

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra etologie a zájmových chovů



**Fakulta agrobiologie,
potravinových a přírodních zdrojů**

**Sociální organizace a komunikace u hyen skvrnitých
(*Crocuta crocuta*)**

Bakalářská práce

Autor práce: Hana Řepová

Obor studia: Speciální chovy

Vedoucí práce: Ing. Olga Kracíková, Ph. D.

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci " Sociální organizace a komunikace u hyen skvrnitých (*Crocuta crocuta*)" 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 neporušila autorská práva třetích osob.

V Praze dne 27. 4. 2024

Poděkování

V první řadě bych chtěla poděkovat své rodině a přátelům za velkou podporu, psychickou oporu a korekturu textu a zázemí během mého bakalářského studia. Velmi si cením také pomoci, které se mi dostalo od doktorky Dany Holečkové při psaní mé bakalářské práce, a laskavého zapůjčení několika studijních materiálů a obohacení práce zkušenostmi z její několikaleté praxe. A především velice děkuji Ing. Olze Kracíkové, Ph.D. za vedení této práce a velkou trpělivost.

Sociální organizace a komunikace u hyen skvrnitých (*Crocuta crocuta*)

Souhrn

Tato bakalářská práce se zabývá sociální organizací a komunikací hyen skvrnitých, které jsou v Africe významnými a obávanými šelmami. Jejich komunikace je celkem komplikovaná a zahrnuje pachové, hmatové, vizuální a různé akustické projevy. Jejich komunikace se velmi podobá komunikaci některých primátů, jako je čeleď kočkodanovití (*Cercopithecidae*).

Akustické projevy obsahují chrochtání, chichotání, vrčení a ječení. Obzvláště chichotání neboli smích je v části Afriky velmi často slyšet, a to především v noci. Proto se také hyenám říká „smějící se hyeny“, jelikož jejich submisivní vokalizace zní podobně jako hysterické lidské chichotání.

Ve volné přírodě žijí hyeny skvrnité ve složitých skupinách, které se nazývají klany. V těchto societách platí přísný systém – matriarchát, což znamená, že klan vede nejdominantnější samice. Tato samice má přednost při krmení a páření a její mláďata mají velké výhody.

Ve vrhu se narodí nejčastěji dvě až tři mláďata, ale většinou přežije pouze jedno. Bývá to převážně samička, jelikož mláďata jsou agresivní už během několika dní po narození a „bratrovraždy“ jsou velice časté. Samičky bývají dominantnější, tudíž i agresivnější než samečci. Matky do toho nijak nezasahují.

Co se týče výhod, samci jich v klanu moc nemívají, dokonce i mláďata jsou na tom lépe než oni. Zhruba ve dvou letech opouštějí svůj rodný klan a hledají nový, kde se automaticky zařadí na úplně poslední pozici.

U hyen je velice těžké rozeznat samici od samce, jelikož samičí pohlavní orgány jsou abnormálně vyvinuty. Samičí klitoris je zvětšený a plně erektilní, ale je menší než samčí falus. Porod u nich probíhá roztrhnutím klitorisu a mláďata se protlačí močopohlavní trubicí ven.

Hyeny skvrnité vykazují vysoké kognitivní schopnosti, jako je například schopnost rozpoznat vztahy třetích stran mezi členy klanu. Je to vlastnost, která je pozorována u omezeného počtu zvířat. Tyto vztahy třetích stran zahrnují interakce a relace, ve kterých pozorovatel není přímo zapojen. Vztahy třetích stran dokážou hyeny rozpoznat buď na základě společenského postavení, nebo příbuzenství. Tyto znalosti pak využívají při adaptivním rozhodování.

Klíčová slova: Hyena skvrnitá, matriarchát, sociální organizace, komunikace

Social organization and communication of the Spotted Hyenas (*Crocuta crocuta*)

Summary

This bachelor thesis deals with the social organization and communication of spotted hyenas, which are important and feared beasts in Africa. Their communication is quite complicated and includes odour, tactile, visual and various acoustic manifestations. Their communication is very similar to that of some primates, such as family Old World Monkeys (*Cercopithecidae*).

Acoustic manifestations include grunts, giggles, growls and screams. In particular, giggling or laughter is very often heard in parts of Africa, especially at night. That's why hyenas are also called "laughing hyenas", as their submissive vocalizations sound similar to hysterical human giggles.

In the wild, spotted hyenas live in complex groups called clans. There is a strict system in these societies - matriarchy, which means that the clan is led by the most dominant female. This female has priority in feeding and mating and her young have great advantages.

Two to three cubs are most often born in a litter, but usually only one survives. It is mostly female, as the young are aggressive within a few days after birth and "fratricide" is very common. Females tend to be more dominant and therefore more aggressive than males. Mothers do not interfere in any way.

As for advantages, the males do not have many in the clan, even the cubs are better off than them. At about two years of age, they leave their native clan and look for a new one, where they automatically rank at the very last position.

In hyenas it is very difficult to distinguish a female from a male, as the female genital organs are abnormally developed. The female clitoris is enlarged and fully erectile, but is smaller than the male phallus. They give birth by tearing the clitoris and the young are pushed out through the urethra.

Spotted hyenas exhibit high cognitive abilities, such as the skill to recognize third-party relationships between clan members. It is a trait that is observed in a limited number of animals. These third party relationships include interactions and sessions in which the observer is not directly involved. Hyenas can recognize third party relationships either based on social status or kinship. They then use this knowledge to make adaptive decisions.

Key words: spotted hyena, matriarchy, social organization, communication

Obsah

1 Úvod	7
2 Cíl práce.....	8
3 Literární rešerše.....	9
3.1 Systematické zařazení.....	9
3.2 Areál rozšíření.....	12
3.2.1 Biotop	14
3.3 Morfologie.....	15
3.4 Způsob života	17
3.4.1 Sociální organizace.....	19
3.4.2 Potrava	22
3.4.3 Lov.....	23
3.4.4 Rozmnožování.....	24
3.5 Sociální interakce.....	27
3.5.1 Akustická komunikace	29
3.5.2 Olfaktorická komunikace	32
3.5.3 Hmatová a vizuální komunikace	34
4 Závěr	37
5 Literatura	38
6 Seznam zkratk	46

1 Úvod

Hyena skvrnitá, *Crocuta crocuta*, (dále jen hyena skvrnitá nebo jen hyena; pokud budou v textu zmíněny jiné druhy hyen, bude použito jejich celé vědecké jméno) je velmi úspěšný živočišný druh. Je také nejčastějším velkým masožravcem v Africe. To je částečně zapříčiněno její přizpůsobivostí a potravním oportunismem – je to především lovec, ale nepohrdne ani mršinami. Jako jediný savec dokáže pozřít i velké kosti, a tak zcela vyčistit krajinu od mršin, které mohou být i ve velmi pokročilém stádiu rozkladu. Nemalý podíl na evolučním úspěchu tohoto druhu má ale nepochybně i jeho sociální struktura a komunikační schopnosti.

Právě skutečnost, že se hyeny skvrnité živí také mršinami, ale i jejich vokální projev, převážně noční aktivita (přičemž v noci je vokalizace hyen často jediným projevem jejich přítomnosti, což na neznalé může působit děsivě), jakož i jejich tělesná stavba a mechanika pohybu mohou být důvody toho, proč hyeny nemají mezi lidmi dobrou pověst.

I přesto je hyena skvrnitá jedinečným tvorem s unikátní sociální strukturou a vyspělou komunikací a s nezastupitelným místem v ekosystému, který si po právu zaslouží naši pozornost. Ostatně již delší dobu je tento druh předmětem četných výzkumů a studií. Tato práce si klade za cíl shrnout alespoň některé z nich.

2 Cíl práce

Cílem této bakalářské práce je vytvoření přehledné literární rešerše na základě vědeckých článků o sociální organizaci a komunikaci hyen skvrnitých, které patří do čeledi hyenovití.

3 Literární rešerše

3.1 Systematické zařazení

Aktuální taxonomie rodu *Hyaena* podle Mammal species of the World (Wilson & Reeder 2005)

Říše:	živočichové	Animalia	Linnaeus, 1758
Kmen:	strunatci	Chordata	Bateson, 1885
Podkmen:	obratlovci	Vertebrata	Cuvier, 1812
Nadtřída:	čtyřnožci	Tetrapoda	Gaffney, 1979
Třída:	savci	Mammalia	Lanaeus, 1758
Nadřád:	placentálové	Placentalia	Owen, 1837
Řád:	šelmy	Carnivora	Bowdich, 1821
Podřád:	kočkotvární	Feliformia	Kretzoi, 1945
Čeleď:	hyenovití	<i>Hyaenidae</i>	Gray, 1821
Podčeleď:	hyeny	<i>Hyeninae</i>	Gray, 1821
Rod:		<i>Crocuta</i>	Kaup, 1828
Druh:	hyena skvrnitá	<i>Crocuta crocuta</i>	Erxleben, 1777
Rod:		<i>Hyaena</i>	Brisson, 1762
Druh:	hyena žíhaná	<i>Hyaena hyaena</i>	Linnaeus, 1758
Druh:	hyena čabráková	<i>Hyaena brunnea</i> (= <i>Parahyaena brunea</i>)	Thunberg, 1820
	také hyena hnědá		
Podčeleď:	hyenky	<i>Protelinae</i>	Flower, 1869
Rod:		<i>Proteles</i>	Geoffroy Saint-Hilaire, 1824
Druh:	hyenka hřivnatá	<i>Proteles cristatus</i>	Sparman, 1783
	také hyena cibetková nebo hyéna cibetová		

První formy podobné nynějším druhům hyen jsou známy z pozdních třetihor. Jejich předky byli třetihorní zástupci čeledi cibetkovitých (Puschmann et al. 2013).

Hyeny patří do řádu šelmy (*Carnivora*) a i navzdory vnější podobnosti se psy je řadíme do podřádu kočkotvární (*Feliformia*). Mají blízko k promykovitým (*Herpestidae*) a madagaskarským šelmám. Čeleď hyenovití dále rozdělujeme na podčeleď pravé hyeny, do které zařazujeme 3 rody. A to rod *Crocuta* s jedním druhem hyena skvrnitá (*Crocuta crocuta*), rod *Hyaena* se dvěma druhy - hyena žíhaná (*Hyaena hyaena*) a hyena čabráková (*Hyaena brunnea*), u které se používá i latinské synonymum *Parahyaena brunea* a český ekvivalent hyena čabráková či hyena hnědá. V druhé podčeledi hyenky řadíme rod *Proteles* s jedním druhem hyenka hřivnatá (*Proteles cristata*), nazývaná také jako hyena cibetková nebo hyéna

cibetová. Celkem tedy máme 3 rody a 4 druhy (Werdelin & Solounias 1991; Wilson & Mittermeier 2009).



Obrázek 1: Hyena skvrnitá (*Crocuta crocuta*). In: ShadowsofAfrica.com [online]. c2010-2024 [cit. 2022-01-21]. Dostupné z: <https://www.shadowsofAfrica.com/spotted-hyena-crocuta>

Rod *Hyaena* je štíhlejší než hyena skvrnitá a v kohoutku může mít až 75 cm. Srst na zátylku a na hřbetě je prodloužená, může být dlouhá až 30 cm a vytváří hřívu (Wagner 2006; Puschmann et al. 2013).

Tyto hyeny jsou plaché a jsou aktivní za soumraku a v noci. Obývají otevřené stepi v nížinách a pahorkatinách. Oba druhy žijí samotářsky, v párech nebo v rodinných skupinách, tzv. rodinných klanech, které tvoří 3 až 7 jedinců. U hyen čabrakových může klan tvořit až 15 jedinců. Každá skupina si vymezuje a hájí vlastní teritorium. Ve východní Africe ve výjimečných případech hyeny žíhané sdílejí svá teritoria s hyenami skvrnitými, ale přímému kontaktu se vyhýbají. Odpočívají v přirozených dutinách, zemních norách jiných živočichů nebo v norách, které si samy vyhrabou. Zvukově se příliš neprojevují, při soubojích vydávají syčivé zvuky (Wagner 2006; Wilson & Mittermeier 2009).

Hyena žíhaná má srst krátkou, ale na zátylku a hřbetu je hříva delší. Zbarvení srsti je šedé až světle hnědošedé, s tmavými příčnými pruhy a skvrnou na hrdle. Hříva má světlejší odstíny. Hyena žíhaná se vyskytuje v severní a severozápadní Africe, v severní oblasti střední Afriky a na jihu až po Keňu a Tanzanii. Dále se nachází i na Arabském poloostrově, Malé a Přední Asii až po západní oblasti Přední Indie. V některých oblastech není vůbec ohrožená. Živí se mršinami, drobnými savci, vejci a mláďaty ptáků hnízdících na zemi, plazy, sarančaty, plody a odpadky u lidských sídlišť. V Asii loví středně velké býložravce, v Africe i ovce a kozy (Puschmann et al. 2013).



Obrázek 2: Hyena žíhaná (*Hyaena hyaena*). In: Wildlifesos.org [online]. 22. června 2020 [cit. 2022-01-21]. Dostupné z: <https://wildlifesos.org/animals/wild-hyena-with-fractured-legs-undergoes-treatment-at-abrf/>

Hyena čabráková má o něco zavalitější tělo a dlouhou hnědou srst, která je na hřbetě světlejší. Ramena a pruhy na končetinách jsou bledě červenošedé. Hřívá roste od zátylku až po ramena. Hyena čabráková se vyskytuje v jihozápadní a jihovýchodní Africe na území Zimbabwe a Mosambiku. V jižní Africe ji můžeme spatřit například v Botswaně nebo Namibii. Ve volné přírodě je ohrožena vyhynutím. Živí se stejnou potravou jako hyeny žíhané a na pobřeží pozře i vyplavené mrtvé ryby, mlže, mršiny lachtanů a velryb. Příležitostně loví mláďata tuleňů a prokazatelně i zajíce a damany (Mills & Mills 1978; Mills 1984; Wilson & Mittermeier 2009; Puschmann et al. 2013).



Obrázek 3: Hyena čabráková (*Hyaena brunnea*). Svendsen K. In: Southafrica.co.za [online]. C2024 [cit. 2024-01-21]. Dostupné z: <https://southafrica.co.za/hyena.html>

Hyenka hřívnatá vykazuje znaky cibetkových šelem i hyen, a proto bývá řazena do vlastní čeledi, nebo také jako podčeď čeledi hyenovitých (Puschmann et al. 2013).

Hyenka hřívnatá má štíhlý trup a exteriérově se hodně podobá hyeně žíhané. Je ale mnohem menší a samice jsou o něco větší než samci. Srst má vlnatou a ocas výrazně huňatý.

Barva srsti je hnědavá, v obličeji světlejší s tmavou kresbou ve tvaru masky, na hřbetě má hřívu tmavou. Trup a horní části končetin mají tmavé příčné pruhy (Wilson & Mittermeier 2009).

Hyenka hřivnatá obývá severní a střední oblasti východní a jižní Afriky. Populace ve volné přírodě je méně početná, částečně ohrožená (Puschmann et al. 2013).

Je to soumravný živočich, ale někdy je aktivní i ve dne. Žije převážně samotářsky, případně v párech. Obývá otevřené stepi a savany. Nevyskytuje se v krajinách s hustou vegetací. Odpočívá v opuštěných norách hrabáčů, zřídka si vyhrabává vlastní nory, a to pouze v lehké písčité půdě. Teritoriální chování zatím nebylo objasněno, ale v blízkosti nory se vyměšuje na stejných místech (Wilson & Mittermeier 2009).

Živí se téměř výlučně listožravými termity, příležitostně vejci, mláďaty ptáků, kteří hnízdí na zemi, brouky a nejspíše i drobnými savci (Puschmann et al. 2013).



Obrázek 4: Hyenka hřivnatá (*Proteles cristata*). Parratt D. In: Striped-civet.tumblr.com [online]. 4. srpna 2019 [cit. 2022-01-21]. Dostupné z: <https://www.flickr.com/photos/55905983@N05/48453419891/in/album-72157710073005211/>

3.2 Areál rozšíření

Hyeny skvrnitě, *Crocuta crocuta*, (dále hyeny skvrnitě nebo pouze hyeny; u ostatních druhů hyen bude vždy použito rodové i druhové jméno) jsou rozšířené v subsaharské Africe s výjimkou deštných pralesů v povodí Konga a velké části jižní Afriky (obr. 6), tedy přibližně mezi 17° severní šířky a 28° jižní šířky. Hustota jejich populace se v různých oblastech velmi liší, kolísá od 0,004 do 1,65 jedinců na km² (Hayssen & Noonan 2021). V Namibii byla pomocí fotopastí odhadnuta hustota 0,85 – 2,1 jedinců na 100 km² a v oblasti Botswany až 10,1 – 14,1 na 100 km² (Vissia et al. 2021).

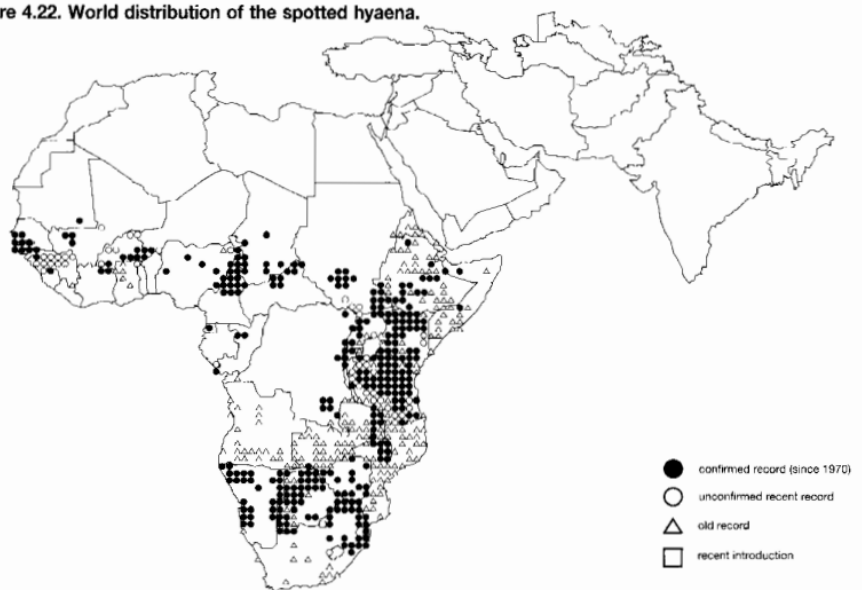
Byly potvrzené záznamy o pohybu v Tanzanii, Keni, Zambii, Zimbabwe, Mosambiku, Jižní Africe, Botswaně, Namibii, Kongu, Súdánu, Středoafričské republice, Kamerunu, Nigérii, Burkině Faso, Pobřeží slonoviny, Mali, Senegal a Sieře Leone (Holekamp & Dloniak 2010).

V některých oblastech (lesy Mt. Kenya) jsou k vidění pouze příležitostně a ve většině oblastí Jižní Afriky byly vyhubeny (Kingdon 1977; Nowak 1999). Nejnižší hustota je v poušti Namib v Namibii, nejvyšší v národním parku Amboseli a kráteru Ngorogoro v Tanzanii (Hayssen & Noonan 2021). Hyena skvrnitá je nejpočetnějším velkým predátorem v Serengeti (Kingdon 1977; Nowak 1999).

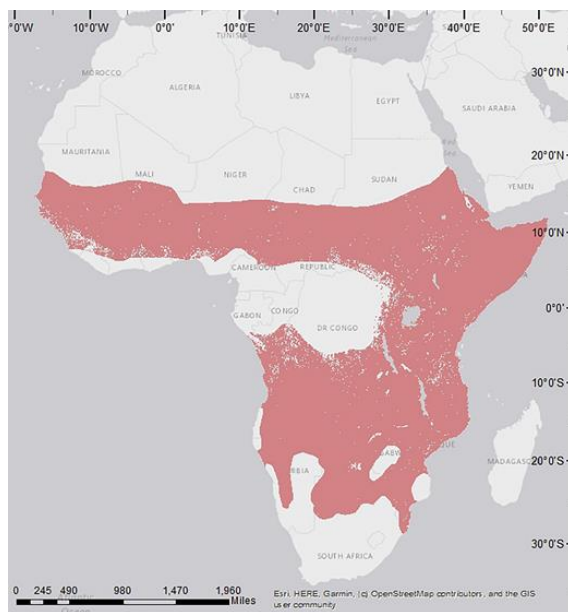
V pouštních oblastech je méně běžná než hyena žíhaná a hyena čabráková. Hyeny skvrnitě neobývají pobřeží tropických deštivých pralesů západní ani střední Afriky. V západní Africe tento druh preferuje savany Guineje a Súdánu. Hyena skvrnitá byla zaznamenána i ve výšce 4 000 metrů nad mořem ve východní Africe, Etiopii a v blízkosti sněhové hranice Kilimandžára (Kingdon 1977; Mills & Hes 1997).

Růst lidské populace a s tím spojená urbanizace má neblahý vliv na populaci nejen hyen, ale celkově všech živočichů. Masožravci jsou na to obzvláště citliví, jelikož jsou lidmi pronásledováni kvůli napadání hospodářských zvířat. Rychlá expanze městské krajiny vytváří biotické a abiotické změny, které také negativně ovlivňují populaci šelem, jež mívají velká teritoria. Dalším důsledkem urbanizace je též vytlačování býložravců, převážně těch velkých, kteří jsou pro hyeny primární potravou (Belton et al. 2016).

Figure 4.22. World distribution of the spotted hyaena.



Obrázek 5: Areál rozšíření hyeny skvrnitě v roce 1970. In: Mills G., Hofer H. *Hyaenas. Status Survey and Conservation Action Plan*. Glan: IUCN, 1998, s. 154. ISBN 2-8317-0442-I.



Obrázek 6: Areál rozšíření hyeny skvrnitě v roce 2023. In: Iucnredlist.org [online]. 1. ledna 2023 [cit. 2023-06-28]. Dostupné z: <https://www.iucnredlist.org/species/5674/45194782>

3.2.1 Biotop

Hyena skvrnitá obývá mimořádně rozmanité biotopy, jako jsou savany, polopouště, lesostepi, bažiny a horské lesy až do výšky 4 000 m. n. m. Ale nevyskytuje se v nížinných tropických deštných lesích, vysokohorských oblastech ve velkých nadmořských výškách a extrémně suchých pouštích (Hayssen & Noonan 2021).

Ačkoli vodu k životu potřebují, vystačí si hyeny s velmi malým množstvím a jen zřídka k ní potřebují přístup. Dokonce i kojící samice dokážou přežít bez vody déle než týden.

Největší populační hustoty tohoto druhu byly zaznamenány na pláních Keni a Tanzanie, které jsou bohaté na kořist, a překvapivě byly hyeny skvrnitě spatřeny i v lesích pohoří Aberdare v Keni. V těchto oblastech přesahuje jejich hustota jedno zvíře na kilometr čtverečný.

Velikost území hyen skvrnitých se velmi liší. Od pouhých 40 km² v kráteru Ngorongoro, až po 1 000 km² v Kalahari. Dle Tilson & Henschel (1986) se velikost klanových území v poušti Namib pohybovala v rozmezí 383–816 km². Hayssen & Noonan (2021) zaznamenali, že jeden klan v Krugerově národním parku obýval území o rozloze 130 km², ale jednotlivci v rámci klanu se převážně pohybovali na území o rozloze pouhých 6-9 km².

Klany si brání svá území především pomocí hlasových projevů. Hlavně dospělé samice zastávají funkci zabezpečení teritoria, což zahrnuje hlídkování a pachové značení. Občas tuto funkci zaujímají i samci. Hyeny skvrnitě své území procházejí samy, ale mohou se pohybovat

v menších skupinkách po dvou nebo třech jedincích a byla také pozorována smečka, která měla 25 jedinců (Hayssen & Noonan 2021).

Červený seznam IUCN (International Union for Conservation of Nature) klasifikuje hyenu skvrnitou jako druh méně dotčený (LC – Least Concern) (Bohm & Höner 2015).

3.3 Morfologie

Všechny rody hyen mají společné znaky, a to typický postoj s delšími předními končetinami, sraženou záď, dlouhou hrubou srst, nezatažitelné drápy, samci nemají penisovou kost (Puschmann et al. 2013).

Hyena skvrnitá je nejmohutnější druh. Svým podsaditým tělem se spíše podobá psotvárným šelmám a dosahuje velikosti velkého psa. Kohoutková výška se pohybuje od 75 do 90 cm, samice jsou větší a až o 20 % těžší než samci. Jejich hmotnost se pohybuje kolem 45 až 65 kg, někdy až 86 kg, zatímco samci váží 40 až 55 kg. Trup je podsaditý, přední končetiny jsou prodloužené, což dává hřbetu hyeny skvrnité mírně klesající sklon. Ten je nejzřetelnější, když zvíře utíká. Všechny končetiny mají čtyři prsty s tupými, nezatažitelnými drápy a široké polštářky. Chodidla jsou robustní. Hyeny skvrnité jsou mimochodníci, což znamená, že při chůzi vykračují naráz oběmi laterálními (buď pravými, nebo levými) končetinami (obr. 7). Tato chůze je typická u čeledi velbloudovitých (*Camelidae*), žirafovitých (*Giraffidae*), slonovitých (*Elephantidae*) a medvědovitých (*Ursidae*). Stavba těla také umožňuje hyeně odnášet velké kusy masa a odtáhnout těžké mršiny pryč z místa jejich ulovení (Kruuk 1972a). Délka těla od hlavy ke konci ocasu je asi 125 až 160 cm, samotný ocas je dlouhý 22 až 27 cm a končí huňatou černou špičkou (Fourvel et al. 2015).

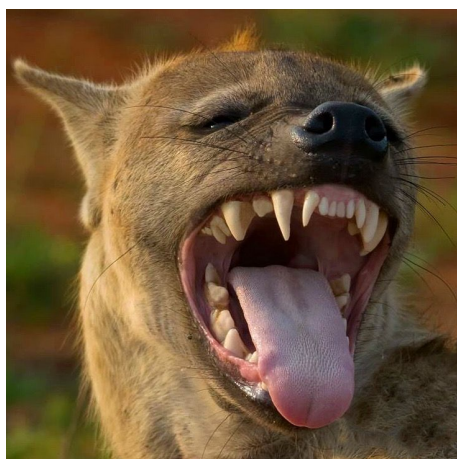


Obrázek 7: RNDr. HOLEČKOVÁ, Dana, bývalá ředitelka Safari parku Dvůr Králové [ústní sdělení]. Praha, 15.10.2022.

(Převzatá fotografie - znázornění, že hyena skvrnitá je mimochodník – Amboseli 2022)

Hlava hyeny skvrnité je velká a kompaktní, s oběma vztyčenými ušima s krátkou, špinavě bílou a šedou srstí uvnitř. Nos je černý a hladký, krk mohutný (Hayssen & Noonan 2021). Hyena skvrnitá má silné čelisti, chrup je specializován na drcení i velmi tvrdých kostí – např.

dlouhých kostí velkých býložravců. Proto horní i dolní P3 (P = premolár) jsou obzvláště zvětšeny (obr. 8). Trháky jsou také dobře vyvinuté, stejně jako silné žvýkací svaly. V poměru k velikosti těla mají jejich čelisti ze všech savců nejsilnější stisk. Dokážou sevřít silou 70 kg/cm² (Binder & Van Valkenburgh 2000). Mladí jedinci ovšem ještě nemají takový stisk, aby mohli drtit kosti. Celkem mají hyeny skvrnitě 32 - 34 zubů (3/3 řezáky; 1/1 špičáky; 3-4/3 třenáky; 1/1 stoličky). Podle opotřebení zubů se dá poznat jejich věk (Van Horn et al. 2003). Lebka se plně vyvine zhruba ve 3 letech a maximálního stisku čelisti zvířata dosahují nejpozději do věku 5 let (Hayssen & Noonan 2021).



Obrázek 8: Zuby hyeny skvrnitě – obzvláště zvětšené horní i dolní P3, trháky jsou též dobře vyvinuté. Moolman L. In: Facebook.com [online]. 25. března 2018 [cit. 2023-02-16].

Dostupné z:

<https://www.facebook.com/lislmoolmanwildlifephotography/photos/pb.100050528767570.-2207520000/2039695442954232/?type=3>

Srst je krátká až středně dlouhá a hrubá, jemně zvlněná, na zátylku a ramenou je mírně prodloužená. Mladší jedinci mají měkkou a nadýchanou srst. Její barva je písková, nažloutlá nebo hnědočervená až šedivá s černohnědými nebo čistě černými skvrnami, které jsou po celém těle. Skvrny s věkem postupně blednou, nejtmaší jsou u mláďat, u velmi starých jedinců mohou úplně chybět (Hayssen & Noonan 2021).

Párové pachové žlázy ústí do konečníku. Předkožka není jako u ostatních druhů hyen spojena s břišní stěnou, a proto penis volně visí (penis pendulans). Samice hyen skvrnitých jsou maskulinní, což znamená, že jejich genitálie jsou takřka nerozeznatelné od samčích genitálií (Kingdon 1977). Mají párové zduřeniny připomínající varlata, a proto je rozlišení pohlaví u tohoto druhu velmi obtížné. Ztopořitelný orgán samic připomínající penis jsou ve skutečnosti prodloužené stydké pysky, které jsou srostlé s velkým klitorisem a jsou schopné erekce. Toto ústrojí se nazývá pseudopenis (Nowak 1999). V oblasti genitálií mají pár vaků, které jsou vyplněny vazivovou tkání. Připomínají šourek, ale jsou více ochlupený než šourek samců. Nemají vnější vagínu, proto močí, páří se a rodí mláďata urogenitálním kanálem, který vystupuje zmíněným pseudopenisem. Kdysi byla považována vysoká hladina androgenů za hlavní příčinu této maskulinizace. Jedna ze současných hypotéz uvádí, že hnací silou

maskulinizace samic hyen jsou sexuální mimikry. Na první pohled jsou si tudíž samci a samice velmi podobní (obr. 9) (Muller & Wrangham 2002).



Obrázek 9: Pseudopenis samice (vlevo) a penis samce (vpravo) hyen skvrnitých. Höner O. In: Hyena-project.com [online]. 5. února 2016 [cit. 2022-12-10]. Dostupné z: https://hyena-project.com/06_15_methods_sexing_c/

3.4 Způsob života

Hyeny skvrnité jsou nomádi, což znamená, že preferují spíše kočování z jednoho místa na druhé a nezůstávají na jednom místě. Denně mohou urazit až 100 km, ale obvyklý denní průměr je 12,4 km. Cestují převážně za potravou (Kolowski et al. 2007).

Během dne tráví čas v hustém křoví, ve vysoké trávě, ve skalních štěrbinách, v doupatech nebo v přírodních dutinách (Matthews 1939; Gasaway et al. 1989). Hyeny skvrnité odpočívají a rodí v podzemních norách, které mají četné chodby, komory a vstupy (obr. 10). Zde mláďata zůstávají i v době, kdy jsou ostatní členové smečky venku nebo na lovu. Nory tvoří vždy od základu, ale upravují ty po předešlých obyvatelích, kteří je vyhloubili (Kruuk 1972a; Henschel & Skinner 1990). Tyto nory po jiných zvířatech, jako je hrabáč kapský (*Orycteropus afer*) nebo prase bradavičnaté (*Phacochoerus aethiopicus*), často propojují a rozšiřují.



Obrázek 10: Podzemní nory, které mají propojené četné chodby, komory a vstupy.

Eszterhas S. In: Facebook.com [online]. 15. září 2022 [cit. 2023-01-10]. Dostupné z: <https://www.facebook.com/photo.php?fbid=624672622560248&set=pb.100050525467955.-2207520000&type=3>

Bylo též zaznamenáno, že prasata savanová (*Phacochoerus africanus*) a dikobrazi obecní (*Hystrix cristata*) sdíleli nory s hyenami skvrnitými, konkrétně v africké rezervaci v Keni. Byly objeveny dva klany hyen, které se s nimi dělily o nory od roku 2016 do roku 2019, ale od té doby již ne. Prasata savanová sdílí velkou část areálu právě s hyenami skvrnitými a doupata využívají jako noční útočiště před predátory a jako úkryty pro mláďata. Dikobrazi využívají doupata pro porod potomků a k dennímu úkrytu, jelikož to jsou noční živočichové. V případě obsazení doupat hyen jinými druhy zvířat, jako jsou právě třeba prasata a dikobrazi, ale nebylo pozorováno, že by je využívali souběžně. Výjimkou jsou pozorování z let 2016-2019. Je samozřejmě známo, že hyeny loví jak prasata, tak i dikobrazy, ale je důležité poznamenat, že oba druhy jsou dobře vyzbrojeny proti predátorům. Prasata savanová mají ostré kly a silnou stavbu těla. Dikobrazi mají až 30 cm dlouhé ostré ostny. Roli může hrát časové rozdělení. Dikobrazi jsou noční zvířata a prasata většinou denní. Ale i přesto bylo zaznamenáno, jak se uvádí výše, že v letech 2016-2019 byly všechny tři druhy uvnitř doupěte ve stejnou dobu. Ačkoli se doupata během pozorování nijak nevykopávala, pouze ke vchodům byly umístěny fotopasti, předpokládalo se, že se různě větví na několik komor, z nichž každá byla obývána vždy jen jedním druhem. Soužití těchto zvířat bylo pozorováno převážně v období sucha, kdy ztvrdlá půda téměř neumožňuje hrabat nová doupata. Když nastalo období dešťů (duben až květen), které okolní půdy změkčily, společné soužití již nebylo pozorováno. Jako jedno z vysvětlení se tedy nabízí, že na místě záznamu společného soužití, které se nachází na místě s tvrdou sopečnou půdou, je v období sucha hrabání doupat energeticky náročné a výhodnější je doupata sdílet. Avšak v letech 2020, 2021 a 2022, kdy byla dlouhodobá sucha, už nebyly zaznamenány žádné nové případy společného soužití, což tuto hypotézu trochu komplikuje. Jeden z potenciálních faktorů, který může vysvětlit toleranci k soužití, je výběr kořisti. V doupatech, kde přebývali hyeny, prasata i dikobrazi, nebyly nalezeny kosti prasat ani dikobrazů a ani v trusu hyen nebyly po nich stopy. Zdá se tedy, že různé klany hyen mohou vykazovat ojedinělé tendence, pokud jde o zvyky shánění a vybírání kořisti (Dupuis-Désormeaux et al. 2023).

Nory hloubí častěji mláďata než dospělí jedinci a rodiče, aby se ochránila před cizími dospělými hyenami a jinými velkými predátory – tunely jsou obvykle příliš úzké pro velké jedince (Hayssen & Noonan 2021). Nory mívají především oválný tvar a jsou spíše široké než hluboké. Bývají 1,5 až 3 metry dlouhé. Vchody mají průměr až 1 metr, jelikož na začátku doupat mají přístup dospělí jedinci. Můžou mít ale i průměr pouze 25 cm (Kruuk 1972a). Hyeny skvrnitě mění svá komunální doupata průměrně každý měsíc, zejména kvůli stěhování za potravou, ale do doupat se můžou vracet. Doupata bývají nejčastěji z udusané hlíny v zemi, ale mohou být vyhloubeny i v oblastech žulových nebo vápencových skal (Hayssen & Noonan 2021).

Hyeny skvrnitě žijí převážně soumravným a nočním životem, ale příležitostně vyhledávají potravu i ve dne. V národní rezervaci Masai Mara v Keni bylo zaznamenáno, že hyeny skvrnitě jsou v drtivé většině (96,2 %) aktivní mezi 18. a 9. hodinou, ale ne trvale. Samice bývají méně aktivní než samci v čase mezi 7. a 11. hodinou, ale během 24 hodin stráví samice 75 % a samci 65 % času odpočinkem. V ostatních oblastech Keni a Tanzanie jsou hyeny skvrnitě také aktivní převážně v noci, a to mezi 17. a 7. hodinou, ale loví i ve dne. V Kalahari rozdělili jejich aktivitu takto - 69 % neaktivních jedinců, 23,6 % jedinců shánějících potravu a 5,1 % jedinců, kteří se mezi sebou socializovali. V mnoha oblastech jsou hyeny skvrnitě často aktivní během chladných nebo deštivých dnů (Hayssen & Noonan 2021).

Ve volné přírodě se hyena skvrnitá dožívá kolem 20 let, v zajetí 27 až 29 let. Byl i jedinec, který se v zajetí dožil věku 41 let a 1 měsíc (Hayssen & Noonan 2021).

3.4.1 Sociální organizace

Hyeny skvrnitě tvoří velmi složité sociální skupiny zvané klany, které sestávají z několika klanů matek a dcer a příchozích nepřibuzných samců. Jeden klan může mít 3 až 80 členů, ale většinou se udává 60 jedinců. Větší klany se obecně vyskytují na území s velkou koncentrací kořisti, jako je kráter Ngorongo, zatímco menší klany se nacházejí v pouštních oblastech v jižní Africe (Kruuk 1972b; East & Hofer 2001). Zaznamenaný byl i klan, který měl 126 jedinců. Skládal se z několika matrilineí samic a jejich potomků a více dospělých imigrantských samců (Holekamp et al. 2012). Menší sociální skupiny, které představují 3 až 8 jedinců, se vyskytují v poušti Namib (Hayssen & Noonan 2021).

Klan tvoří 36 až 73 % dospělých jedinců, v průměru je to 55 %. Poměr pohlaví v klanu se počítá především z dospělých hyen. V devíti studiích byl poměr dospělých samic a samců v průměru 1,8:1,0-3,1 (Holekamp et al. 2012). Poměr při 100 mláďatech starých 3 měsíce a více, kdy pohlaví bylo samice, samec nebo neznámé, byl 36:44:20 (White 2002).

Klan je složen z matrilineárních příbuzenských skupin a z imigračních samců. Příbuznost je vyšší v rámci matrilineí a členové klanu nejsou blízce příbuzní díky emigrujícím samecům a s tím souvisejícím tokem genů. Jednotlivá zvířata cestují mezi skupinami, u kterých odpočívají, a potravu hledají v podskupinách, které často mění svá složení (Hayssen & Noonan 2021).

Přestože hyeny skvrnitě žijí v klanech, všichni členové pohromadě jsou pozorováni pouze za třech okolností, a to při lovu, obraně území a ve společném doupěti. Jedinci tráví čas buď sami, nebo v menších skupinkách v rámci klanu (Kruuk 1972a; Holekamp et al. 1997). K rozdělení klanu dochází v době, když se samice středního nebo nízkého postavení rozptýlí jako skupina mimo území. To se děje hlavně při nedostatku potravy. V průběhu několika let došlo k rozdělení klanu také kvůli narůstajícím pastvinám pro dobytek, který chovají tamější lidé. Takže se rozdělily nejen klany, ale také jejich území (Hayssen & Noonan 2021).

Členové klanu často zastrašují jiné hyeny stejného pohlaví a útočí na ně – samice na cizí samice a samci na cizí samce. Obvykle však podnikají dlouhé cesty za potravou na cizí teritorium k nejbližším stádům kopytníků. Tento systém byl označen jako systém „dojíždění“. Umožňuje to hyenám žít v mnohem vyšší hustotě populace, než kdyby jenom bránily své klanové území (Hayssen & Noonan 2021).

Systém „dojíždění“ hyen skvrnitých závisí na schopnosti klanů rozlišovat mezi „dojíždějícími“ skupinami a skupinami, které pouze hledají potravu. Mezi rezidentními členy klanu a „dojíždějícími“ jednotlivými hyenami je agrese vzácná. Nerezidentní hyeny se obvykle při lovu podřizují rezidentním členům klanu, avšak tato situace může někdy v agresi vyústit (Hayssen & Noonan 2021).

Hyeny skvrnitě žijí v matrilineárních skupinách (matriarchát), které vedou nejdominantnější samice z maternální linie (Hayssen & Noonan 2021). Všechny samice jsou dominantní vůči samcům, kteří jsou na nejnižších sociálních příčkách klanu. Nejvyšší příčku zaujímají matky. Samice ve většině případů zůstávají po celý život ve svém natální klanu a jen zřídka ho opouštějí. (Kruuk 1972b; Holekamp et al. 1997). Pořadí dominance se dědí z matky na mládě, ovšem jen na dceru. Ale i ta bude mít určité výhody pouze do doby, dokud ji matka neodstaví (Holekamp & Smale 1993). Syn nikdy nebude dominantní vůči ostatním samicím. Takže pokud má matka nižší postavení v klanu, mládě automaticky také. A naopak, pokud má matka vyšší postavení, má ho i mládě (Smale et al. 1993). Postavení také může ovlivnit gestační androgeny (Hayssen & Noonan 2021). Samičí hierarchie však bývá stabilní v lineární dominanci. Jelikož se hodnota dědí po matce, hierarchie zůstává stabilní po mnoho generací (Frank et al. 1995).

Vysoce postavené samice mají přednost v přístupu k potravě, tráví méně času lovem, mají přednost při páření, mají kratší intervaly mezi vrhy, svá mláďata odstavují dříve, přesto mají mláďata vyšší pravděpodobnost přežití. Celkově žijí déle (Hayssen & Noonan 2021).

Samice vyššího postavení více udržují úzký vztah s příbuznými jedinci a mláďaty než se samicemi nižšího postavení (Hayssen & Noonan 2021). Pro příbuzné samice je to prospěšné při hledání potravy a při vzájemné pomoci, například, když jsou zraněné nebo při útoku na nepřibuzné samice, které by chtěly vůdčí samici sesadit a nahradit. Samice, které se drží příbuzných samic, jsou schopny shromáždit a uhájit větší množství potravy. Pokud je ale skupinka samic, která nespadá k matrilinii, větší, může vytlačit hlavní samici a ta nejdominantnější pak nahradí její místo. Samice nízkého postavení se snaží sblížit se samicemi vyššího postavení. Díky vzájemné spolupráci se dokážou vyšplhat výše v sociálním žebříčku a získat určité výhody (Kruuk 1972a; Holekamp et al. 1997).

Samci se v klanu řadí na poslední pozice. Při dosažení pohlavní dospělosti, což je ve věku zhruba tří let (30 až 45 měsíců), opouštějí svůj natální klan a hledají jiný, kde by je přijali. Vzácně mohou samci na krátkou dobu vést kočovný život, a to sami nebo ve skupině dvou či více samců (Mills 1990). Odcházejí buď sami od sebe, nebo jsou vyhnáni členy z natálního klanu, především samicemi (Smale et al. 1995).

Do nového klanu se samci můžou dostat pomocí samic, a to především těch dominantních. Proto mají klany dvě třídy dospělých samců, natální a přistěhovalce (Holekamp & Smale 1998). Samci přistěhovalci tvoří 60 až 75 % dospělých samců v klanu. Jakmile se samec k novému klanu připojí, automaticky se řadí na úplně poslední místo jak celkově, tak i mezi domácími samci (Hayssen & Noonan 2021). Postupně se snaží probjovat na lepší pozici (Kruuk 1972a).

Aby se samci dostali výše, tráví hodně času rozvíjením vztahů se samicemi v klanu. Trvá to několik dnů až týdnů, než jsou přijati. Sledují samice a snaží se navázat kontakt a získat jejich přízeň. Když do klanu vstoupí noví samci, jejich pozice se postupně zvyšují s délkou jejich pobývání v klanu a také podle toho, jak výše postavení samci umírají nebo mizí. Maximální posun v hierarchii bývá o jednu až dvě příčky, náhlé a velké změny v sociálním statusu nebyly u přistěhovalců pozorovány. (Hayssen & Noonan 2021).

O mláďata se stará pouze jejich matka, nikoliv celá tlupa. Pouze starší a již dospělé dcery můžou matce pomáhat. Hyení matky svá mláďata chrání a vůči ostatním samicím jsou velmi agresivní, zvláště prvních několik dní po porodu. Matky se ve prospěch svých dcer vrhají do antagonistických střetnutí a vytvářejí koalice, aby dcerám zajistily místo v hierarchii těsně pod nimi (Kruuk 1972b; Kingdon 1977; Frank et al. 1995; Nowak 1999). Samci se do výchovy mláďat nijak nezapojují. Mláďata do 6-8 měsíců mají v klanu stejné postavení jako jejich matka. Mláďata nízko postavených samic jsou podřízena všem dospělým samicím v klanu zhruba do věku 6 měsíců. Mláďata jsou ve většině případů dominantnější vůči imigračním samcům (Hayssen & Noonan 2021).

Mláďata vysoce postavených samic mají větší výhody než níže postavené samice a jejich mláďata. Rostou rychleji, jelikož mají lepší přístup k potravě a dominují mláďatům nižšího postavení (Hayssen & Noonan 2021).

Po několika dnech, často i několik hodin po porodu, se mláďata ve vrhu začínají vzájemně napadat a způsobují si těžká poranění. Rány se jim však hojí rychle a dobře. Napadají se převážně sourozenci stejného pohlaví. Nejslabší mláďata jsou většinou zabita těmi silnějšími (kainismus). Toto chování je pravděpodobně adaptivní. Vraždy mezi sourozenci jsou ve volné přírodě běžné. Dospělí do „bratrovražd“ nijak nezasahují, ale snaží se potomky udržet co nejdéle naživu. Zkušené matky si lehají mezi mláďata a brání jim tak ve vzájemném kontaktu nebo bojující mláďata oddělují. Tyto souboje po několika dnech ustanou a mláďata se později snášejí dobře (White 2008).

Během prvního měsíce života je chování mláďat agresivní, dominantní nebo submisivní, zahrnuje hraní a prozkoumávání okolí (Hayssen & Noonan 2021). Stupeň agresivity ovlivňuje i faktor, zda je v okolí dostatek potravy. Pokud je jí nedostatek, mláďata jsou vůči sobě agresivnější (Wachter et al. 2002). Sourozenci z jednoho vrhu si hned první den stanoví relativní dominanci. Interaktivní hraní, které vytváří sociální postavení u mláďat, začíná ve druhém týdnu života, přičemž předmětové a pohybové hry se objevují ve 3. až 4. týdnu

života. V prvních 2 letech života se samice a samci neliší ve využívání prostoru (Hayssen & Noonan 2021).

3.4.2 Potrava

Hyena skvrnitá je masožravý predátor, který loví převážně obratlovce, příležitostně se živí mršinami, ale nepohrdne ani plody rostlin. Z obratlovců loví hlavně savce, zejména větší druhy od velikosti zajíce do velikosti koně. Kopytníci jsou její hlavní kořisti, především zebry, antilopy a pakoně, kteří tvoří až 95 % její stravy. Loví i jejich novorozená mláďata. Uloví také impaly, prasata bradavičnatá a domácí dobytek, jako je skot či kozy. Dokáže usmrtit buvola, zraněného slona nebo mládě nosorožce, hrocha či žirafy (Kruuk 1972b; Di Silvestre et al. 2000). Méně často loví ptáky nebo drobné živočichy. Mršiny tvoří pouze asi 15 až 20 % z veškeré potravy. Živí se i kořisti jiných šelem, kterou jim ukradne.

Její strava je ze 70 % tvořena přímým lovem. Sekundárním zdrojem potravy jsou ryby a mršiny nebo zabité hyeny z jiných klanů (Kruuk 1972b; Tilson et al. 1980; Mills 1990; Watts & Holekamp 2008).

Ze všech afrických masožravců zpracuje z uložené kořisti nejvíc právě hyena skvrnitá (Kruuk 1972a). Jedna hyena je schopna naráz spořádat 14 kg masa, ale většinou jí postačí 1,5 až 2 kg. Pozře i kosti, rohy, kopyta a chlupy. Hyení výkaly jsou proto bílé (obr. 11) a dá se jimi kreslit jako křídou. Kořist ve velikosti například koloucha gazely dokážou hyeny skvrnité spořádat za méně než 2 minuty, dospělého pakoně za více než hodinu (25 jedinců klanu) (Kruuk 1972a). Zebru ve 38 jedincích spořádaly za 15 minut (Hofer & East 1993b).



Obrázek 11: Exkrementy hyeny skvrnité. In: Wildlife-of-africa.com [online]. c2014 [cit. 2022-04-02]. Dostupné z: <http://www.wildlife-of-africa.com/animals/spotted-hyena.htm#.YlkroOdBxPY>

Hlavními potravními konkurenty jsou lvi, psi hyenovití a supi různých rodů (Kruuk 1972a; Watts & Holekamp 2008). Ovšem leckdy právě díky supům hyeny mršinu naleznou (Matthews 1939). Lvi hyeny skvrnité často zabíjejí, ale naopak i hyeny příležitostně zabíjejí

samotářské lvy (Matthews 1939). V oblastech, kde lidé chovají hospodářská zvířata, se však populace lvů snižuje, a proto tam počet hyen skvrnitých narůstá (Green et al. 2018).



Obrázek 12: MVDr. POEKOVÁ, Monika, veterinární lékařka [ústní sdělení]. Liberec, 17.10.2022.

(Převzatá fotografie - najedený samec hyeny skvrnité – plné a povislé břicho – Kruger 2014)

3.4.3 Lov

Hyeny skvrnité loví buď samy, nebo v různě velkých skupinách. Samotná hyena dokáže ulovit kořist vážící 160 kg (Kruuk 1972a). Pokud loví pohromadě více jedinců, rozdělí se na lovecké skupiny po 2 až 5. Například zebry ale loví ve větších skupinách (Kruuk 1972b; Di Silvestre et al. 2000). Jednotlivci se často i během dne pokoušejí ulovit novorozená mláďata sudokopytníků nebo drobné živočichy. Vzhledem k vysoké úspěšnosti je však častější společný lov, a to především v noci.

Při lovu nebo hledání mršin hyeny skvrnité používají bystrý zrak, sluch a čich, a také spolu komunikují vydáváním sérií pronikavých zvuků (Kruuk 1972b; Hofer & East 2003). Během lovu často procházejí stády kopytníků, aby si vybraly jednotlivce k útoku. Jakmile je vybrán, je pronásledován na dlouhou vzdálenost, často i několik kilometrů (až 24 km), rychlostí až 65 km/h (Kruuk 1972b; Di Silvestre et al. 2000; Hofer & East 2003). Hyeny dokážou udržet tempo přibližně na 40 až 50 km/h po dobu zhruba 15 minut.

Kořist uchvátí a zakousnou se jí do končetin a boků, a to naráz, takže jejich lov je velice efektivní. Jelikož mají velmi silný skus, nechávají se vláčet. Zvíře neusmrcují kousnutím do určitého místa, ale zaživa z něj trhají a požírají kusy masa, dokud neklesne k zemi. Většinou tak již má kořist, než dopadne na zem, rozpárané břicho. Dělají to i z toho důvodu, aby co nejrychleji přijaly co možná nejvíce potravy, než přijde jiný predátor nebo klan, což se stává poměrně často. Během požírání dochází k častým potyčkám mezi členy skupiny, kteří se chtějí dostat k nejvýživnějším částem ulovené kořisti, jako jsou vnitřnosti, především střeva a žaludek. Úspěšnost lovu je 30 %. Oproti tomu lvi mají úspěšnost pouze 10 % (Kruuk 1972a).

V Serengeti bylo zaznamenáno, že hyeny skvrnitě mohou opouštět své domovské areály i sociální skupiny, když mají nedostatek kořisti. Můžou cestovat 40 až 80 km, aby našly místo, kde je hojná kořist. Jedná se o tzv. „Commuting“. To se děje při migraci kopytníků. Samice, která kojí, může za rok absolvovat 40 až 50 cest, což celkem dělá 2 800 až 3 600 km ročně (Hofer & East 1993b).

Některé klany se naučily přesouvat mezi místy, kde lidé chovají a pasou stáda dobytka nebo menší domácí kopytníky, jelikož jejich lov není tak náročný na vyhledání a stopování. Škody na stádech ale nebývají příliš velké, jelikož tamní lidé hyeny vyženou a klan si musí najít jiné stádo hospodářských zvířat. Na zvířata, která po celý den hlídají například místní Masajové, si hyeny netroufnou. Lidem se převážně vyhýbají a nevyhledávají konflikty, které by je mohly stát život. Jsou si totiž díky své inteligenci vědomy rizika, které případný lov dobytka nese. Proto vyhledávají stáda, která nejsou hlídána a jsou pouze ráno vyháněna na pastvu a večer zpět domů. Tyto klany se také pohybují mnohem rychleji a na delší vzdálenosti než klany ostatní, jelikož svá doupatá nemají z bezpečnostních důvodů, především kvůli mláďatům, v blízkosti lidí (Green & Holekamp 2019).

Dalším důvodem, proč se některé klany soustředí na hospodářská zvířata, je skutečnost, že se v těchto oblastech méně vyskytují lvi, což je s největší pravděpodobností důsledek přímých konfliktů lvů s člověkem (Green & Holekamp 2019).

3.4.4 Rozmnožování

Hyena skvrnitá je vysoce polygynní. Období páření je od ledna do prosince, tudíž prakticky celoroční. To samé platí pro období porodu, které probíhá též celoročně, od ledna do prosince, ale nejčastěji od počátku do konce léta. Pohlavně dospělé jsou hyeny skvrnitě ve věku 2 až 3 let, přičemž samci dospívají dříve, zhruba ve dvou letech, samice ve věku 2 až 3 let. Zabřeznout mohou již při první říji. Průměrně ve věku 30 až 45 měsíců mají první porod a jsou plodné až do 17. roku života. Záleží na dominanci samice (Hayssen & Noonan 2021).

Samice je během roku v říji zhruba 14 dní a páří se s několika samci, proto také nejméně 20 až 35 % mláďat z vrhu má různé otce. Říjné samice se méně pohybují, zdánlivě apaticky postávají, často zívají, mávají ocasem a častěji močí. Při pozorování 24 kopulací samice kopulovaly pouze s imigrantskými samci (Hayssen & Noonan 2021). I samci se mohou pářit s více samicemi (Holekamp & Dloniak 2010).

Vysoce postavené samice rodí už ve 2 až 3 letech a samice nižšího postavení rodí ve věku 5 až 6 let (Holekamp et al. 2012). Všechny samice v klanu se rozmnožují, ale pořadí v hierarchii určuje i pořadí při páření. Alfa samice se páří jako první a vybírá si samce. První odchov má v mladším věku než submisivnější samice. Vysoce postavené samice většinou rodí syny. Předpokládá se, že je to z toho důvodu, aby své geny rozšiřovaly co nejdál, jelikož se samci zařazují do jiných klanů (Frank et al. 1995; Hofer & East 2003). Synové vysoce postavených samic rostou rychleji než ostatní mláďata a mají větší šanci, že se v dospělosti připojí k úspěšnému klanu, zejména co se týče lovení. Díky tomu budou silnější a zdravější a budou se moci dříve rozmnožovat a jejich postavení bude vyšší (Höner et al. 2010).

Plodné samice jsou většinou pářeny nejvýše postaveným samcem, který má přednost v páření, přesto může být samicemi napaden. Samec k samici přistupuje velmi obezřetně. Ukloní se jí, skloní hlavu tak, že nosem se téměř dotýká země, a ocas má stažený mezi nohama. Tím dává najevo svoji podřízenost. Pokud by nezachoval tento postoj, samice by ho napadla. Samice se mezitím k samci přibližuje rychle se vztyčenou hlavou. Poté následuje samotné páření (obr. 13) (Kingdon 1977; Estes 1993; Nowak 1999).



Obrázek 13: Páření hyen skvrnitých. Kořínek M. In: Biolib.cz [online]. 26. září 2014 [cit. 2022-04-18]. Dostupné z: <https://www.biolib.cz/cz/imagegalleryuser/id250733/?uid=1499>

Příznaky, že je samice březí, jsou zvětšení obvodu těla a u vícerodiček dochází k viditelnému zvětšení struků. Březost trvá 110 až 125 dní a rodí se jedno až čtyři mláďata, průměrně jedno až dvě. Z vícečetných vrhů většinou přežívá pouze jedno mládě (Adams & Cox 2019).

Porod zpravidla probíhá v noci nebo v časných ranních hodinách. Při porodu dochází k roztržení pseudopenisu, což je něco, co se u jiných savců neděje. Matka rodí mláďata do samostatného doupěte, které mláďata prvních několik dní neopouštějí, pouze pokud je nezavolá matka. Do společného doupěte je matka přemístí 2 až 6 týdnů po narození (Adams & Cox 2019).

Samice rodí tak, že zadní část těla má v doupěti a přední část venku z doupěte (Adams & Cox 2019). Po porodu překousne pupeční šňůru, mláďata dosucha olíže a sežere placentu a plodové obaly. Mláďata leží těsně u těla matky, která se kolem nich v poloze na boku poněkud stočí.

Novorozená mláďata hyeny skvrnitě se rodí tmavě hnědá až černá (obr. 14), dobře vyvinutá, se vztyčenýma ušima, oči začínají otevírat již krátce po porodu, zpravidla úplné otevření je ukončeno pátý den. Ve výjimečných případech se otevírání očí může protáhnout až do věku 14 dní. Rodí se s dobře vyvinutými a prořezanými mléčnými špičáky, většinou i řezáky (Hayssen & Noonan 2021). Stoličky a třenové zuby se začnou prořezávat po 31. dni (Van Horn et al. 2003). Porodní váha mláďat se pohybuje v rozmezí 1 000 až 1 200 g. Ze tří mláďat zkoumaných v Ibadanu údajně dvě vážila 1,6 kg a jedno 1,3 kg. Reagují na zvuky a pohyby a umí se již plazit. O první pokusy o chůzi se snaží druhý až čtvrtý den po narození.

Mláďata se začínají přebarvovat a první skvrny se jim objevují ve věku 1,5 měsíce. Přebarvování začíná od hlavy a je dokončeno ve věku 9 měsíců. Po 4 měsících mají barvu srsti jako dospělí, až na tlapy, které jsou stále tmavé (obr. 15).

Mláďata začínají přijímat pevnou stravu ve 3 měsících, výjimečně až v 6 měsících. Svoji matku následují několik měsíců po narození, nezávislost na společném doupěti získávají v 8 až 9 měsících a lovit začínají ve věku 8 až 10 měsíců (Hayssen & Noonan 2021).

Odstav je ve věku 12 až 18 měsíců, ale může být až ve 2 letech, zřídka už v 7 měsících (Hofer & East 1995; Holekamp et al. 1996). Samice po odstavení rostou rychleji než samci (Swanson et al. 2013).

Zvedání zadních nohou, jako při napodobování močení u samců, s erekcí genitálií, které je typické u dospělých hyen skvrnitých, se začíná projevovat v 1. měsíci života (Hayssen & Noonan 2021).



Vývoj masivní lebky, která umožňuje drtit kosti, není dokončen dříve než ve věku 35 měsíců, což je tedy již dlouho po odstavu a pohlavní dospělosti (Watts et al. 2009; Tanner et al. 2010).

Obrázek 14: (Vlevo) Čerstvě narozené mládě hyeny skvrnitě, které má černou srst a již otevřené oči a vztyčené uši. Tambako The Jaguar. In: Flickr.com [online]. 20. dubna 2019 [cit. 2022-04-18]. Dostupné z: <https://www.flickr.com/photos/tambako/46738345565>

Obrázek 15: (Vpravo) Starší mládě, které se už přebarvuje. Na obrázku je vidět, jak přebarvování jde postupně od hlavy a jsou vidět první skvrny. In: Wall.alphacoders.com [online]. c2024 [cit. 2024-02-09]. Dostupné z: <https://wall.alphacoders.com/big.php?i=673188>

Hyeny skvrnitě se v říši masožravců starají o mláďata nejdéle i přesto, že jejich mléko má velmi vysoký obsah energie. Mléko je velmi vydatné a vývin urychlí. Průměrný obsah bílkovin je 14,9 % a tuků 14,1 % (Kruuk 1972b; Frank et al. 1995).

Samice hyen skvrnitých mají dvě mléčné bradavky, které se nacházejí ve slabinách. Ve volné přírodě jsou mláďata kojena až 18 měsíců, ačkoli již asi od 2 měsíců nebo i dříve je jejich hlavním zdrojem potravy pevná strava. První pevnou stravu začínají přijímat již asi čtvrtý den po narození (Hayssen & Noonan 2021).

Oproti psovitým šelmám matka nevyvrhuje mladým potravu, ale pouze je kojí a postupně nosí potravu do doupěte. Když mláďata dorostou velikosti dospělého jedince, matka je odstaví. Bývá to ve věku 14 až 18 měsíců, což je na masožravce poměrně pozdě. V době odstavu mají již plně prořezané trvalé zuby, což je také neobvyklé (Pournelle 1965; Kruuk 1972b; Mills 1990; Van Horn et al. 2003).

V závislosti na podmínkách shánění potravy mohou být matky pryč od svých mláďat tři i více dní. Matky, které mají pouze jedno mládě, se o něj starají stejně dlouho jako matky dvojčat nebo trojčat. Ale pokud má matka jedno mládě, roste toto rychleji než mláďata početnějších vrhů (Hofer & East 1993c).

Samice mají vrhy zhruba každých 11 až 21 měsíců. Dospělosti se dožije pouze zhruba 30 % mláďat, jelikož se stávají kořistí jiných predátorů nebo hyen. Matky je proto často přenášejí mezi doupaty ve svém teritoriu (Kruuk 1972b; Kingdon 1977; Frank et al. 1995; Nowak 1999).

Prvorodičky vykazují vysokou úmrtnost mláďat a velmi často svá mláďata nepřijmou nebo je sežerou. U nich je úmrtnost zhruba 60 % z celkového počtu porodů (Cunha et al. 2003). Celková úmrtnost je nepřímě úměrná hierarchickému pořadí, jelikož matky nízkého postavení přicházejí o více mláďat (White 2005; Wahaj et al. 2007).



Obrázek 16: RNDr. HOLEČKOVÁ, Dana, bývalá ředitelka Safari parku Dvůr Králové [ústní sdělení]. Praha, 15.10.2022.

(Převzatá fotografie - odpočívající hyena skvrnitá se stádem zeber za sebou, které si jí nevšímá a není z ní ve stresu, jelikož od ní momentálně nehrozí žádné nebezpečí - Ngorongoro 2007)

3.5 Sociální interakce

Hyeny skvrnité vykazují vysoké kognitivní schopnosti, jako je například schopnost rozpoznat vztahy třetích stran mezi členy klanu. Je to vlastnost, která je pozorována u velmi omezeného počtu zvířat, jako jsou primáti nebo nejinteligentnější ptáci, jako jsou havranovití či papoušci (Engh et al. 2005). Tyto třetí strany zahrnují interakce a vztahy, ve kterých

pozorovatel není přímo zapojen. Vztahy třetích stran hyeny dokážou rozpoznat buď na základě společenského postavení, nebo příbuzenství. Tyto znalosti pak využívají při adaptivním rozhodování (Hayssen & Noonan 2021).

Teoreticky by se inteligence měla vyvíjet tak, aby pomáhala zvířatům řešit konkrétní typy problémů, které jim prostředí přináší. Zůstává ale nejasné, jak složitost nebo novost prostředí usnadňuje evoluční vylepšení kognitivních schopností, nebo zda se může vyvíjet obecná inteligence v doméně v reakci na selekční tlaky specifické pro doménu. Hypotéza sociální složitosti předpokládá, že se inteligence vyvinula tak, aby se vyrovnala s labilním chováním příbuzných ve skupinách a byla silně podpořena studiem sociokognitivních schopností primátů a jiných zvířat (Holekamp et al. 2015).

Jako všechna zvířata, i hyeny skvrnitě musejí řešit různé problémy, aby mohly přežít a rozmnožovat se. Inovace, kterou lze definovat jako řešení nového problému či nalezení nového řešení již existujícího problému, může umožnit využívat nové zdroje, popřípadě známé zdroje využívat efektivněji. Proto se předpokládá, že inovace zlepší schopnost přežít ve složitých nebo měnících se prostředích (Benson-Amram et al. 2013).

Co se týče řešení problémů, hyeny chované v zajetí jsou výrazně úspěšnější a nalézají při tom rozmanitější řešení než volně žijící hyeny. Nemá na to vliv fakt, že hyeny chované v zajetí mají nadměrnou energii a čas, ale důvodem je skutečnost, že se tolik nebojí nových věcí a jsou zvědavější. Pokud se ale chceme dozvědět více o řešení problémů u hyen, které žijí ve volné přírodě, je zapotřebí provést více experimentálních prací (Benson-Amram et al. 2013).

Společnosti hyen skvrnitých se více podobají společnostem primátů čeledi *Cercopithecidae* (kočkodanovití), než jiným masožravcům, pokud jde o velikost, strukturu a vzory konkurence a spolupráce (Holekamp et al. 2012). Stejně jako primáti, hyeny skvrnitě používají různé smysly, aby rozpoznaly své příbuzné. Poznávají příbuzenské a hodnotní vztahy mezi svými klanovými členy a tyto znalosti adaptivně využívají během sociálního rozhodování. Hyeny intenzivněji spoléhají na sociální facilitaci než primáti. Facilitace je situace, kdy chování zvířete zvyšuje pravděpodobnost, že se do tohoto chování zapojí i jiná zvířata, nebo zvýší jeho intenzitu (Hayssen & Noonan 2021).

Obecně vzato se anatomie mozku hyen skvrnitých celkem podobá anatomii mozku primátů, s ohledem na expanzi čelní kůry, o které se předpokládá, že se podílí na zprostředkování sociálního chování. Není však prokázáno, že by hyeny měly schopnost napodobovat, jako někteří primáti (Holekamp et al. 2007b).

Při studii inteligence a učení hyen skvrnitých bylo zjištěno, že týmová spolupráce a kooperace usnadňuje řešení problémů. Starší a zkušenější jedinci mění své chování tak, aby měli navrch nad protivníkem, a členy vlastního klanu učí své dovednosti (Hayssen & Noonan 2021).

Získávání sociálního postavení v klanu probíhá prostřednictvím asociativního učení doprovázeného agresí koalic. Hyeny skvrnitě mají dlouhodobou paměť. Minulé interakce příbuzných a členů klanu a také postavení každých jedinců si velmi dobře pamatují (Holekamp et al. 2007a). Hyena dokáže rozpoznat vztahy mezi členy klanu, i když do nich není přímo zapojena (Engl et al. 2005).

Akustické, chemické a vizuální signály kódují informace o pohlaví, příbuznosti, individuální identitě, morfologických znacích a také o motivačních a fyziologických stavech (Mathevon et al. 2010).

Vokální, čichová a vizuální komunikace je rozsáhlá a slouží k individuálnímu rozpoznání mezi členy klanu (Hayssen & Noonan 2021). Informace přenášené společně chemickými, hmatovými a vizuálními kanály zajišťují hyenám řadu komunikačních signálů, které tvoří základ jejich složitého sociálního systému (Drea et al. 2002; Holekamp et al. 2007a).

Obřady setkání neboli též pozdravu jsou jedním z hlavních typů sociální interakce či způsobů komunikace matriarchátu. Většinou je zahajuje jedinec s nižším sociálním postavením. Zahrnují očichávání tlamy a genitálií a také specifické polohy. Tyto víceúčelové pozdravy podporují sociální vazby a spolupráci v rámci měnícího se sociálního uskupení (Hayssen & Noonan 2021).

Další významný projev chování, agrese, se vyskytuje ze tří důvodů: kvůli potravě, obraně mláďat nebo ze specifických samicích a samčích interakcí (Kruuk 1972a). Agresivita je též ovlivněna příbuzností jedinců. Například mláďata jsou méně agresivní vůči svým otcům než vůči ostatním samcům. Agrese je také menší vůči nevlastním sourozencům z matčiny strany, než proti nevlastním sourozencům z otcovy strany (Hayssen & Noonan 2021).

Agresivita samice vůči samici se vyskytuje v podobné míře jako agresivita samce vůči samci (Curren 2012; Yoshida et al. 2016).

K usmíření po boji, kvůli nějakému konfliktu, dochází v 72 % do pěti minut. Ke smířovacím tendencím dochází spíše ze stran obětí agrese než od agresorů. Vyšší interakce je mezi nepříbuznými jedinci (Wahaj et al. 2001).

Chování hravé se dá pozorovat mezi mláďaty, dospělými jedinci i mezi mláďaty a dospělými (Kruuk 1972a).

3.5.1 Akustická komunikace

Hyeny skvrnité mají nejvíce vyvinuté vokalizační schopnosti ve srovnání s ostatními druhy hyen (Wilson & Mittermeier 2009). Akustická vokalizace je také jeden z nejvýraznějších komunikačních kanálů a hlasový repertoár je velmi rozsáhlý (Kruuk 1972a). Samotný hlasový repertoár hraje velmi důležitou roli v celkové komunikaci (Mathevon et al. 2010).

Mezi všemi druhy hyen používají hyeny skvrnité hlasovou komunikaci nejvíce, s charakteristickým zvukem, který se šíří na velkou vzdálenost (Wilson & Mittermeier 2009).

Jelikož jsou hyeny primárně aktivní v noci, je hlasová signalizace hlavním kanálem, který se používá pro komunikaci jak na krátkou, tak i na dlouhou vzdálenost (Kolowski et al. 2007).

Hyeny skvrnité jsou známé pro širokou škálu hlasových komunikací, které dominují převážně v nočních hodinách. Jejich hlasová komunikace má bohatý zvukový repertoár, s více než deseti různými vokalizacemi (Gersick et al. 2015). Jelikož jsou hyeny skvrnité aktivní

převážně v noci, je jejich hlasová signalizace privilegovaným kanálem, který se právě používá pro komunikaci na krátké i dlouhé vzdálenosti. Vokální projevy zahrnují whoops (výkřiky), groans (sténání), growls (vrčení), yells (výkřiky), screams (ječení), rumbles (dunění) a giggles (chichotání). Během pozdravů se ozývá „sténání“ a „kvílení“. Zvuky informují o poloze, věku, pohlaví a také o individuální identitě a příbuznosti (Holekamp et al. 1999; Mathevon et al. 2010).

Kromě dříve zmíněných hlasových projevů hyeny skvrnitě vydávají několik zvuků souvisejících s agresí. Mezi ně patří chrochtání, chichotání, vrčení a ječení. Tyto zvuky jsou vydávány v různých agresivních interakcích se členy klanu, s jinými klany nebo s jinými zvířaty (Estes 1993).

Je pravděpodobné, že vokalizace, které mají blízký dosah, jako je vrčení, sténání a bručení, jsou multiinformativní (Kruuk 1972a).

Giggle call je typickým „smíchem“ hyen skvrnitých – vokalizací připomínající lidský smích. Je spojeno se strachem nebo vzrušením a také se často vyskytuje v okamžiku, když je jedinec pronásledován (Estes 1993). Giggle call jsou vysoké zvuky vydávané v záchvatech a vychází převážně při společném požívání ulovené kořisti (Kruuk 1972a; Mills 1990). Toto volání je submisivní vokalizace, kterou jedinec vydává před dominantním jedincem (Kruuk 1972a; Mills 1990). Jedinci s nižším postavením reagují na potenciální hrozbu rychleji. Pravděpodobně je to tím, že jejich možnosti krmení jsou kvůli postavení menší, takže čas pro ně hraje velkou roli (Gersick et al. 2015).

I přesto, že giggle call hyeny vydávají během interakcí mezi dvěma nebo více jednotlivci na blízkou vzdálenost, je celkem hlasité a snadno se dá odposlouchávat ostatními členy klanu. Je slyšet až na vzdálenost 5 km a obsahuje vysokofrekvenční prvky a složené harmonické tóny, díky nimž je lze lokalizovat na velkou dálku (East & Hofer 1991a, East & Hofer 1991b). Zároveň je ale slyší i ostatními predátory, jako jsou například hyeny z jiných klanů, lvi nebo dokonce i supi (Kruuk 1972a). Aby se u kořisti zabránilo zvukům, které se šíří na dlouhé vzdálenosti a můžou přilákat nechtěné konkurenty, může dominantní hyena umožnit submisivní hyeně přístup k potravě. (Mathevon et al. 2010).

Naproti tomu si ale hyeny mohou předávat informace například o tom, o jakou hrozbu se jedná. Svolávací komunikace musí přitáhnout ostatní členy klanu, kteří jsou vzdáleni od potenciální hrozby. Jelikož hyeny často bojují o potravu s jinými klany a především se lvy, kteří jsou větší, rychlé svolání zbytku svého klanu je důležité (Gersick et al. 2015).

Bylo zjištěno, že u záchvatů křiku vyvolávaných konfliktem se lvy, byly mezi jednotlivými výkřiky kratší intervaly než při spontánních záchvatech. Také se ukázalo, že hyeny mají signál, který dokáže spolehlivě přivolat spojence na velké vzdálenosti. (Gersick et al. 2015).

Je též vysoce pravděpodobné, že hyeny jsou schopny rozlišovat výkřiky jednotlivých jedinců (Holekamp et al. 1999).

Také potenciální giggle call více podřízených jedinců, tzv. „giggle chorus“, může sloužit jako rozptýlení jiných predátorů. To může být ale velmi riskantní, jelikož cizí predátory mohou být v přesile a hyeny by ve finále o danou kořist mohly přijít (Mathevon et al. 2010).

Ve volné přírodě se giggle call běžně vydává během soutěžení mezi dominantními a podřízenými jedinci. Například při objevení mršiny (Kruuk 1972a; Mills 1990). Pomocí giggle call může hyena také přivolat ostatní členy klanu k mršině, například když u ní jsou lvi nebo jiní predátoři, na které by sama nestačila (Kruuk 1972a).

Hyeny se mohou chichotat i v případě, kdy jsou frustrované. To se často vyskytuje u jedinců, kteří jsou chováni v zajetí.

Identifikace lidskými pozorovateli mezi jednotlivci je velmi obtížná, jelikož giggle call vydává více jedinců současně a je těžké je rozeznat (Kruuk 1972a; Mills 1990).

Hyeny z klanu můžou z giggle call jiných hyen získat informace o tom, kdo konkrétně je momentálně v konkurenční situaci, a také jeho věk a postavení (dominantní nebo podřízené) a mohou se rozhodnout, zda se přidají k chichotání nebo zda jej budou zcela ignorovat a odejdou. Pro samce, kteří opouštějí svůj rodný klan a snaží se připojit k novému klanu, je informace o věku samic, který se dá poznat pomocí giggle call, velmi důležitá (Mathevon et al. 2010).

Je možné, že hyeny, které se nacházejí uprostřed sociálního žebříčku, produkují různé záchvaty chichotání, lišící se podle sociálního postavení protějšku, na který se zaměřují. Chichotání určené hyenám s vyšším postavením je jiné než chichotání určené níže postaveným hyenám. Většinou záchvatů nepředchází žádné pozorovatelné podněty a zbytek členů klanu, kterých se to netýká, jsou ignorovány. Podobné záchvaty mohou mít i výše postavené hyeny, když chtějí dát najevo svou fyzickou zdatnost při soupeření o teritorium (Mills 1990; East & Hofer 1991a, 1991b).

Pozorování reakcí hyen na křik volajícího, kterého nevidí, naznačují, že většina záchvatů (zhruba 67,6 %) jsou projevy s nízkou naléhavostí. Vyskytují se ovšem i křiky, které vyvolávají okamžitý pohyb, obvykle směrem ke zdroji (17,5 %), příležitostně od něj (0,8 %). Těch je ale menšina (Mills 1990).

Giggle call může hrát dvojí roli – může být adresován blízkým klanovým jedincům i vzdáleným potenciálním spojencům.

Ke smíchu také dochází při konfliktu s člověkem (v zajetí), kterému je přisuzována neutrální sociální hodnota (Mathevon et al. 2010).

Dálková vokalizace hyen, tzv. „jejda“ (whoops), je nejčastěji slyšet ve večerních hodinách (Wilson & Mittermeier 2009). „Whoops“ se používá k přenosu informací do vzdálených částí a umožňuje individuální identifikaci odesílatele i jeho aktuální emoční stav na vzdálenost až 5 km. Dálková volání „whoops“ také poskytují informace související se sexem a individuální identitou, a proto můžou vytvořit diskriminaci mezi členy klanu a jedinci, kteří do klanu nepatří (Hayssen & Noonan 2021).

Pokud má „whoops“ dlouhé intervaly mezi jednotlivými houkáními, slouží k signalizaci oddělených jedinců, což podporuje akustickou interakci mezi klany i v rámci klanu (East & Hofer 1991a, 1991b). Naopak „grunt“ neboli česky „bručení“ („jemné zavrčení“) je používáno při blízkém setkání mezi členy klanu a je slyšitelné pouze na několik metrů (Kruuk 1972a; Mills 1990).

Je také známo, že matky reagují na výkřiky svých mláďat častěji než na výkřiky nepříbuzných mláďat, což je jasný důkaz toho, že jednotlivé charakteristiky výkřiků hyeny rozpoznávají a využívají (Holekamp et al. 1999).

Jedinci se nejčastěji ozývají, když vnímají hrozbu. „Poplachové volání“, nejširší termín pro tento typ vokalizace, patří k té nejvíce a nejlépe prozkoumané signalizaci celkově ve zvířecí říši. Z části je to proto, že nabízí pohled do vývoje kooperativního jednání (Holekamp et al. 1999).

Poplašná volání vznikají jako afektivní hlasové reakce na nebezpečí. Hyeny mohou upravit své reakce v závislosti na identitě volajícího či konkrétních hrozbách spojených s konkrétními formami poplachu (Schamberg et al. 2018).

Některá specializovaná volání podněcují ostatní hyeny, aby se spíše připojily ke kolektivnímu útoku než k útěku. Tyto akustické projevy se nazývají „náborové hovory“. „Mobbingové hovory“ předcházejí či přímo doprovázejí jiné formy obranného chování. Mobbing je způsob obrany proti útočníkovi, kdy napadení jedinci hromadně útočí na vetřelce a zahánějí ho. Obvykle toto chování můžeme pozorovat při ochraně mláďat. Mobbing a náborové hovory jsou celkově u masožravců, ale i ptáků a mezi primáty, velmi rozšířené (Schamberg et al. 2018).

Roli, jakou hrají vokalizace při skupinové obraně, je celkem obtížné oddělit od vlivů jiných podnětů, včetně bezprostřední přítomnosti hrozby samotné (Schamberg et al. 2018).

„Výkřik“ vydávají hyeny při kontaktním volání. Zrychlený výkřik, který zní vzrušeně, vydávají při zabíjení. Když jsou hyeny při lovu nedočkavé, tak tzv. „hučí“. Samci zrychlený výkřik vydávají častěji než samice, které je obecně ignorují. Samičí akustické projevy vyvolávají mnohem větší reakce (Kingdon 1977; Estes 1993; Nowak 1999).

3.5.2 Olfaktorická komunikace

Jelikož jsou hyeny skvrnitě aktivní především v noci, využívají ve velké míře i olfaktorickou komunikaci. Svě teritorium označují pomocí výkalů na místech, kterým se říká tzv. „latríny“. Teritorium označují také sekremem ze svých análních pachových žláz. Značkování na konkrétních substrátech se nazývá tzv. „pasting“ („pastování“) (Wilson & Mittermeier 2009). Rozložení latrín do prostoru může odrážet jejich adaptivní funkci. Latríny, které jsou umístěny centrálně, jsou více spojeny s teritoriální funkcí. Rozlišujeme dva typy latrín. Dočasné latríny, které se vyskytují v blízkosti míst, kde hyeny nepobyly příliš času. Jejich účelem je pouze informovat okolí, že zde byly a stále mohou být někde v blízkosti. Vyskytují se především v místech, kde ulovily kořist, kterou na daném místě i sežraly. Ty druhé, dlouhodobé latríny, jsou spojovány s místy, které hyeny opakovaně navštěvují. Jelikož hyeny skvrnitě preferují schůdnější cesty před trasami silně zarostlými vegetací, pohybují se podél silnic a po zvířecích stezkách. Proto se latríny často nacházejí na silnicích či na zmiňovaných stezkách, kde projde hodně zvířat, takže o sobě hodně informují (Vitale et al. 2020). Mnohem častěji se používají latríny, které jsou umístěny uvnitř klanového území než v okrajových oblastech domovského okrsku, který často bývá překrýván se sousedními klany. Tím zamezují zbytečným potyčkám s

ostatními klany (Kilshaw et al. 2009). Hyeny používají latríny i kvůli potravě. Pokud zrovna není období dešťů a kořisti není dostatek, využívají pravidelně latríny, aby informovaly okolí, že se zde vyskytují a spoléhají na to, že tím zastraší ostatní predátory. V období dešťů dělají mnohem menší latríny. Je to z toho důvodu, že nemají takový důvod zastrašovat okolí, jelikož všude je dostatek potravy (Vitale et al. 2020).

Každý klan má svůj specifický pachový podpis, který je částečně zprostředkován těkavými produkty metabolismu symbiotických mikrobů, které se nacházejí v pachových žlázách hyen (Hofer et al. 2001; Theis et al. 2013). Hyeny tedy dokážou rozlišit pachy svých členů klanu od pachů hyen z cizích klanů (Hayssen & Noonan 2021).

Značení území zahrnuje vylučování tenké vrstvy exsudátu z análních žláz na 2-3 cm dlouhé stéblo trávy nebo skálu či strom. Sekrece análních žláz umožňuje identifikovat pohlaví, sociální postavení, reprodukční stav a ochotu pářit se. Překvapivé ale je, že hyeny samy od sebe pachy neprodukují. Můžou za to pachové žlázy obsahující fermentační bakterie, které právě daný zápach produkují. Profily bakteriálních druhů se liší podle pohlaví a reprodukčního stavu (Fernald 2014). Rezidentní samice značkují častěji než samci (Hayssen & Noonan 2021). Dospělé samice reagují na pach, který na vegetaci zanechaly jiné samice, a to tak, že se o takto označenou vegetaci třou hlavou nebo krkem. O pachy zanechané samicemi s vyšším sociálním postavením se třou mnohem častěji. Je to užitečné při udržování sociálních vztahů v rámci společnosti (Burgener et al. 2009). Svě teritorium hyeny značí velmi důkladně, aby maximalizovaly pravděpodobnost, že vetřelec narazí na pachovou značku. Dominantní samice značí i z toho důvodu, aby na sebe upozornily samce. Pachové stopy jsou rozmísťovány podél území, a především vně teritoria, kde hyeny tráví většinu času. Značení slouží i jako poskytování informací o daném jedinci pro ostatní hyeny, ale i jiná zvířata (Hofer et al. 2001).

K chemické komunikaci dochází také při pozdravech s ostatními členy klanu (Hayssen & Noonan 2021). Těmto pozdravům se říká tzv. „obřadné pozdravy“ nebo také „ceremonie“. Tyto obřady zahrnují vzájemné očichávání anální oblasti, krku a hlavy (Wilson & Mittermeier 2009). Během této uvítací ceremonie oba nebo pouze jeden jedinec zvednou ocas a tím odhalí svojí pachovou žlázu a nechají si ji očichat druhým jedincem. Stejně jako u vokalizací, tak i při vzájemném očichávání, jsou hyeny schopné poznat individuální identitu jedince, jako je věk a postavení v klanu (Hofer & East 1993a).

Samice obvykle tímto způsobem samce nezdraví a pokud ano, tak jen ty, kteří jsou výše postavení (mezi samci). Mláďata tento rituál začínají provádět během prvního měsíce života (Estes 1993).

Samičí falus se vyvinul jako důležitý prvek pro uvítací ceremonii a nejspíš také zabraňuje nechtěným kopulacím (Wagner et al. 2007).

Jedinci na spodině klanu dávají najevo svoji podřízenost tím, že při ceremonii jsou to oni, kdo zvedají zadní nohu a ocas, čímž umožní přístup k pachovým žlázám. Dále je to i ztopoření penisu či u samic pseudopenisu (East et al. 1993).

Hyeny skvrnitě také častým hrabáním do země zanechávají pach z mezivrstevních žláz (Kruuk 1972a).

Čichové podněty stimulují specifické reakce. Hyeny se válí v mršínách, jejichž vůně přitahuje ostatní hyeny. Kromě toho anální sekrety zprostředkovávají informace o pohlaví, a dokonce i o příbuzenských vztazích (Hayssen & Noonan 2021).

3.5.3 Hmatová a vizuální komunikace

Hyeny skvrnité jsou vysoce kompetentní a rychle reagují na různé vizuální projevy. Správně přečtou záměry ostatních jedinců a vyhnou se nedorozumění při rizikových sociálních interakcích. Komunikace spočívá v projevech nebo akcích, které vysílá odesílatel ve snaze získat behaviorální reakci příjemce, jedince stejného druhu. Jako u ostatních typů komunikace, tak i vizuální signály mohou předávat okolí informace o věku, pohlaví, velikosti zvířete, motivaci soupeřit, spolupracovat nebo se pářit (Nolfo et al. 2022).

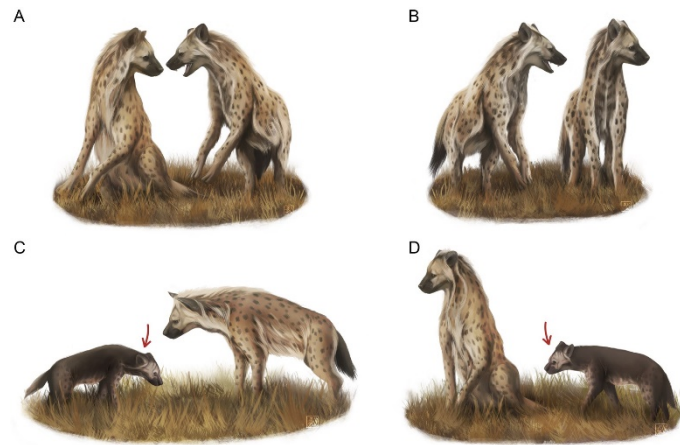
Tato forma komunikace se dá používat na krátké vzdálenosti, když se střetnou dva nebo i více jedinců a vědí o sobě. Pokud spolu interagují na blízkou vzdálenost, mohou velmi dobře vnímat jemné vizuální podněty, především ve výrazu obličeje, a tím si vyměňovat informace. Jedná se navíc o bezpečnou komunikaci, kdy riziko, že by na sebe zaútočili, je mnohem menší a hyeny mají možnost včas zareagovat a utéct, pokud by to bylo potřeba. Jsou-li totiž blízko, může se stát, že jedna zaútočí, a pokud se navzájem neznají, nemohou dobře předvídat, co je pro tu druhou charakteristické nebo co udělá. V případě, že ani jedna nevykazuje agresivní chování, můžou obě určitou situaci vyhodnotit jako bezpečnou a vzdálenost mezi sebou postupně zmenšovat. Je též velmi důležité vnímat, jaké signály druhý jedinec vysílá, protože pokud si jich příjemce nevšimne nebo je bude přehlížet, může následovat útok ze strany odesílatele. Zároveň pokud odesílatel signálu míří hlavou k příjemci, je větší pravděpodobnost, že vizuální signál bude zachycen a příjemcem správně rozpoznán (Nolfo et al. 2022). Pozornost je velice důležitá pro rozvoj komunikace (Ben Mocha & Burkart 2021). Riziko konfliktu se snižuje při rychlé a zejména správné odpovědi na signál. K tomu je ale především nutné signál vidět - čím větší je pravděpodobnost, že signál bude viděn, tím nižší je možnost, že dojde k nedorozumění (Nolfo et al. 2022).

Vizuální komunikace se také významně uplatňuje při hře. Nejčastější hrou mezi hyenami bývá boj, při kterém jsou výrazy v obličeji cenné. Jelikož tato hra implikuje těsný fyzický kontakt, je při ní mimika, stejně jako držení těla, důležitá. Proto nejspíše patří mezi nejčastější aktivity mezi mláďaty, neboť je učí, jak správně rozpoznat a odhadnout vizuální signály (Weigel & Berman 2018).

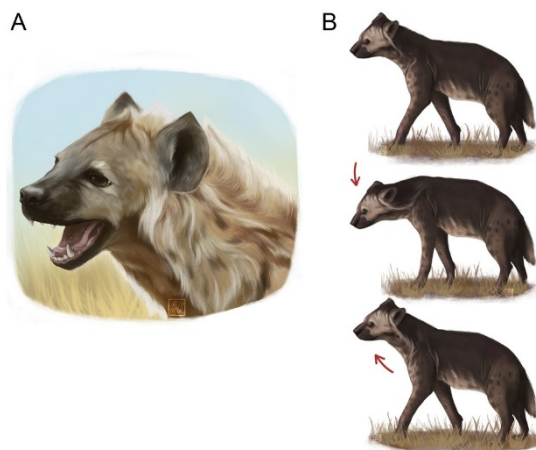
Mezi vizuální projevy hyen skvrnitých můžeme zařadit tzv. Relaxed Open Mouth (ROM), což by se dalo přeložit jako uvolněně otevřená tlama, a Head Bobbing (HB), česky by se to dalo přeložit jako houpání hlavy nahoru a dolů (obr 16).

ROM často naznačuje útočné chování nebo hru, při které se zvířata koušou (Nolfo et al. 2022). Pokud se jedná o hru, předává zprávu o přátelských úmyslech. Informuje i o motivaci pokračovat ve hře, což vede k prodloužení společné interakce (Taylor et al. 2019). Mimo ROM lze pozorovat během hravých interakcí i jiné typy signálů, jako jsou pohyby hlavou a celým tělem. K pokračování ve hře motivují toho druhého právě celkové pohyby hlavy, nejenom

samotné ROM. Obecně hyeny vybízejí ostatní k interakci zejména pomocí již zmiňované HB (Nolfo et al. 2022).



Obrázek 17: A – Relaxed Open Mouth, B – Head Bobbing (Nolfo et al. 2022).



Obrázek 18: Ilustrace znázorňující manifestaci signálů ve 2 různých podmínkách: přímé a nepřímé. ROM (A, B) a HB (C, D) byly považovány za detekované, když byl odesílatel před příjemcem (přímá podmínka: A, C). ROM a HB byly považovány za nezjištěné, když byl příjemce čelem od odesílatele nebo když byl odesílatel v boční poloze vzhledem k příjemci (nepřímá podmínka: B, D) (Nolfo et al. 2022).

Hmatová komunikace je zapojena do pozdravu při vzájemném očichávání genitálií a při vzájemném hraní (Holekamp et al. 2012).

Pokud hyena přijde do těsné fyzické blízkosti s ostatními členy svého druhu, navzájem komunikují tak, že zjeví hřívky na krku, postaví stejně ocasy a používají různé výrazy obličeje. V mnoha ohledech chování jsou velmi podobné psovitým šelmám (Holekamp et al. 2012).

Při strachu hyeny sklopí uši dozadu, hřívá na krku přiléhá a ocas stáhnou mezi zadní nohy.

Submisivní jedinci před dominantnější hyenou švihají ocasem ze strany na stranu, když se k ní přibližují. Není to vyloženě vrtění ocasem, jak je známé u psovitých šelem. Během přibližování chodí podřízené hyeny po pokrčených předních končetinách, aby daly co nejvíce najevo svoji podřízenost (Holekamp et al. 2012).

Během asertivního útoku drží dominantní jedinec hlavu vysoko vztyčenou, uši jsou vzpřímené, tlama pevně zavřená, hřívá na krku je naježená – celkově působí větším dojmem. Ocas nese dopředu na hřbetě. Pokud je hyena vzrušená, ocas drží stejně jako při útoku (Holekamp et al. 2012).

Ale vztyčený ocas nemusí vždy doprovázet nepřátelské setkání. Dochází k němu i během neškodných sociálních interakcí (Holekamp et al. 2012).

4 Závěr

Hyeny jsou velmi výraznou součástí africké fauny a jako takové odjakživa budily pozornost. Vztah lidí k nim je poznamenán četnými předsudky, ačkoliv se jedná o nesporně zajímavé živočichy, kteří mají v ekosystému nezastupitelnou roli. Tyto předsudky do jisté míry vycházejí z racionálních základů, neboť hyeny jsou bezpochyby silnými a nebezpečnými predátory. Na druhou stranu jsou založeny na značně povrchním vnímání těchto zvířat, v čemž hraje roli např. jejich z lidského hlediska bizarní zjev, znepokojujivé zvukové projevy a velmi účinný, byť při nezasvěceném pohledu brutální způsob lovu. Pohříchu v tom zanikají jejich unikátní vlastnosti, k nimž patří velmi rozvinutý systém komunikace a sociální interakce a komplexní sociální systém. Ten má striktně daný řád, založený na důsledném matriarchátu. Klan vždy vede nejdominantnější samice a samice jsou vždy výše postavené než samci; neexistuje doložený případ, kdy by byl samec nadřazený samici. Postavení dominantní samice dědí nejstarší dcera, pokud nebyla sesazena jinou samicí, což nebývá tak neobvyklé. Zajímavé je též, že níže postavené samice mají nižší status než mláďata výše postavené samice. Mláďata zhruba do půl roku života mají stejné postavení jako jejich matky v klanu. Poté si musí sama vybudovat své postavení. Z vícečetného vrhu se téměř nikdy nedožijí dospělosti všechna mláďata. Nejslabší bývají zabita těmi silnějšími, tento jev se nazývá kainismus. Obecně lze považovat sociální systém hyen skvrnitých za velmi drsný.

Hyeny skvrnitě žijí v norách, které nehloubí od základu, ale pouze rozšiřují chodby. Velkým překvapením bylo zjištění, že mohou sdílet nory s jinými živočichy, například prasaty savanovými nebo dikobrazy obecnými, byť to bylo pozorováno jen na omezeném území a po relativně krátký časový úsek. Toto zjištění je skutečně zajímavé, neboť zmiňované druhy mohou být kořistí hyen skvrnitých. Z neznámého důvodu se tato zvířata neobávala trávit čas v blízkosti predátora.

Co se týče komunikace u hyen, nejvíce využívají akustickou komunikaci, která má velké rozpětí a značně bohatý výrazový rejstřík. Díky ní si navzájem poskytují informace o své poloze, postavení v klanu, pohlaví i náladě. Vokalizují však převážně proto, aby svolaly svoji skupinu, když jsou v ohrožení od jiných predátorů nebo pokud najdou mršinu.

Jejich vizuální komunikace, jak se ukázalo, se až na drobné odchylky do značné míry podobá komunikaci psovitých šelem

Z některých studií vyplývá, že kognitivní schopnosti hyen se blíží schopnostem nižších primátů a havranovitých ptáků; hyeny např. dokážou rozpoznat vztahy třetích stran. K přenášení dovedností na potomky dochází u hyen jak ve volné přírodě, tak u jedinců chovaných v lidské péči. Také se ukazuje, že hyeny chované v zajetí dokáží lépe řešit problémy než volně žijící jedinci.

Hyeny skvrnitě mají řadu ojedinelých prvků chování a komunikace, které nejsou u příbuzných druhů obvyklé. Pokud budou prováděny další studie, je možné očekávat odhalení dalších specifík tohoto druhu, což by mohlo zvýšit jeho atraktivitu v očích lidí a díky tomu zlepšit jeho šance na řádnou ochranu.

5 Literatura

[Baby of Spotted Hyena]. In: Wall.alphacoders.com [online]. c2024 [cit. 2024-02-09]. Dostupné z: <https://wall.alphacoders.com/big.php?i=673188>

[Spotted Hyena Droppings]. In: Wildlife-of-africa.com [online]. c2014 [cit. 2022-04-02]. Dostupné z: <http://www.wildlife-of-africa.com/animals/spotted-hyena.htm#.YlkroOdBxPY>

[Spotted Hyena]. In: Shadowsofafrica.com [online]. c2010-2024 [cit. 2022-01-21]. Dostupné z: <https://www.shadowsofafrica.com/spotted-hyena-crocuta>

[Striped Hyena]. In: Wildlifesos.org [online]. 22. června 2020 [cit. 2022-01-21]. Dostupné z: <https://wildlifesos.org/animals/wild-hyena-with-fractured-legs-undergoes-treatment-at-abrf/>

Adams K, Cox S. 2019. Hyena birth: moment of magic. Africa Geographic Galleries. Available from: <https://africageographic.com/stories/hyena-birth-moment-magic/> (accessed June 2019).

Belton LE, Cameron EZ, Dalerum F. 2016. Spotted hyaena space use in relation to human infrastructure inside a protected area. *PeerJ* **4**:e2596.

Ben Mocha Y, Burkart JM 2021. Intentional communication: solving methodological issues to assigning first-order intentional signalling. *Biological Reviews* **96**:903-921.

Benson-Amram S, Weldele ML, Holekamp KE. 2013. A comparison of innovative problem-solving abilities between wild and captive spotted hyaenas, *Crocuta crocuta*. *Animal Behaviour* **85**:349-356.

Binder WJ, Van Valkenburgh B. 2000. Development of bite strength and feeding behaviour in juvenile spotted hyenas (*Crocuta crocuta*). *Journal of Zoology (London)* **252**:273–283.

Bohm T, Höner OR. 2015. *Crocuta crocuta*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e.T5674A45194782. Available from: <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-2.RLTS.T5674A45194782.en> (accessed April 2024).

Burgener N, Dehnhard M, Hofer H, East ML. 2009. Does anal gland scent signal identity in the spotted hyaena?. *Animal Behaviour* **77**:707-715.

Cunha GR, Wang Y, Place NJ, Kiu W, Baskin L, Glackman SE. 2003. Urogenital system of the spotted hyena (*Crocuta crocuta* Erxleben): a functional histological study. *Journal of Morphology* **256**:205–218.

Curren LJ. 2012. Competition and cooperation among males in a sex-role reversed mammal, the spotted hyena (*Crocuta crocuta*). Ph.D. dissertation, Michigan State University, East Lansing.

- Di Silvestre I, Novelli O, Bogliani G. 2000. Feeding habits of the spotted hyaena in the Niokolo Koba National Park, Senegal. *African Journal of Ecology* **38**:102-107.
- Drea CM, Vignieri SN, Cunningham SB, Glickman SE. 2002. Responses to olfactory stimuli in spotted hyenas (*Crocuta crocuta*). II. Investigation of environmental odors and the function of rolling. *Journal of Comparative Psychology* **116**:331–342.
- Dupuis-Désormeaux M, Dheer A, Gilisho S, Kaaria TN, Davidson Z, MacDonald SE. 2023. Teeth, tusks, and spikes: Repeated den sharing between predator and prey in an African Savannah. *African Journal of Ecology* **61**:1006-1009.
- East ML, Hofer H, Wickler W. 1993. The erect ‘penis’ is a flag of submission in a female-dominated society: greetings in Serengeti spotted hyenas. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **33**:355–370.
- East ML, Hofer H. 1991a. Loud calling in a female-dominated mammalian society: I. Structure and composition of whooping bouts of spotted hyenas, *Crocuta crocuta*. *Animal Behaviour* **42**:637–649.
- East ML, Hofer H. 1991b. Loud calling in a female-dominated mammalian society: II. Behavioural contexts and functions of whooping of spotted hyenas, *Crocuta crocuta*. *Animal Behaviour* **42**:651–669.
- East ML, Hofer H. 2001. Male spotted hyenas (*Crocuta crocuta*) queue for status in social groups dominated by females. *Behavioral Ecology* **12**:558–568.
- Engh AL, Siebert ER, Greenberg DA, Holekamp KE. 2005. Patterns of alliance formation and postconflict aggression indicate spotted hyenas recognize third-party relationships. *Animal Behaviour* **69**:209–217.
- Estes R. 1993. *The Safari Companion: A Guide to Watching African Savs*. White River Junction: Chelsea Green Publishing Company.
- Eszterhas S. [Spotted Hyena Burrows]. In: Facebook.com [online]. 15. září 2022 [cit. 2023-01-10]. Dostupné z: <https://www.facebook.com/photo.php?fbid=624672622560248&set=pb.100050525467955.-2207520000&type=3>
- Fernald RD. 2014. Communication about social status. *Current opinion in neurobiology* **28**:1-4.
- Fourvel JB, Fosse P, Fernandez P, Antoine PO. 2015. Large mammals of Fouvent-Saint-Andoche (Haute-Saône, France): a glimpse into a Late Pleistocene hyena den. *Giodiversitas* **37**:237–266.

Frank L, Holekamp K, Smale L. 1995. Dominance, demography, and reproductive success of female spotted hyenas. Pages 364-384 in A Sinclair, P Arcese, eds. *Serengeti II: Dynamics, Management, and Conservation of an Ecosystem*. Chicago: University of Chicago Press.

Gasaway WC, Mossestad KT, Stander PE. 1989. Demography of spotted hyenas in an arid savanna, Etosha National Park, South West Africa/Namibia. *Madoqua* **16**:121–127.

Geographic Range. In: *Iucnredlist.org* [online]. 1. ledna 2023 [cit. 2023-06-28]. Dostupné z: <https://www.iucnredlist.org/species/5674/45194782>

Gersick AS, Cheney DL, Schneider JM, Seyfarth RM, Holekamp KE. 2015. Long-distance communication facilitates cooperation among wild spotted hyenas, *Crocuta crocuta*. *Animal Behaviour* **103**:107-116.

Green DS, Holekamp KE. 2019. Pastoralist activities affect the movement patterns of a large African carnivore, the spotted hyena (*Crocuta crocuta*). *Journal of Mammalogy* **100**:1941-1953.

Green DS, Johnson-Ulrich L, Couraud HE, Holekamp KE. 2018. Anthropogenic disturbance induces opposing population trends in spotted hyenas and African lions. *Biodiversity and Conservation* **27**:871–889.

Hayssen V, Noonan P. 2021. *Crocuta crocuta* (Carnivora: Hyaenidae). *Mammalian Species* **53**:1-22.

Henschel JR, Skinner JD. 1990. Parturition and early maternal care of spotted hyenas *Crocuta crocuta*: a case report. *Journal of Zoology* **222**:702–705.

Hofer H, East M, Sämman I, Dehnhard M. 2001. Analysis of volatile compounds in scent-marks of spotted hyenas (*Crocuta crocuta*) and their possible function in olfactory communication. *Chemical Signals in Vertebrates* **9**:141-148.

Hofer H, East M. 1995. Population dynamics, population size, and the commuting system of Serengeti spotted hyenas. Pages 332-363 in A Sinclair, P Arcese, eds. *Serengeti II: Dynamics, Management, and Conservation of an Ecosystem*. Chicago: University of Chicago Press.

Hofer H, East M. 2003. Behavioral processes and costs of co-existence in female spotted hyenas: a life history perspective. *Evolutionary Ecology* **17**: 315-331.

Hofer H, East ML. 1993a. The commuting system of Serengeti spotted hyenas: how a predator copes with migratory prey. I. Social organization. *Animal Behaviour* **46**:547–557.

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

Hofer H, East ML. 1993c. The commuting system of Serengeti spotted hyaenas: how a predator copes with migratory prey. III. Attendance and maternal care. *Animal Behaviour* **46**:575–589.

Holečková D, bývalá ředitelka Safari parku Dvůr Králové [ústní sdělení]. Praha, 15.10.2022. (Převzatá fotografie - odpočívající hyena skvrnitá se stádem zeber za sebou, které si jí nevšímá a není z ní ve stresu, jelikož od ní momentálně nehrozí žádné nebezpečí - Ngorongoro 2007)

Holečková D, bývalá ředitelka Safari parku Dvůr Králové [ústní sdělení]. Praha, 15.10.2022. (Převzatá fotografie - znázornění, že hyena skvrnitá je mimochodník – Amboseli 2022)

Holekamp KE, Boydston EE, Szykman M, Graham I, Nutt KJ, Birch S, Piskiel A, Singh M. 1999. Vocal recognition in the spotted hyaena and its possible implications regarding the evolution of intelligence. *Animal Behaviour* **58**:383–395.

Holekamp KE, Cooper SM, Katona CI, Berry NA, Frank LG, Smale L. 1997. Patterns of association among female spotted hyenas (*Crocuta crocuta*). *Journal of Mammalogy* **78**:55–64.

Holekamp KE, Dantzer B, Stricker G, Yoshida KCS, Benson-Amram S. 2015. Brains, brawn and sociality: a hyaena's tale. *Animal Behaviour* **103**:237–248.

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.

Holekamp KE, Ogutu JO, Dublin HT, Frank LG, Smale L. 1993. Fission of a spotted hyena clan: consequences of prolonged female absenteeism and causes of female emigration. *Ethology* **93**:285–299.

Holekamp KE, Sakai ST, Lundrigan B. 2007a. The spotted hyena (*Crocuta crocuta*) as a model system for study of the evolution of intelligence. *Journal of Mammalogy* **88**:545–554.

Holekamp KE, Sakai ST, Lundrigan BL. 2007b. Social intelligence in the spotted hyena (*Crocuta crocuta*). *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **362**: 523-538.

Holekamp KE, Smale L, Szykman M. 1996. Rank and reproduction in the female spotted hyaena. *Journal of Reproduction and Fertility* **108**:229–237.

Holekamp KE, Smale L. 1993. Ontogeny of dominance in free-living spotted hyaenas: juvenile rank relations with other immature individuals. *Animal Behaviour* **46**:451–466.

Holekamp KE, Smale L. 1998. Dispersal status influences hormones and behavior in the male spotted hyena. *Hormones and Behavior* **33**:205–216.

Holekamp KE, Smith JE, Strelhoff CC, Van Horn RC, Watts HE. 2012. Society, demography and genetic structure in the spotted hyena. *Molecular Ecology* **21**:613–632.

Höner O. Pseudopenis and penis in comparison. In: Hyena-project.com [online]. 5. února 2016 [cit. 2022-12-10]. Dostupné z: https://hyena-project.com/06_15_methods_sexing_c/

Höner OP, Wachter B, Hofer H, Wilhelm K, Thierer D, Trillmich F, Burke T, East ML. 2010. The fitness of dispersing spotted hyaena sons is influenced by maternal social status. *Nature Communications* **1**:1-60.

Kilshaw K, Newman C, Buesching C, Bunyan J, Macdonald D. 2009. Coordinated latrine use by European badgers, *Meles meles*: potential consequences for territory defense. *Journal of Mammalogy* **90**:1188-1198.

Kingdon J. 1977. *East African Mammals: An Atlas of Evolution in Africa*. New York: Academic Press.

Kolowski JM, Katan D, Theis KR, Holekamp KE. 2007. Daily patterns of activity in the spotted hyena. *Journal of Mammalogy* **88**:1017-1028.

Kořínek M. [Spotted Hyenas Mating]. In: Biolib.cz [online]. 26. září 2014 [cit. 2022-04-18]. Dostupné z: <https://www.biolib.cz/cz/imagegalleryuser/id250733/?uid=1499>

Kruuk H. 1972a. *The spotted hyena*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.

Kruuk H. 1972b. *The Spotted Hyena: A Study of Predation and Social Behavior*. Chicago: University of Chicago Press.

Mathevon N, Koralek A, Weldele M, Glickman SE, Theunissen FE. 2010. What the hyena's laugh tells: Sex, age, dominance and individual signature in the giggling call of *Crocuta crocuta*. *BMC ecology* **10**:1-16.

Matthews LH. 1939. The bionomics of the spotted hyaena, *Crocuta crocuta* Erxl. *Proceedings of the Zoological Society of London* **1939**:43–56.

Mills MGL, Mills ME. 1978. The diet of the brown hyaena *Hyaena brunnea* in the southern Kalahari. *Koedoe* **21**:125-149.

Mills MGL. 1990. *Kalahari hyenas*. Chapman & Hall, London, United Kingdom.

- Mills MGL, Hes L. 1997. *The Complete Book of Southern African Mammals*. Cape Town: Struik Winchester.
- Mills ML. 1984. The comparative behavioural ecology of the brown hyaena *Hyaena brunnea* and the spotted hyaena *Crocuta crocuta* in the southern Kalahari. *Koedoe* **27**:237-247.
- Moolman L. [Spotted Hyena Teeth]. In: Facebook.com [online]. 25. března 2018 [cit. 2023-02-16]. Dostupné z: <https://www.facebook.com/lislmoolmanwildlifephotography/photos/pb.100050528767570.-2207520000/2039695442954232/?type=3>
- Muller M, Wrangham R. 2002. Sexual mimicry in hyenas. *The Quarterly Review of Biology*, **77**: 3-16.
- Nolfo AP, Casetta G, Palagi E. 2022. Visual communication in social play of a hierarchical carnivore species: the case of wild spotted hyenas. *Current Zoology* **68**:411-422.
- Nowak R. 1999. *Walker's Mammals of the World, Sixth Edition*. Baltimore and London: The Johns Hopkins University Press.
- Parratt D. Aardwolf. In: Flickr.com [online]. 4. srpna 2019 [cit. 2022-01-21]. Dostupné z: <https://www.flickr.com/photos/55905983@N05/48453419891/in/album-72157710073005211/>
- Poeková M, veterinární lékařka [ústní sdělení]. Liberec, 17.10.2022. (Převzatá fotografie - najedený samec hyeny skvrnitě – plné a povislé břicho – Kruger 2014)
- Pournelle GH. 1965. Observations on birth and early development of the spotted hyena. *Journal of Mammalogy* **46**:503.
- Puschmann W, Zscheile D, Zscheile K. 2013. Savci: Chov zvířat v ZOO: Zvířata v lidské péči. ZOO Dvůr Králové, Dvůr Králové nad Labem.
- Schamberg I, Wittig RM, Crockford C. 2018. Call type signals caller goal: a new take on ultimate and proximate influences in vocal production. *Biological Reviews* **93**:2071-2082.
- 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.
- Smale L, Holekamp KE, Weldele M, Frank LG, Glickman SE. 1995. Competition and cooperation between litter-mates in the spotted hyaena, *Crocuta crocuta*. *Animal behaviour*, **50**:671-682.

Svendsen K. [Brown Hyena]. In: Southafrica.co.za [online]. C2024 [cit. 2024-01-21]. Dostupné z: <https://southafrica.co.za/hyena.html>

Swanson EM, McElhinny TL, Dworkin I, Weldele ML, Glickman SE, Holekamp KE. 2013. Ontogeny of sexual size dimorphism in the spotted hyena (*Crocuta crocuta*). *Journal of Mammalogy* **94**:1298–1310.

Tambako The Jaguar. Last hyena pup picture. In: Flickr.com [online]. 20. dubna 2019 [cit. 2022-04-18]. Dostupné z: <https://www.flickr.com/photos/tambako/46738345565>

Tanner JB, Zelditch ML, Lundrigan BL, Holekamp KE. 2010. Ontogenetic change in skull morphology and mechanical advantage in the spotted hyena (*Crocuta crocuta*). *Journal of Morphology* **271**:353–365.

Taylor D, Hartmann D, Dezechache G, Te Wong S, Davila-Ross M. 2019. Facial complexity in sun bears: exact facial mimicry and social sensitivity. *Scientific reports* **9**:1-4961.

Theis KR, Venkataraman A, Dycus JA, Koonter KD, Schmitt-Matzen EN, Wagner AP, Holekamp KE, Schmidt TM. 2013. Symbiotic bacteria appear to mediate hyena social odors. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **110**:19832–19837.

Tilson RL, Blotnitz von F, Henschel J. 1980. Prey selection by spotted hyaena (*Crocuta crocuta*) in the Namib Desert. *Madoqua* **12**:41–49.

Tilson RL, Henschel JR. 1986. Spatial arrangement of spotted hyaena groups in a desert environment, Namibia. *African Journal of Ecology* **24**:173–180.

Van Horn RC, McElhinny TL, Holekamp KE. 2003. Age estimation and dispersal in the spotted hyena (*Crocuta crocuta*). *Journal of Mammalogy* **84**:1019–1030.

Vissia S, Wadhwa R, Langevelde van F. 2021. Co-occurrence of high densities of brown hyena and spotted hyena in central Tuli, Botswana. *Journal of Zoology* **314**:143-150.

Vitale JD, Jordan NR, Gilfillan GD, McNutt JW, Reader T. 2020. Spatial and seasonal patterns of communal latrine use by spotted hyenas (*Crocuta crocuta*) reflect a seasonal resource defense strategy. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **74**:1-14.

Wagner AP, Frank LG, Creel S, Coscia EM. 2007. Transient genital abnormalities in striped hyenas (*Hyaena hyaena*). *Hormones and behavior* **51**:626-632.

Wagner AP. 2006. Behavioral ecology of the striped hyena (*Hyaena hyaena*). Montana State University, Bozeman.

- Wahaj SA, Guse KR, Holekamp KE. 2001. Reconciliation in the spotted hyena (*Crocuta crocuta*). *Ethology* **107**:1057-1074.
- Wahaj SA, Place HJ, Weldele ML, Glickman SE, Holekamp KE. 2007. Siblicide in the spotted hyena: analysis with ultrasonic examination of wild and captive individuals. *Behavioral Ecology* **18**:974–984.
- Wachter B, Höner OP, East ML, Golla W, Hofer H. 2002. Low aggression levels and unbiased sex ratios in a prey-rich environment: no evidence of siblicide in Ngorongoro spotted hyenas (*Crocuta crocuta*). *Behavioral ecology and sociobiology* **52**:348-356.
- Watts HE, and Holekamp KE. 2008. Interspecific competition influences reproduction in spotted hyenas. *Journal of Zoology* **276**:402–410.
- 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**:2291–2298.
- Weigel EA, Berman CM. 2018. Body signals used during social play in captive immature western lowland gorillas. *Primates* **59**:253-265.
- Werdelin L, Solounias N. 1991. *The Hyaenidae: taxonomy, systematics and evolution*. Universitetsforlaget, Oslo.
- White PA. 2002. Early cub mortality in the spotted hyena, *Crocuta crocuta*: effects of maternal rank, communal den use, and maternal favoritism. Ph.D. dissertation, University of California, Berkeley.
- White PA. 2005. Maternal rank is not correlated with cub survival in the spotted hyena, *Crocuta crocuta*. *Behavioral Ecology* **16**:606–613.
- White PP. 2008. Maternal response to neonatal sibling conflict in the spotted hyena, *Crocuta crocuta*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **62**:353–361.
- Wilson DE, Mittermeier RA. 2009. *Handbook of the mammals of the world, volume 1: Carnivores*. Lynx Ediciones, Barcelona.
- Wilson DE, Reeder DM. 2005. *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference, volume 1*. JHU Press, Baltimore.
- World distribution of the spotted hyaena [online]. In: Mills G., Hofer H. *Hyaenas. Status Survey and Conservation Action Plan*. Gland: IUCN, 1998, s. 154. ISBN 2-8317-0442-1.
- Yoshida KCS, Van Meter PE, Holekamp KE. 2016. Variation among free-living spotted hyenas in three personality traits. *Behaviour* **153**:1665–1722.

6 Seznam zkratek

P (*Dentes premolares*) – premolár neboli třenový zub

HB (Head Bobbing), - „houpání hlavy nahoru a dolů“

ROM (Relaxed Open Mouth) – „uvolněně otevřená tlama“

