tierpsychologie, 20, p. 410-433.

Van Schaik, C. P., Janson, CH. H. 2000. Infanticide by males and its implications. Cambridge University Press. Cambridge. 584. ISBN: 978-0521774987.

Vančata, V. 2003. Primatologie. Díl 1. Evoluce, adaptace, ekologie a chování primátů - Prosimii a Platyrrhina. Univerzita Karlova v Praze – Pedagogická fakulta. 240. ISBN: 80-7290-127-3.

Zrzavý, J., Storch, D., Mihulka, S. 2004. Jak se dělá evoluce: od sobeckého genu k rozmanitosti života. Paseka. 296. ISBN: 80-7185-578-2.