

Česká zemědělská univerzita v Praze
Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů
Katedra etologie a zájmových chovů



Kanibalismus u vybraných druhů volně žijících savců
Bakalářská práce

Autor práce: Johana Přibíková

Obor studia: Zootechnika, Speciální chovy

Vedoucí práce: Ing. Adéla Dokoupilová, Ph.D.

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Kanibalismus u vybraných druhů volně žijících savců" 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 _____

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala Ing. Adéle Dokoupilové Ph.D., vedoucí mé bakalářské práce, za její odborné vedení a rady při zpracování této bakalářské práce. Dále bych ráda poděkovala své rodině za pomoc a podporu.

Kanibalismus u vybraných druhů volně žijících savců

Souhrn

Kanibalismus je popisován jako vnitrodruhová predace, která zahrnuje jak zabití, tak alespoň částečné zkonsumování jedince stejného druhu. Kanibalizujícímu jedinci ve většině případů přináší určité výhody, jako je získání dalšího zdroje potravy či teritoria, ale také může být reprodukční strategií. Byl objeven nejméně u 80 druhů savců a napříč celou živočišnou říší asi u 1300 druhů živočichů.

Dříve byl považován za abnormální chování. Dnes se však již ví, že hraje důležitou roli v biologii mnoha druhů zvířat. Stále však není znám jeho dopad na dynamiku a strukturu populací u všech druhů vzhledem k náročnosti průběhu výzkumů ve volné přírodě. Je však jasné, že nevzniká pouze z důvodu nedostatku potravy či stresu, jak bylo mnohdy v minulosti uváděno.

U některých druhů savců (myšovití – Muridae) je pozorován zejména v laboratorním prostředí, ale poznatky lze využít k potvrzení teorií vznikajících pozorováním kanibalismu savců ve volné přírodě. Nejvíce výzkumů z volné přírody je zaměřeno na hlodavce, šelmy a primáty.

Z pohledu etologie je popisován jeho vznik v návaznosti na sociální struktury populací jednotlivých druhů ve spojení s reprodukčními strategiemi a také s evolucí monogamního chování, vznikajícího například u primátů Nového světa a u dalších jinak polygamních druhů.

Nejčastější formou kanibalismu vyskytující se u savců je infanticida, tedy usmrcení a konzumace mláďete dospělým jedincem stejného druhu. Z tohoto jednání jedinci páchajícímu kanibalismus plynou určité výhody. U hlodavců, šelem i primátů je jako nejčastější důvod vzniku uváděna sexuální selektivní hypotéza jako reprodukční strategie ze strany samců. Konkrétně u lvů pustiných (*Pantera leo*) je velká část mortality mláďat způsobena právě infanticidním chováním. U šimpanzů učenlivých (*Pan troglodytes*) je spojena s teritorialitou a potyčkami mezi skupinami a u goril horských (*Gorilla beringei beringei*) je součástí harémového uskupení, kdy při změně dominance samec zabije všechna mláďata, jež s ním nejsou pokrevně spojena.

Jednotlivé druhy si vyvíjejí i obranné mechanismy zabraňující vzniku kanibalismu, čímž je například u samic skrytá ovulace, promiskuita, Bruceov efekt nebo preference monogamních párů či polygynních skupin se silnějším dominantním samcem. Samci – otci –

chrání samice s mlád'aty a mlád'ata zkracují periody obměny pokryvu těla tak, aby co nejdříve měla zbarvení dospělých jedinců.

Kanibalismus je přirozenou součástí životního cyklu zejména sociálně žijících savců přinášející určité výhody kanibalskému jedinci.

Klíčová slova: kanibalismus, savec, šelma, hlodavec, primát, infanticida, volná příroda

Cannibalism in selected species of wild mammals

Summary

Cannibalism is described as intraspecific predation that involves both killing and at least partially consuming the same species. In most cases, it brings certain advantages to the cannibalising individual, such as obtaining another source of food or territory, but it can also be a reproductive strategy. At least 80 mammalian species and about 1,300 animal species across the entire animal kingdom were found.

It was previously considered to be abnormal behavior. However, today we know that it plays an important role in the biology of many animal species, but its impact on the dynamics and structure of populations of all species is still unknown, given the difficulty of conducting research in the wild. It is clear, however, that it does not only occur due to a lack of food or stress, as has been reported in the past.

In some mammalian species (Muridae), it is mostly observed in a laboratory environment, but the findings can be used to confirm theories formed by observing mammalian cannibalism in the wild. Most wildlife research is focused on rodents, carnivorans and primates.

From the perspective of ethology, its origin is described in relation to the social structures of populations of individual species in conjunction with reproductive strategies, as well as the evolution of monogamous behavior arising in New World monkeys and other otherwise polygamous species.

The most common form of cannibalism in mammals is infanticide, i.e. the killing and consuming of a juvenile by an adult of the same species. This behavior brings the cannibalising individuals some advantages. In rodents, carnivorans and primates, the sexually selective hypothesis as a male reproductive strategy is the most common reason. Specifically in lions (*Panthera leo*), a large proportion of the mortality of their young is due to infanticidal behavior. In chimpanzees (*Pan troglodytes*) it is associated with territoriality and clashes between groups, and in mountain gorillas (*Gorilla beringei beringei*) it is a part of harem groups, where the male kills all the young that are not his blood relatives during a change in domination.

Individual species also develop defensive mechanisms to prevent cannibalism, such as hidden ovulation in females, promiscuity, the Bruce effect, or preference of monogamous pairs or polygyny groups with a strong dominant male. Males – fathers – protect females with

young, and the young shorten the period of the change of their skin covering to look like adults as soon as possible.

Cannibalism is a natural part of the life cycle of particularly social mammals, bringing certain benefits to cannibalistic individuals.

Keywords: cannibalism, mammal, carnivoran, rodent, primate, infanticide, wild nature

Obsah

1	ÚVOD	1
2	CÍL PRÁCE	2
3	LITERÁRNÍ REŠERŠE	3
3.1	Charakteristika kanibalismu	3
3.2	Historie výzkumu kanibalismu u živočichů	3
3.3	Formy kanibalismu	5
3.3.1	Skupinový kanibalismus	5
3.3.2	Intrauterinní kanibalismus	6
3.3.3	Sexuálně selektivní kanibalismus	6
3.3.4	Autokanibalismus	7
3.3.5	Interakce mezi generacemi	8
3.3.5.1	Filiální kanibalismus.....	8
3.3.5.2	Infanticida	8
3.4	Faktory ovlivňující vznik kanibalismu	11
3.4.1	Potrava	11
3.4.2	Velikost, stádium vývoje a věk.....	12
3.4.3	Pohlaví	12
3.4.3.1	Kanibalismus ze strany samice	12
3.4.3.2	Kanibalismus ze strany samce	13
3.4.4	Hustota populace	14
3.4.5	Stres	14
3.5	Etologie v souvislosti s kanibalismem	16
3.5.1	Sociální chování.....	16
3.5.2	Potravní chování a teritorialita.....	16
3.5.3	Rozmnožovací chování.....	17
3.5.4	Evoluce monogamie u savců	18
3.6	Ekologie živočichů v souvislosti s kanibalismem	19
3.6.1	Životní strategie a rozmnožovací systém.....	19
3.6.2	Potravní ekologie	20
3.6.3	Ekologie živočišných společenstev	21
3.7	Případy kanibalismu u vybraných druhů savců	23
3.7.1	Sociálně žijící druhy	23
3.7.1.1	Hlodavci.....	23
3.7.1.2	Šelmy	24
3.7.1.3	Primáti.....	26
3.7.2	Solitérně žijící druhy.....	29
3.7.2.1	Šelmy	30
3.7.2.2	Primáti.....	31
3.7.3	Obranné strategie	31
3.7.3.1	Obranné strategie proti kanibalismu u savců ze strany samice	31

3.7.3.2	Obranné strategie proti kanibalismu u savců ze strany samce.....	34
3.7.3.3	Obranné mechanismy proti kanibalismu u savců ze strany mláďat	35
4	ZÁVĚR	36
5	ZDROJE	37

1 Úvod

Kanibalismus, tedy konzumace živočicha jednoho druhu jedincem stejného druhu, je součástí v podstatě celé živočišné říše. Toto chování bylo pozorováno u mnoha zvířecích druhů, ale až do druhé poloviny 20. století mu nebyl přikládán význam a nebylo součástí vědeckých studií. Jednalo se zejména o případy zaznamenané veřejností při pozorování živočichů ve volné přírodě anebo při pozorování tohoto chování chovateli hospodářských zvířat či chovateli ze zájmových chovů. Obecně byl kanibalismus považován za abnormální chování, které není pro živočichy přirozené a nepřináší žádné výhody. V současné době se však již ví, že je kanibalismus nejen součástí mnoha zvířecích druhů, ale že ovlivňuje jejich biologii a pro mnohé je životní strategií.

Kanibalismus se vyskytuje napříč živočišnou říší. Do dnešní doby byl zaznamenán u více než 1300 druhů. Křivka výskytu kanibalismu se rozšiřuje směrem k fylogeneticky nižším druhům živočichů, ale i u savců byl pozorován asi u 80 druhů.

Vědecké práce potvrzují, že některé druhy živočichů adaptovaly kanibalismus jako svou životní strategii a využívají výhod plynoucích z tohoto chování. Savci nejsou výjimkou. Výzkumy ve volné přírodě ukazují, že u vybraných druhů savců je kanibalismus nedílnou součástí zejména rozmnožovací strategie samců, ale existují i studie kanibalismu ze strany samic. Přesto, že od 70. let 20. století vzniklo mnoho prací zabývajících se touto tematikou, dopady tohoto chování na etologii a ekologii zvířecích společenstev stále nejsou jisté.

V této práci je zpracován souhrnný popis kanibalského chování, možné důvody jeho vzniku a důsledky plynoucí z něj a výběr savčích řádů, u kterých je kanibalismus nejlépe prozkoumán.

2 Cíl práce

Cílem práce je shrnutí vědeckých poznatků o kanibalismu u vybraných druhů savců žijících ve volné přírodě.

3 Literární rešerše

3.1 Charakteristika kanibalismu

Kanibalismus je popisován jako vnitrodruhová predace, která zahrnuje jak zabití, tak alespoň částečné zkonzumování jedince stejného druhu (Polis, 1981; Fox, 1975; Elgar a Crespi, 1992). Je to interakce predátor-kořist v rámci jednoho živočišného druhu (Nishimura a Isoda, 2004).

Tento jev je rozšířen v celé živočišné říši a hraje významnou roli v biologii mnoha druhů, čemuž až do druhé poloviny 20. století nebyl přikládán význam a není tudíž dostupná žádná obecně známá teorie vysvětlující původ a kompletní výskyt kanibalismu. Toto chování bylo dodnes zaznamenáno u více než 1300 druhů živočichů (Polis, 1981).

3.2 Historie výzkumu kanibalismu u živočichů

V 70. letech 20. století Laurel R. Foxová, ekoložka z univerzity v Kalifornii, provedla první kroky k vědeckému podložení kanibalismu. Při studiu znakoplavek (*Notonecta glauca* Linné, 1758) zjistila, že je kanibalismus běžnou součástí jejich potravního chování. Poté zrevidovala práce, ve kterých bylo zmíněno pozorování kanibalského chování, kterému však dosud nebyla věnována dostatečná pozornost. V roce 1975 vydala souhrnnou práci „Cannibalism in Natural Populations“, v které usuzovala, že kanibalismus není abnormálním chováním v přírodě. Je to reakce na různé faktory v prostředí, kterými nejsou pouze hladovění nebo stres při špatných podmínkách chovu v zajetí (Schutt, 2017; Nishimura a Isoda, 2003).

V 80. letech výzkum Laurel R. Foxové doplnil ekolog Gary Polis svou prací „The Evolution and Dynamics of Intraspecific Predation“. Potvrdil, že nedostatek potravy nemusí vždy vést ke vzniku kanibalismu, a vytvořil generalizaci případů kanibalismu u bezobratlých živočichů.

V těchto letech také výzkumy vědců, např. primatoložky a antropoložky Sarah Blaffer Hrdy, poukázaly na možnost potenciální adaptivity kanibalismu v přírodě (přesněji infanticidy) (Blumstein, 2000).

V roce 1992 vydali evoluční biologové Mark Elgar a Edgar Crespi vědeckou knihu o ekologii a vývoji kanibalismu v živočišné říši, v které redefinovali pojem kanibalismu jako „zabití a zkonzumování části nebo celého jedince stejného druhu“. Přinesli také přehled kanibalského chování zaznamenaného napříč živočišnými druhy a bližší pohled na případy kanibalismu u savců (Schutt, 2017).

Prací zaměřujících se na kanibalismus přibývalo zejména v 90. letech 20. století, s množstvím výzkumů akvakulturních druhů živočichů (Pereira et al., 2017). Z třídy savců je výzkum kanibalismu nejvíce zaměřen na laboratorní hlodavce, šelmy a primáty žijící ve volné přírodě (Palombit, 2015).

Poté, co byl kanibalismus akceptován jako přirozené chování, byly publikovány různé interpretace zabývající se sociálním i ekologickým kontextem (Nishimura a Isoda, 2004; Healy et al., 2014; Harano a Kutsukake, 2018). I přesto, že se v přírodě kanibalismus objevuje napříč živočišnými druhy, jeho dopad na dynamiku a strukturu populací je stále málo známý (Rudolf, 2008).

Z pohledu ekologie je kanibalismus zkoumán jako důležitý prvek potravního chování. Etologové se zaměřují na výzkum kanibalismu ve spojení s rozmnožováním a rodičovskou péčí o potomky. Terénní biologové stále zkoumají kanibalismus v přírodních podmínkách a vyvracejí domněnku, že je kanibalismus chováním objevujícím se zejména u živočichů v lidské péči (Schutt, 2017).

3.3 Formy kanibalismu

Kanibalské chování lze pozorovat u velkého množství živočišných druhů. K interakcím dochází mezi jedinci stejného i různého pohlaví, ale také mezi různými vývojovými stádii v rámci jednoho druhu (Nishimura a Isoda, 2004). S kanibalským chováním je nejčastěji možné se setkat u nižších forem živočichů, ale bylo zaznamenáno napříč celou živočišnou říší a v současné době je zkoumán jeho vliv na evoluci a dynamiku populací (Rudolf, 2008).

Dle záznamů byl kanibalismus pozorován u nálevníků a hlenek, u plžů, u sociálně i nesociálně žijících členovců, u obojživelníků, ptáků, hlodavců, u sociálně i nesociálně žijících šelem a u primátů (Edgar a Crespi, 1992).

3.3.1 Skupinový kanibalismus

Konspecifická skupinová predace, tj. predace jedinců stejného druhu na velikostně odlišné kategorii stejného druhu, je známá u mnoha druhů živočichů. Objevuje se zejména u druhů žijících v populacích s různými vývojovými stádii. U bezobratlých se vyskytuje například u buchanek (Cyclopoida), u kterých v prostředí s nedostatkem živočišné potravy zajišťuje bílkoviny nutné k tvorbě vajíček (Gliwicz a Rowan, 1984). Ve výzkumech bylo zjištěno, že dochází v průměru k 8 % – 95 % ztrátám populace za den dle druhu (Fox, 1975; Rudolf, 2008). U buchanek je to v průměru okolo 8 %, což je lehce nahraditelné rychlostí vývoje a množstvím produkovaných vajíček (Gliwicz a Rowan, 1984).

Tento jev je častý také u obojživelníků, u kterých dříve se líhnoucí jedinci požírají své mladší a menší sourozence, a díky tomu rychleji rostou a vyvíjejí se. U některých druhů lze rozeznat kanibalské jedince, kteří jsou o poznání větší a mají silnější čelisti. Toto chování je mimo jiné adaptací na vysychající jarní tůňky, kdy je třeba rychlého růstu a vývoje před obdobím sucha (Buckley et al., 2007).

Mnoho druhů ryb kanibalizuje na mladších a menších jedincích svého druhu. Podle výzkumů se kanibalismus ryb ve volné přírodě objevuje zejména u ryb studených vod (siven severní - *Salvelinus alpinus* Linné, 1758; štika obecná - *Esox lucius* Linné, 1758; okoun říční - *Perca fluviatilis* Linné, 1758), kde je častěji nedostatek potravy. Nejčastěji se jedná o horská jezera s malým počtem živočišných druhů (Pereira, 2017). Například u sivena severního (*Salvelinus alpinus*) tvoří polovinu celkového množství potravy největších jedinců z populace konspecifictí jedinci (Amundsen et al., 1995).

3.3.2 Intrauterinní kanibalismus

Intrauterinní neboli nitroděložní kanibalismus je zvláštním druhem kanibalismu objevujícím se pouze u několika druhů ovoviviparních žraloků (například *Carcharias taurus* Rafinesque, 1810, nebo *Odontaspis taurus* Rafinesque, 1810). Byl zaznamenán kolem 50. let 20. století objevem velkého množství žloutků v žaludcích žraločích embryí (Gilmore et al., 1983).

Má dvě podoby. Buď jsou vyvíjející se embrya krmena tzv. trofickými vajíčky, což jsou nevyvíjející se vajíčka nebo vajíčku podobné struktury produkované samicí za účelem výživy mláďat (Perry a Roitberg, 2006), nebo vyvíjející se embrya požírají jedna druhá.

První nejvyspělejší embryo v každém z děložních rohů, které se vylíhne z vaječné schránky, zkonsumuje v průběhu březosti všechna ostatní nevylíhnutá vajíčka, či vylíhnuté, avšak méně vyspělé sourozence. Tím je zajištěn rychlejší a kvalitnější vývin mláďate, které se rodí větší a má tak vyšší šanci na přežití (Chapman et al., 2013).

3.3.3 Sexuálně selektivní kanibalismus

Sexuálně selektivní kanibalismus se nejčastěji objevuje u bezobratlých, zejména u kudlanek (Mantodea), štírů (Scorpionida) a pavouků (Araneae), u kterých ve většině případů samice zabije a pozře samce před, v průběhu anebo po kopulaci (Fisher et al., 2018).

Je extrémním případem sexuálního konfliktu, při kterém se jednoznačně zvyšuje fitness (=biologická zdatnost) samice, hlavně z důvodu závislosti reprodukčního úspěchu samice na dostupnosti a množství potravy (Walker a Holwell, 2016).

Kdy a jestli vůbec ke kanibalismu dojde, je poměrně variabilní u různých druhů. Záleží na mnoha faktorech ovlivňujících chování samice i samce v průběhu námluv a kopulace.

V současné době existují tři hlavní hypotézy, které naznačují důvody vzniku sexuálního kanibalismu v přírodě: (1) samice požírají samce, aby získaly základní živiny a je pravděpodobné, že tak činí, když jsou hladové, (2) sexuální kanibalismus představuje extrémní formu výběru vhodného partnera, při níž jsou nepreferovaní samci usmrceni, a je jim tak zabráněno v kopulaci, (3) agrese dospělých samic vůči samcům stejného druhu je vysoká a je pozůstatkem agresivity v době juvenilního vývoje. Samice agresivní během juvenilního vývoje uloví více kořisti, rychleji rostou, jsou větší a mají více potomstva, avšak tato agresivita jim může zůstat i v dospělosti a ohrožovat jejich vyhlídky na oplození (Fisher et al. 2018).

Vědci se zabývají zejména variantou před-kopulačního kanibalismu, která v rámci konečných benefitů plynoucích pro samice (i samce) nemá logické vysvětlení. Pruitt et al. (2014) uvádí, že možným důvodem může být již výše zmíněný nedostatek potravy anebo vrozená agresivita vůči samci způsobující jeho usmrcení. Zatímco kanibal získává výhody, jedinci podléhajícímu kanibalismu se rapidně snižuje fitness. Avšak výhody kanibala (většinou samice) nejsou bez rizika. Samice tímto druhem kanibalismu riskují zabití veškerých samců schopných kopulace.

U kudlanek, štírů a většiny druhů pavouků, u kterých byl sexuálně selektivní kanibalismus pozorován, se samci snaží samici různými způsoby rozptýlit tak, aby se po kopulaci mohli pokusit o únik. Používají různé taktiky: dárky v podobě ulovené potravy, páří pouze samice, které zrovna ulovily potravu, nebo samice, které prodělaly ekdysy (= svlékání starého tělesného pokryvu za účelem dalšího růstu živočicha). Pouze u dvou druhů pavouků bylo zaznamenáno sebeobětování samce v zájmu zvýšení fitness snůšky. Jsou jimi křižák indický (*Argiope aemula* Walckenaer, 1841) a snovačka Hasseltova (*Latrodectus hasselti* Thorell, 1870). Samci dovolí samici, aby se do nich zakousla a přitom se snaží vpravit do ní váček se spermatem (Schwartz et al., 2014).

3.3.4 Autokanibalismus

Autokanibalismus je popisován jako konzumování sebe samého. Objevuje se v malém množství případů u lidí a je spojován zejména s psychózou, požitím většího množství určitých látek nebo s Lesche-Nyhan syndromem (Basyuni a Quinnell, 2017). U zvířat byl „pravý“ autokanibalismus pozorován u cvrčků (*Anurogryllus arboreus* Walker, 1973), kteří si požírají vlastní křídla (Taber a Fleenor, 2005).

Za autokanibalismus se však dá považovat i konzumace jakékoli vlastní tkáně jedince. Živočichové tak primárně využívají možného zdroje živin. U velkého množství druhů dochází k požití vlastní placenty po porodu (Coyle et al., 2015), či požití svleček po přechodu do dalšího stádia vývoje (Taber a Fleenor, 2005).

Konzumace placenty u lidí je dlouhodobým tématem diskuzí a výzkumů. Matky placentu užívají v podobě pilulek, konzumují ji uvařenou nebo syrovou. Placenta obsahuje hormony a živiny, které matce přináší výhody a zdravotní benefity. Údajně pomáhají předcházet poporodní depresi (Coyle et al., 2015).

3.3.5 Interakce mezi generacemi

3.3.5.1 Filiální kanibalismus

Filiální kanibalismus, tedy vědomé zabití a zkonzumování vlastních potomků, se objevuje zejména u druhů ryb s parentální péčí o potomky a je dobře zdokumentováno jak v laboratorních podmínkách, tak v přirozeném prostředí (Perry a Roitberg, 2006).

Reprezentuje strategii, při níž ve většině případů samec zvyšuje svůj celoživotní reprodukční úspěch. Jedinec, který se o potomky stará, tímto způsobem získává energii a živiny, které pak může reinvestovat do další reprodukce. Dalším důvodem je zvýšení reprodukčního úspěchu vrhu. Samci mají různé strategie, které se liší podle velikosti a životaschopnosti snůšky. V případě malé snůšky mohou zkonzumovat i všechna vajíčka, protože energie vložená do péče o budoucí potomstvo převyšuje šanci na přežití snůšky. Další z teorií je, že konzumací vybraných vajíček zvětšují prostor mezi ostatními vajíčky kvůli proudění kyslíku a zvyšují tak šanci na úspěšný odchov generace. Úhyn při filiálním kanibalismu je srovnatelný s přirozenou úmrtností vajíček (Klug et al., 2006).

3.3.5.2 Infanticida

Podle dostupných zdrojů je infanticida, tj. požívání mláďat stejného druhu, nejčastějším projevem kanibalismu u savců. Mezi savci je nejlépe popsána u sociálně žijících druhů jako jsou primáti (Primates), hlodavci (Rodents) a šelmy (Carnivora) (Hrdy, 1979). Dále byla zaznamenána u sudokopytníků (Cetartiodactyla), lichokopytníků (Perissodactyla), letounů (Chiroptera) a hmyzožravců (Eulipotyphla) (Ebensperger, 1998).

Mezi šelmami byla infanticida zaznamenána u psovitých (Canidae), kočkovitých (Felidae), promykovitých (Herpestidae), hyenovitých (Hyaenidae), lasicovitých (Mustelidae) a medvědovitých (Ursidae) (Balme a Hunter, 2013). U lvů je až 27 % úhynů mláďat připisováno infanticidě. U mláďat do 9 měsíců věku je to dokonce mnohdy i 100 % (Palombit, 2015).

U hlodavců se vyskytuje napříč druhy, hlavně u druhů žijících ve struktuře harému, a je častá také při nevhodných podmínkách chovu v zajetí (Eccard et al., 2018). Data pocházejí zejména z výzkumů myšovitých (Muridae) v laboratorních podmínkách. Infanticida ze strany samce je prokázána u 17 druhů. Ve volné přírodě se nejčastěji objevuje u veverkovitých (Sciuridae) (Palombit, 2015; Ylönen et al., 1997).

Mezi primáty je tento jev také pozoruhodně častý: je hlášen u více než 40 druhů a může představovat až 25 % úmrtí mláďat. U některých druhů primátů se objevuje častěji v zajetí než v přírodních podmínkách (Lyon et al., 2011).

Akt infanticidy je nejčastěji spojován s dospělými samci, ale často jí páchají i samice nebo nedospělí jedinci stejného druhu. Mládě může být napadeno nejen jedincem, který nepatří do skupiny, ale i rodičem. Následky pro mládě jsou ve většině případů smrtelné. Dospělý jedinec, který infanticidu spáchá, z ní většinou má nějaký prospěch (Hrdy, 1979).

Infanticida je považována za adaptivní chování. Bylo navrženo několik hypotéz, které vysvětlují adaptivní výhody infanticidy (Hrdy, 1979; Ebensperger, 1998). Objevují se také vysvětlení, jež považuje infanticidu a její výskyt za patologické či neutrální chování (Ebensperger, 1998), avšak v současné době jsou mnohými výzkumy spíše vyvraceny (Opie et al., 2013; Palombit, 2015).

Hypotéza predace

Infanticida může být pouze mechanismus pro získání potravy (Hrdy, 1979). Předpokladem je, že by akt infanticidy měl být zakončen konzumací oběti a také, že se vyskytuje u jedinců trpících nedostatkem potravy. Hypotéza predace byla potvrzena v mnoha případech jak u hlodavců a šelem, tak i u primátů (Ebensperger, 1998).

Hypotéza soutěže o zdroje

Tato hypotéza říká, že díky infanticidě může jedinec získat fyzické zdroje jako je potrava, teritorium či místo k výchově svých potomků (Ebensperger, 1998). Typicky jsou predátory samice. Tyto fyzické zdroje jsou důležité pro úspěšný odchov a výchovu potomků. Teorie předpokládá, že usmrcení takového mláděte zvýší šanci na přístup k potravě atp. jak útočícímu jedinci, tak jeho potomkům (Hrdy, 1979).

Hypotéza zabránění adopce

Další z hypotéz poukazuje na páchání infanticidy na nepříbuzných mláďatech či sirotcích tak, aby se předešlo jejich adopci a poskytování parentální péče. Vraždí zejména samice, pro které je období laktace energeticky náročné a tuto energii raději primárně vloží do svých vlastních potomků (Ebensperger, 1998).

Nejpřesvědčivější důkazy tohoto chování pochází od ploutvonožců (Pinnipedia), kdy laktující samice napadají mláďata, která se snaží krást jejich mléko (Knörnschild et al., 2011).

Hypotéza sexuální selekce

Hypotéza sexuálního výběru předpokládá, že infanticida je reprodukční strategií, která zlepšuje fitness samců tím, že urychluje jejich příležitost rozmnožovat se (Hrdy, 1979). Je nejčastěji uváděna jako důvod infanticidy (Palombit, 2015). Infanticidní samci získávají reprodukční výhodu za předpokladu, že: (1) usmrcení potomstva zkracuje mezidobí matky; (2) existuje malá pravděpodobnost, že pachatelé mají vztah ke svým obětem; a (3) samci zvyšují svou šanci na další páření se samicí a zplození potomků (Ebensperger, 1998).

Infanticidní jedinci se mohou přednostně zaměřit na pohlaví či jedince, u kterých předpokládají v budoucnu největší rivalitu. Například nově narození samci hulmanů posvátných (*Presbytis entellus* Dufresne, 1797) jsou často zabíjeni staršími jedinci samčího pohlaví (Sommer, 1994).

Samci mohou také nátlakem přimět samici k potratu – tzv. feticida. Funkce je stejná jako u sexuálně selektivní infanticidy, při které samec zvyšuje svou reprodukční aktivitu (Zipple et al., 2016).

Hypotéza ovlivnění ze strany rodičů

V některých případech může předčasné ukončení života mláděte přinést i výhody jako je vyšší šance na přežití ostatních mlád'at či zvýšení reprodukční fitness jak samice, tak samce (Hrdy, 1979). Jedná se i o případy zabití nesprávně vyvinutých mlád'at či mlád'at vykazujících příznaky nemoci, jejichž šance na přežití a případné rozmnožování je minimální nebo o eliminaci velmi početných vrhů nebo vrhů v nevhodném období. Samice se samcem jsou méně vyčerpaní a starší mlád'ata mají zajištěný dostatečný přísun potravy (Cäsar et al., 2007).

U lidí byl tento druh infanticidy také zaznamenán, a to zejména v případech vraždy dítěte z důvodu nevhodného pohlaví (Hrdy, 1979).

Infanticida jako neadaptivní chování

Neadaptivní interpretace infanticidy naznačují, že to nemusí být výsledek jakéhokoliv vybraného chování, ale spíše důsledek environmentálních (např. redukované biotopy) nebo sociálních změn způsobených lidmi. K infanticidě může dojít, pokud v dané oblasti, kde zvířata žijí, dojde k přelidnění a dochází tedy ke střetu zvířat s lidmi a narušení jejich přirozeného prostředí (Cäsar et al., 2007).

Infanticida může také být vedlejším produktem samčí agrese a potomci jsou jednoduše náhodnými oběťmi zabitými neúmyslně během útoků na samice (Balme a Hunter, 2013).

3.4 Faktory ovlivňující vznik kanibalismu

Na základě výzkumů zmíněných v pracích Polise (1981) a Foxové (1975) můžeme shrnout faktory týkající se vzniku kanibalismu a souvislostí objevených při pozorování kanibalského chování, které byly pak rozvíjeny v dalších pracích.

Foxová (1975) zmiňuje, že i přesto, že je kanibalismus často spojen s potravou či hustotou populace, objevuje se i mnoho jiných spouštěcích faktorů a Polis (1981) ve své práci pak navazuje s dodatky k jejím výzkumům.

Logickým vysvětlením by byl výskyt kanibalismu při nedostatku potravy, při vysoké konkurenci na území s velkým počtem jedinců stejného druhu nebo pro zvýšení fitness jedince. Ne všechny případy jsou však ovlivněny těmito faktory (Nishimura a Isoda, 2004).

3.4.1 Potrava

Nedostatek potravy může zvýšit tendence kanibalismu, ale není to vždy pravidlem (Fox, 1975). Polis (1981) uvádí, že vnitrodruhovou predaci ovlivňuje dostupnost a množství potravy. Nejvíce záznamů závislosti pestrosti potravy ve spojení s kanibalismem pochází ze studií živočichů v lidské péči jako jsou prasata, drůbež a laboratorní hlodavci. V případě kvalitní a dostatečné dávky potravy dochází ke snížení výskytu kanibalismu. Naopak možným důvodem vzniku kanibalismu může být nedostatek bílkovin, vitamínů, minerálů, ale i vody.

Také poukazuje na faktory, jež vysvětlují, proč hlad zvyšuje a podporuje vznik kanibalismu. Živočich pociťující hlad začíná instinktivně hledat potravu. Pokud je potravy nedostatek a nedaří se mu jí najít, pohybuje se často i mimo své teritorium, a proto je více pravděpodobné, že dojde ke kontaktu s jedincem stejného druhu. Zároveň je zvíře hladem spíše nuceno k útoku, a tak často tohoto jedince napadne. Tato teorie je podpořena i známou teorií o rozšíření potravního spektra mimo normální stravovací návyky při nedostatku potravy či životu důležitých látek.

Kanibalismus se vyskytuje i u velkého množství zvířat herbivorních (Fox, 1975). V mnoha případech totiž hlad není důvodem ke kanibalismu. Důvodem je výhoda v získání potřebných živin, které se v přirozeném složení potravy daného druhu nenachází. Pro herbivorní druhy je občasná vnitrodruhová predace zdrojem potravy s vyšším podílem bílkovin, než mohou získat z rostlinné stravy (Ambrosen a Petersen, 1997).

3.4.2 Velikost, stádium vývoje a věk

Větší (starší) zvířata jsou častěji kanibaly než menší (mladší) zvířata. Některá stadia vývoje, jako například vajíčka a novorození jedinci, jsou v podstatě bezbranná vůči kanibalismu (pokud nejsou chráněná rodiči). Tato stadia bývají častými oběťmi, neboť se jedná o vysoký přísun energie a živin s minimálním rizikem ze strany predátora. Tento jev se objevuje v podstatě u všech hlavních skupin vejcorodých (Prototheria) (Polis, 1981). U hmyzu a ryb, u kterých může chybět parentální ochrana, je tento jev také široce rozšířený. U savců, jejichž mateřská péče je rozvinutější, jsou v ohrožení hlavně podřízené samice a mláďata. V takovém případě u vybraných druhů zvířat dochází k usmrcení narozených mláďat z různých důvodů. Těmito důvody může být např. zvýšení šance na přežití vlastních mláďat, rozšíření potravního zdroje nebo zvýšení fitness kanibalského jedince a další (Hrdy, 1979).

Také kanibalismus mláďat, tzv. infanticida, je rovnoměrně rozšířený a známý jev u mnoha druhů. Filiální kanibalismus, tedy druh infanticidy, při kterém jeden z rodičů usmrtí a zkonsumuje vlastní potomstvo, byl zaznamenán u široké škály živočichů (Deal a Wong, 2016). V těchto případech jsou kanibalové málo náchylní ke zranění či smrti v útoku a to vysvětluje, proč vnitrodruhová predace většinou přichází od větší velikostní třídy, jak již bylo zmíněno výše (Polis, 1981).

3.4.3 Pohlaví

Polis (1981) uvádí, že i samice jsou často kanibalské a v mnoha případech, zejména ve spojení s námluvami a rozmnožováním, zaútočí a poté i zkonsumují samce. Není to však pravidlem. U mnoha druhů zvířat jsou samci hlavními kanibaly.

3.4.3.1 Kanibalismus ze strany samice

Kanibalismus ze strany samice má více podob. Ve většině případů se jedná o samici, která zkonsumuje samce stejného druhu před pářením, během páření, anebo po něm. Tento druh kanibalismu byl objeven u mnoha druhů bezobratlých, ale nejvíce záznamů je ve spojení s pavouky a kudlankami. Samice získávají kanibalským chováním na atraktivitě u samců a také mají lepší snůšku a vyšší procento vylíhnutých mláďat (Pruitt et al., 2014).

Kanibalismus ze strany samice, zejména matky, je široce rozšířený také u laboratorně chovaných hlodavců. Ke kanibalismu dochází z důvodů, které v mnoha případech ani nejsou zaznamenatelné, a proto je třeba dodržovat stále podmínky chovu a zaznamenávat každý úhyn, aby bylo možné mu v dalších případech zamezit (Zafar et al., 2018).

Hrdy (1979) popisuje chování pozorované u primátů, tzv. „play mothering“ – hrané mateřství neboli „aunting to death“, tedy nelaktující samice, která krade matce její mládě a vydává ho za své. Nejedná se proto o klasický kanibalismus, při kterém by samice vědomě zabila mládě, ale v rámci tohoto hraného mateřství mládě vyhladoví a zemře. U většiny primátů je normální, že ostatní samice občas hlídají cizí mláďata, ale matky jsou schopné je od nich získat zpět. Někdy se však stává, že dominantní samice znemožní matce své mládě dostat, a to potom vyhladoví. Objevuje se to zvláště u druhů se striktně danou hierarchií s dominantními samicemi.

Dalším známým případem samičího kanibalismu je zabití a konzumace vlastního mláděte. Zde můžeme najít více důvodů, proč k tomuto aktu dochází a jakým způsobem.

Je popsáno zabití mláděte matkou z důvodu velkého množství mláďat při nedostatečném množství potravy tak, že zůstane jen počet mláďat, které samice zvládne vychovat. Dále samice v určitých případech zabíjí i mláďata projevující příznaky nemoci či špatnou kondici (Ebensperger, 1998).

3.4.3.2 Kanibalismus ze strany samce

Evoluce kanibalismu ze strany samce je většinou vysvětlována sexuálně selektivní hypotézou, která říká, že samec zabíjí mládě samice z důvodu zvýšení reprodukčního úspěchu zkrácením mezidobí u samice zabitého mláděte a následným spářením se s ní. Tato teorie byla zkoumána zejména u hlodavců, šelem a primátů a výsledky výzkumů potvrzují její pravdivost (Harano a Kutsukake, 2018).

U kočkovitých šelem infanticida (tedy zabití mláděte) významně přispívá mortalitě narozených mláďat a dochází k ní nejčastěji ze strany samce. U sociálně žijících druhů jako lvi (*Pantera leo* sp.) je toto chování lépe pochopitelné než u druhů žijících soliterně jako například u levhartů (*Pantera pardus* sp.), kde je také zaznamenáno. I zde jsou ve výzkumech uváděny hypotézy vzniku tohoto chování: (1) jedná se o adaptivní chování, které přináší benefit jak v podobě nutriční hodnoty, tak zvýšení šance na rozšíření vlastních genů do potomstva (viz. kapitola Infanticida), (2) je to neutrální až patologické chování (Balme a Hunter, 2013).

Infanticida není jediným možným způsobem, kdy by samec zabil a zkonsumoval jedince stejného druhu, avšak u savců se vyskytuje ve většině případů. Může to být způsobeno výhodou v podobě zkrácení mezidobí samice a možnosti se s ní rychleji spářit a rozšířit tak svou genetickou linii (Polis, 1981).

3.4.4 Hustota populace

Foxová (1975) uvádí, že kanibalismus je často spojován s přílišnou hustotou populace a shlukováním jedinců stejného druhu na jednom místě (např. skládky u myši) při nedostatku potravy. Je zajímavé, že kanibalismus na takovémto místě s dostatkem potravy nevymizí. To potvrzuje myšlenku, že potrava nemusí být vždy důvodem ke vzniku kanibalismu (viz. kapitola Potrava)

Polis (1981) říká, že je výzkumy potvrzeno zvýšení výskytu kanibalismu na místech s větší hustotou populace. K tomu uvádí dvě vysvětlení: (1) výskyt kanibalismu vykazuje stejná pravidla jako výskyt dravců v území s různým počtem heterospecifické kořisti. Pokud je kořisti dostatek, dravci se shlukují na tom daném místě. (2) Jedincům, kteří si hájí své teritorium, je díky zvyšující se hustotě narušován jejich životní prostor, a tak dochází k častějšímu kontaktu mezi jedinci stejného druhu a potenciálnímu vzniku kanibalského chování. Mnoho kanibalů takto získává teritorium svého protivníka, které může využít k hledání potravních zdrojů, a často tak také vznikají větší plochy oddělující jedince stejného druhu tak, aby nedocházelo k dalším interakcím. Například u syslů Parryových (*Spermophilus parryi* Richardson, 1825) dochází k bitvám na život a na smrt a k následné konzumaci poražených jedinců a využití jejich teritoria. Nedostatečná vzdálenost mezi sociálním hmyzem jako jsou např. vosy (*Vespula* spp.) či sršni (*Vespa* spp.) končí obvykle zabitím královny a zničením celé kolonie. Často se také vyskytuje u mravencovitých (Formicidae) a termitů (Isoptera). Hájení teritoria s výskytem kanibalismu bylo také zaznamenáno u hyenovitých (Hyaenidae) (Holmes, 1977; Wilson, 1971; Polis, 1981)

Nejedná se vždy pouze o získání teritoria k rozšíření oblasti s výskytem potravy, ale také například o získání jedince vhodného pro život parazita. Takové chování je známé u druhů parazitujících na jedincích ze skupiny blanokřídlých (Hymenoptera), kteří využívají kanibalismu a rozšiřují se skrz celou populaci (Askew, 1971).

Zvýšení (snížení) hustoty tedy zvyšuje (snižuje) možnost střetnutí jedinců a výskyt agresivního chování jako je kanibalismus (Polis, 1981).

3.4.5 Stres

Stres je často spojován se vznikem kanibalismu, ale jedná se spíše o případy vzniku kanibalského chování u zvířat v lidské péči.

Kanibalismus v takových případech způsobuje zvířatům zdravotní problémy, způsobuje problémy s welfare, ale také ekonomické problémy s chovem, a proto je třeba hledat důvody vzniku tohoto chování a jak jim předejít. Jedná se například o chovy prasat, kde dochází

k okusování ocásků a k jiným zraněním, nebo o chovy kuřat, kdy si kuřata navzájem vyštipují peří. To vede ke krvácení (zejména v oblasti rekta), které podněcuje k dalšímu kanibalskému chování a může vést ke smrti jedince (Saffray et al., 2005).

V přírodě byl vznik kanibalismu z důvodu psychologického a fyziologického stresu pozorován jen v ojedinělých případech. Jednalo se například o kanibalismus u sarančete (*Phaulacridium vittatum* Sjöstedt, 1920), u kterého byl při masové migraci a nedostatku potravy pozorován sklon k požívání konspicivních jedinců. Dalším příkladem jsou krysy (*Rattus norvegicus* Berkenhout, 1769), u kterých byl pozorován kanibalismus podle hierarchické struktury samic. Samice, které byli na nižších postech, v mnoha případech zabily a zkonzumovaly až 60 % svých mláďat, zatímco dominantní samice vychovaly všechna svá mláďata (Fox, 1975).

3.5 Etologie v souvislosti s kanibalismem

Etologie je studium chování a projevů živočichů zejména v jejich přirozeném prostředí. Klade důraz na druhově specifické chování, adaptivnost a evoluci. Studuje zejména komunikační systémy zvířat, jejich interakce v sociálních vazbách příslušných společenstev a problém intra a inter-druhové agresivity. V minulosti bylo chování živočichů studováno hlavně laiky zajímajícími se o přírodní procesy, až v posledních desetiletích mu byla věnována větší pozornost, a to zejména pro zdoluhavý proces pozorování k získání potřebných podkladů pro vědecké práce. Kanibalismus jako přirozené chování je tedy v posledních desetiletích intenzivně zkoumán v přirozeném prostředí živočichů a postupně přináší výsledky významu kanibalského chování v rámci druhů (Mathur, 2007).

3.5.1 Sociální chování

Kanibalismus se v mnoha případech vyskytuje u sociálně žijících druhů. To, v jaké sociální struktuře živočichové žijí, hraje roli mimo jiné například v tom, zda kanibalismus páchá samice či samec, nebo přichází od jiného vývojového stádia (Nishimura a Isoda, 2004).

Sociální struktura je seskupení dvou a více jedinců téhož druhu se vztahem jiným než pouze sexuálním. Jsou rozlišována společenstva náhodná (například, když se jedinci stejného druhu potkají u napajedla), anonymní (jedinci se neznají navzájem, jsou propojeni například pachovými značkami – myšovití (Muridae)) a společenstva individualizovaná (jedinci se navzájem znají a žijí v určitých strukturách). Společenstva individualizovaná se objevují právě u primátů či u sociálně žijících šelem, u kterých je systém sociální dominance. Živočichové žijící v takové struktuře mají každý své postavení. Společenstvo řídí jeden nadřazený jedinec a ostatní se mu musí podřídít a respektovat jej. Zde se pak v mnoha případech objevuje kanibalské chování vznikající z různých důvodů (Mathur, 2007).

3.5.2 Potravní chování a teritorialita

Potravní chování, tedy získávání a zpracování potravy, je cyklicky se opakující jev. Každé instinktivní chování je spojené s motivací, která roste nebo se snižuje podle toho, zda je akt vykonán. Hladový jedinec hledající potravu má vysokou motivaci k jejímu nalezení. Po nalezení potravy a nasycení se jeho úroveň motivace snižuje (Mathur, 2007).

Teritorialita je chování spojené s hájením území (teritoria) proti příslušníkům vlastního druhu. Agresivita jedince se odvíjí od jeho jistoty a bezpečí. Na místě, které je mu

nejvíce známé (bývá to střed teritoria) je nejvyšší šance útoku. Teritorium, jež jedinec zdánlivě vlastní, není tedy nic jiného než účinnost vázaná na určité místo, kterou ovlivňují různé místní faktory (Benson a Patterson, 2013).

Můžeme tedy najít spojitost mezi potravním chováním, teritoriím a vznikem kanibalismu. Zdroj potravy se může nacházet pouze na malém území, na kterém se mohou protínat teritoria více jedinců. V takovém případě je riziko střetu vyšší a pokud je potravy nedostatek a motivace z důvodu hladu vysoká, zvýší se také agrese jedince vůči jedinci stejného druhu a může dojít k smrtelné potyčce a následné konzumaci mrtvého jedince (Polis, 1981).

3.5.3 Rozmnožovací chování

Samci i samice všech druhů živočichů se snaží o co největší reprodukční úspěch. Reprodukční strategie můžeme dělit na monogamii, polygamii a promiskuitu (Mathur, 2007).

Monogamie

Je to nejjednodušší ze všech reprodukčních strategií. Jedná se o vztah jednoho samce s jednou samicí, který trvá jednu sezonu nebo i celý život. V přírodě je monogamických okolo 90 % ptáků, ovšem savců méně než 4 %. Monogamie se dá dále dělit dle podílu rodičovské péče od samce a od samice. Důvodem malého procenta monogamních druhů u savců je zejména březost a laktace, což je perioda, ve které samec při monogamii nemůže využít svého reprodukčního potenciálu (Mathur, 2007).

V posledních letech je zkoumáno monogamní chování u polygamních druhů živočichů (zejména u primátů). Nejpřesvědčivější důkazy svědčí pro vznik monogamických vztahů z důvodu infanticidy ze stran samců na nepříbuzných mláďatech. Je dokázáno, že monogamie a péče obou rodičů o mládě snižuje dobu laktace, snižuje výskyt infanticidy na mláďatech a zvyšuje reprodukční úspěch při odchovu mláďat (Opie et al., 2013).

Polygamie

Rozmnožování jedince jednoho pohlaví s více jedinci opačného pohlaví. Dělí se na polygynii, v případech páření samce s více samicemi, a polyandrii, kdy se jedna samice páří s více samci. V rámci polygamie se objevuje uskupení do harémů, kde je nejsilnější a nejzkušenější jedinec alfa a má určité výhody, jako prioritu při jídle, či právě při páření, ale také chrání a vede skupinu (Mathur, 2007). Toto uskupení vede k harmonii. V určitých případech se však objevuje infanticida, zejména, když je zvolen nový alfa samec, který zabije

všechna nepříbuzná mláďata, aby se tak mohl co nejrychleji spářit se všemi samicemi (Opie et al., 2013).

Promiskuita

Reprezentuje strategii, při které se jedinec rozmnožuje bez tvorby jakéhokoli vztahu s velkým množstvím jedinců. Tento systém můžeme pozorovat například u množství hlodavců, u medvědů (*Ursus* spp.) či u šimpanzů učenlivých (*Pan troglodytes* Blumenbach, 1775) (Mathur, 2007).

3.5.4 Evoluce monogamie u savců

Jak je již zmíněno výše, pro savce je typická polygamie. Objev monogamního chování u savců je tedy objektem studií zkoumajících důvody jeho výskytu a jeho evoluci vzhledem k tak velké změně v reprodukčním chování. Jedná se zejména o výzkum primátů. Na začátku byly uvedeny tři hypotézy vzniku sociální monogamie: (1) mateřská péče obou rodičů, (2) ochrana mláďat samci, (3) riziko infanticidy při polygamii. Vznik monogamních vztahů může podpořit náročná výchova mláďat, při které se samice musí spoléhat na pomoc ostatních. Je tomu tak například u primátů Nového světa, kteří často přivedou na svět dvojčata, která pak samice nemůže sama nosit, a proto potřebuje pomoc samce. Nebo k ní přistupují samci, jež na větším území stěží nacházejí samice, a proto raději udržují vztah s jedinou samicí a chrání ji i mláďata, než aby obětovali drahocennou energii dalšímu hledání. Posledním důvodem je již zmiňovaná hrozba infanticidy. V případech delší laktace než březosti se očekává, že samice oddálí estrus tak, aby nezabřezla a nemusela pečovat o dvě mláďata najednou. Tím však ztrácí samci svůj reprodukční potenciál, a proto se často stává, že samec, který se se samicí chce pářit, zabije nepříbuzné mládě, aby tak zkrátil dobu mezidobí a mohl samici oplodnit. Vznik monogamie, kdy oba rodiče mohou mládě chránit, prokazatelně snižuje množství případů infanticidy. Je zajímavé, že se monogamie neobjevuje u více druhů primátů, když například u goril (*Gorilla* spp.) stojí infanticida za 34 % úmrtí mláďat a u hulmanů (*Presbytis* spp.) dokonce za 64 %. Je to zřejmě z důvodů lepší ochrany při skupinovém životě a zajištění zdrojů potravy. U goril a hulmanů je sice vysoká míra infanticidy, ale také jsou tyto druhy ohrožovány velkým množstvím predátorů, proto zřejmě stále převládá polygamie (Opie et al., 2013; Palombit 2015).

3.6 Ekologie živočichů v souvislosti s kanibalismem

Ekologie je vědní disciplína studující vztahy živých organismů a jejich prostředí, včetně vztahu živých organismů navzájem. Behaviorální ekologie se zabývá tím, jak se chování rozvíjí v přírodních podmínkách zahrnujících fyzické prostředí i sociální prostředí.

Přírodní přirozená selekce během evoluce upřednostní jedince, kteří přijmou takové životní strategie, které zaručí distribuci jejich genů do budoucích generací (Davies et al., 2012). Kanibalismus může být životní strategií přinášející jedinci určité výhody. Tím se vědci zabývají poslední desetiletí, ale konečné výsledky stále nejsou známy. Můžeme však s jistotou říci, že určitý vliv kanibalismus má, vzhledem k tomu, že se stále v populacích udržuje a opakuje (Rudolf, 2008). Příkladem může být infanticida, která reguluje počty mláďat, a tudíž ovlivňuje růst populace (Palombit, 2015).

3.6.1 Životní strategie a rozmnožovací systém

Každý druh má jinou životní strategii. Popisována je u druhů jako tzv. r-strategie a k-strategie. Jako r-strateg je označován živočich, který plodí větší množství mobilních mláďat, přičemž životaschopnost a konkurenceschopnost je odsunuta do pozadí. V takových vrzích je vysoká mortalita, ale tu vyrovná větší množství mláďat a krátká doba prenatalního vývoje. Jako k-strateg je označován živočich, který naopak plodí menší počet mláďat, o která se delší dobu stará, ale mláďata jsou životaschopnější a je zde maximální podíl přeživších jedinců. Většinou se jedná o druhy s větší velikostí a hmotností (Davies et al., 2012).

Strategie, kterou daný organismus vykazuje, se může podílet i na počtu případů kanibalismu. U r-strategů se kanibalismus většinou hojně vyskytuje, aniž by ve větším množství ovlivnil populaci, a to z důvodu vysokého počtu mláďat a opakujících se březostí. Jedná se například o druhy vodních korýšů či druhy obojživelníků, kde spolu žije více vývojových stádií, která se požírají navzájem (Gliwicz a Rowan, 1984; Buckley et al., 2007). U k-strategů s menším počtem odchovaných mláďat je kanibalismus větší hrozbou, a proto samice vyvíjejí mechanismy a chování, které vedou k ochraně mláďat. Jedná se například o monogamický způsob života, ke kterému se dle výzkumů kloní některé druhy jinak polygamních primátů (Opie et al., 2013).

U savců je 60 % samic samotářských a samci obsáhnou teritorium, jež zahrnuje plochu jedné či více samic. Pokud je plocha, v které se samice pohybuje, malá, samec obsáhne více takových ploch a je polygamní, naopak pokud je plocha velká, samec je schopen uhájit pouze jednu samici a je monogamní. Ve většině případů se jedná pouze o fakultativní monogamii,

při které samec samici oplodní, ale výchovu již nechává na ní. Pouze ve 4 % případů samec chrání mláďata, nosí je a pomáhá je krmit. Jedná se tedy o obligátní monogamii. Samec parentální péčí maximalizuje svůj reprodukční úspěch. Takové druhy mívají větší počet mláďat v jednom vrhu. Pozorovat ji můžeme například u psovitých šelem, kde se vyskytuje běžně, nebo u druhů primátů, u kterých samice rodí více než jedno mládě a je třeba samce k výchově. Naopak u kočkovitých šelem se vyskytuje velice zřídka (Davies et al., 2012).

3.6.2 Potravní ekologie

Potrava patří mezi ekologické faktory. Živočichy můžeme dělit na konzumenty II. řádu – masožravce (tj. živočišný druh živící se dravým způsobem života, na vrcholu potravního řetězce), konzumenty I. řádu – býložravce, detrivory (tj. rozkladače) a producenty (tj. zelené rostliny). Živé organismy se dostávají do vzájemných interakcí predátor-kořist. Ekologie se na tento vztah dívá zejména z pohledu množství živočichů vyskytujících se na určité ploše a z hlediska změn v zastoupení druhů živočichů či změn počtů živočichů v čase (Davies et al., 2012).

V klasickém vztahu predátor-kořist ukazuje predace závisující na hustotě kořisti změny v počtu lovených jedinců jako funkci hustoty kořisti, ale u kanibalismu ve vztahu predátor-kořist není možné porovnávat tyto kategorie společně a získat relevantní výsledky. Existuje však mnoho důkazů, které ukazují, že kanibalismus hraje roli ve velikosti populace jednotlivých druhů zvířat (Polis, 1981).

Nishimura a Isoda (2004) ve své práci uvádí, že kanibalismus lze pokládat za potravní chování, které se adaptuje na podmínky a je dáno geneticky.

Většina dravců má vysoké sklony ke kanibalismu, což může být vnímáno jako rozšíření jejich přirozeného chování. Není však zcela jasné, z jakého důvodu si dravec kanibalismus vybírá. Jedním z předpokladů odpovědi na tuto otázku je porovnání nutričních hodnot kořisti – jedince stejného druhu a kořisti jiné, a také jaké nebezpečí predátorovi při útoku hrozí (Mayntz a Toft, 2006). Kanibal získává oproti nekanibalskému jedinci stejného druhu jisté výhody, jimiž jsou: přístup ke zdroji potravy, který může mít vhodnější složení živin než při heterospecifické stravě a také přístup ke zdroji, který není dostupný pro nekanibalského jedince, a tudíž rozšíření potravního spektra (Fox, 1975; Pfennig, 2000).

3.6.3 Ekologie živočišných společenstev

Je známé, že kanibalismus má dopad na dynamiku populací, tento jev však ovlivňuje více faktorů, jsou jimi například ekologické faktory zahrnující dostatek alternativních zdrojů potravy, přítomnost predátorů, struktura populace, ale také vliv genetiky podmiňující sklon ke kanibalismu. Rozdíly se také ukazují u populací stejného druhu, ale jiné lokace, a u blízké příbuzných druhů zvířat. Stále však není jisté, co řídí odchylky v evoluci kanibalismu napříč a uvnitř druhů. Ještě méně je známo o evolučních důsledcích této variace pro vývoj dalších rysů života (Rudolf, 2008).

Kanibalismus má několik jasných výhod pro jednotlivce. Jedinci stejného druhu pro kanibaly představují vysoce kvalitní zdroj živin (ve správných stechiometrických poměrech) a mohou proto být upřednostňováni, pokud druh zažívá silné omezení zdrojů (Polis, 1981). Teoretická práce však naznačuje, že ačkoli omezení zdrojů potravy může vést ke kanibalismu, není nutné, aby se kanibalismus vyvíjel. Pro vývoj kanibalismu je důležitý čistý energetický zisk kanibala (Nishimura a Isoda, 2004).

Kanibalismus má také další výhodu při odstraňování potenciálních konkurentů a selektivní filiální kanibalismus může snižovat mortalitu závislou na hustotě u potomků (Klug et al., 2007).

Vzhledem k těmto výhodám není překvapující, že je kanibalismus tak častý. Míra kanibalismu se však značně liší u různých druhů a uvnitř daného druhu, a samozřejmě nejsou všechny druhy kanibalské. To lze částečně vysvětlit přímými a nepřímými náklady na kanibalismus. Při napadení podobně velkých jedinců stejného druhu mohou být kanibalové poraněni nebo usmrceni. To však nevysvětluje, proč druhy, u kterých je riziko poranění nebo smrti malé (např. dospělí, kteří kanibalizují mláďata nebo vajíčka), nevykazují kanibalismus. Další důvody, které ukazují proti kanibalismu, je zvýšené riziko infekce při konzumaci konspecifických místo heterospecifických jedinců (Pfennig, 2000).

Existuje však jen málo teoretických nebo empirických důkazů, že tato konzumace ve skutečnosti dlouhodobě vede k evoluci kanibalismu. Vyžadovalo by to velmi vysokou sílu infekce. Ve většině přirozených systémů kanibalismus typicky snižuje riziko onemocnění nebo zcela zabraňuje invazi infekce do hostitelské populace, čímž výrazně omezuje selektivní potenciál onemocnění. Důvodem je to, že kanibalové aktivně odstraňují infikované jedince z populace, ale způsobují v průměru pouze méně než jednu novou infekci. Je pravděpodobné, že vývoj kanibalismu by mohl být do značné míry omezován příbuzenstvím. Pokud kanibalové konzumují své sourozence nebo jejich potomky, kanibalské chování má za následek podstatnou ztrátu v inkluzivní kondici rodu (tj. snížení počtu rozmnožení-schopných

jedinců a rozšíření rodu). Hlavním faktorem, který určuje setkání mezi blízkými příbuznými, a tím i pravděpodobnost vzniku kanibalismu, je jejich prostorové rozložení v populacích. Pokud jsou kanibalové obklopeni svým potomstvem, pak takovýto kanibalismus vede k vysoké ztrátě inkluzivní kondice, která by mohla snadno převážit výhody kanibalismu. Na druhou stranu, pokud kanibalové nejsou obklopeni příbuznými jedinci, je pravděpodobné, že je nebudou konzumovat a výhody kanibalismu mohou převážit jeho cenu. Prostorová struktura populace může výrazně ovlivnit vznik kanibalismu (Rudolf, 2008).

3.7 Případy kanibalismu u vybraných druhů savců

Kanibalismus byl objeven asi u 80 druhů savců, ale nejlépe je zdokumentován u hlodavců, šelem a primátů (Polis, 1984; Harano a Kutsukake, 2018). Výzkumy se nejčastěji zaměřují na sociálně žijící druhy s polygammím způsobem rozmnožování. Snaží se najít důvody vzniku kanibalismu, možné evoluční změny způsobené tímto chováním, ale i mechanismy vyvinuté jako obrana proti němu. Nemělo by však být opomíjeno kanibalské chování u solitérních druhů. V současné době jsou však zaznamenány spíše konkrétní situace, kdy bylo pozorováno toto chování. Je tedy třeba dalších výzkumů k získání dostatečného množství podkladů (Hrdy, 1979; Polis, 1981; Karamanlidis et al., 2015; Rudolf, 2008).

Kanibalismus a zejména infanticida se u savců objevuje hlavně v období rozmnožování, u druhů se sezónní rozmnožovací periodou, které mají dlouhé období březosti a následnou laktaci (Davoli et al., 2018). Čím delší je období laktace samice v porovnání s obdobím její březosti, tím víc času může samec kanibalským chováním na jejích mláďatech získat pro reprodukci s touto samicí. Také z tohoto důvodu je infanticida nejčastěji pozorována u primátů (Zhao et al. 2011). Nejčastěji je infanticida vysvětlována sexuálně selektivní hypotézou, která napomáhá samcům v jejich reprodukčním úspěchu (Harano a Kutsukake, 2018), ale jak již bylo zmíněno výše, důvodů je více.

3.7.1 Sociálně žijící druhy

Výzkum kanibalismu, a především infanticidy, má své základy ve výzkumu laboratorních hlodavců. Tyto výzkumy poskytují souhrnné informace využitelné při pozorování tohoto chování u savců ve volné přírodě. Například studie infanticidy ze strany samců u hlodavců podpořily množství predikcí spojených se sexuálně selektivní hypotézou, která byla poté potvrzena u dalších druhů savců (Blumstein, 2000; Wolff a Sherman, 2007; Ebensperger, 1998; Bruce, 1959; Palombit, 2015).

Infanticida se u hlodavců vyvinula nezávisle na sobě ve třech infrařádech a to: Sciuromorpha, Myomorpha (pouze myšovití - Muridae) a Caviomorpha (Blumstein, 2000).

3.7.1.1 Hlodavci

U čeledi myšovitých (Muridae) byla infanticida zaznamenána hlavně při laboratorních pozorováních, pouze u čtyř druhů jsou známá omezená pozorování samčí infanticidy z volné

přírody. Jedná se o pozorování ondatry pižmové (*Ondatra zibethicus* Link, 1795) a hraboše pensylvánského (*Microtus pennsylvanicus* Ord, 1815) (Caley a Boutin, 1985), křečka bělonohého (*Peromyscus leucopus* Rafinesque, 1818) (Wolff a Cicirello, 1991) a norníka rudého (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) (Ylönen et al., 1997). Přesto však laboratorní záznamy pomáhají pochopit význam infanticidy a její funkci a dopady na populaci.

Naopak u čeledi veverkovitých (Sciuridae) je většina studií z volné přírody. Jedná se zejména o psouny (*Cynomys* sp.), veverky (*Spermophilus* sp.) a sviště (*Marmota* sp.). Sexuálně selektivní hypotéza, která je ve většině případů brána jako vysvětlení kanibalismu u myšovitých, v mnoha případech selhává u veverkovitých. Avšak je třeba získání relevantních dat k prokázání jiných důvodů vzniku intradruhové predace těchto druhů (Palombit, 2015).

Korpela et al. (2010) poukazuje na fakt, že sexuálně selektivní hypotéza u malých hlodavců nemusí být tou pravou příčinou vzniku kanibalismu. Je to z důvodu krátkého reprodukčního cyklu a poporodního estru, který se u hlodavců vyskytuje. Tím pádem pro samce nepřináší výhody jako je zkrácení mezidobí a následné oplození samice.

U polygynandrického způsobu rozmnožování (= samec i samice se během rozmnožovacího období páří s více jedinci), jež se objevuje u hlodavců, se samice páří ihned po porodu mláďat (poporodní estrus) a investují tak energii do laktace i do nové březosti. Ztráta mláďat (například z důvodu infanticidy) může urychlit vývoj nových mláďat a zvýšit jejich množství ve vrhu (Eccard et al., 2018).

Infanticida ze strany samce je tedy zřejmě výsledkem spojení různých výhod plynoucích z tohoto jednání. Mláďata jsou ohrožena zejména při páření samice v poporodním estru, kdy samce vpustí do svého teritoria. Sociální struktura a chování je u hlodavců mnohem méně komplexní než například u primátů, proto bychom neměli předpokládat vývoj složitých mechanismů zabraňujících infanticidě a kanibalismu. Bylo pozorováno, že infanticida ovlivňuje růst populací u mnoha druhů hlodavců. Projevuje se zde silná selekce a infanticida tak může být hybnou silou evoluce sociálních systémů a reprodukčních strategií. Tendence k infanticidnímu chování se u hlodavců jeví jako stabilní a dědičná (Blumstein, 2000).

3.7.1.2 Šelmy

U šelem se kanibalismus také v nejvyšší míře projevuje ve formě infanticidy. Byly zaznamenány i případy konzumace samice samcem, ale jde o ojedinělé záznamy (Galentine a Swift, 2007).

Kanibalismus se objevuje u podčeledi psotvární (Caniformia) a to hlavně u čeledí: medvědovití (Ursidae) (Karamanlidis et al., 2015) a u celého infrařádu ploutvonožci (Pinnipedia) (Bishop et al. 2016). U podčeledi kočkovatelní (Feliformia) se objevuje hlavně u čeledí kočkovití (Felidae), hyenovití (Hyaenidae) a promykovití (Herpestidae) (Balme a Hunter, 2013).

Ploutvonožci (Pinnipedia) žijí sociálním životem zejména v období rozmnožování, které tráví na souši. Objevuje se zde infanticida, ale ta je ve většině případů pouze vedlejším produktem agresivního či sociálního chování. Je považována za maladaptivní chování (Bishop et al. 2016; Palombit, 2015). Uvádějí se tři důvody vzniku tohoto chování a to: (1) sexuální chování nedospělých samců, (2) samice získávající místo k porodu a výchově mláďat, (3) vedlejší efekt teritoriálního chování samců (Ryazanov et al., 2018).

Infanticida ze strany samců je hlavní příčinou mortality mláďat z čeledi kočkovatelních, a to u lvů (*Panthera leo* sp.), pum (*Puma* sp.), levhartů (*Panthera pardus* sp.) a dalších (Harano a Kutsukake, 2018). Nejvíce výzkumů bylo zaměřeno na pozorování lvů, díky jejich sociální struktuře a častému výskytu infanticidy mláďat (Harano a Kutsukake, 2018; Ebensperger, 1998; Pusey a Packer, 1994)

U lvů byla potvrzena sexuálně selektivní hypotéza za účelem zvýšení fitness. Tento sexuální konflikt ovlivňuje evoluci infanticidy ze strany samce a odpor ze strany samic bránících své potomky. Harano a Kutsukake (2018) také uvádí, že samice upřednostňují obranu mláďat před podřízením se, pokud převažují benefity vycházející z tohoto chování. U šelem, jež jsou predátory a lov kořisti je jejich přirozeným chováním, však obrana mláďat může mít pro samice smrtelné následky. Čím větší je rozdíl tělesné velikosti a váhy mezi pohlavími, tím větší je riziko zranění či zabití samice při bojích. Vznikají proto další adaptace samičího chování snažící se předejít infanticidě.

Někteří vědci jako Dagg (1999) nebo Pusey a Packer (1994) přišli i s možnými důkazy vyvracejícími sexuálně selektivní hypotézu, která se u šelem zdá jako nejčastější důvod k zabití mláďete. Uvádí, že primární data ukazují, že za úhyn mohou hlavně samice, které zabíjí cizí mláďata, anebo samice, které nechají svá mláďata z důvodu nedostatku zdrojů vyhladovět a další případy. Zdá se však, že ve většině výzkumů je podporována spíše teorie sexuální selektivity ze strany samců jako hlavní příčina mortality mláďat (Ebensperger 1998; Harano a Kutsukake, 2018).

U mangust liščích (*Cynictis penicillata* Cuvier, 1829) z čeledi promykovitých žijících v hierarchické sociální struktuře (rodiny s až 50 jedinci) bylo pozorováno zabíjení mláďat, která se narodí jinému než dominantnímu páru. Tato hierarchická struktura je postavená okolo dominantního chovného páru, jeho mláďat a příbuzných jedinců. Ostatní podřízení jedinci nemohou plodit mláďata, pokud se tak stane, jsou usmrcena (Thompson et al., 2017).

U hyen (*Crocuta* sp.) je infanticida častým jevem a spolu s nemocemi a predací ze strany lvů je mnohdy příčinou úhynu mláďat. U hyen skvrnitých (*Crocuta crocuta* Erxleben, 1777) byly zaznamenány případy infanticidy samic z nižší hierarchické pozice ve skupině, ale také selektivní filiální kanibalismus. U hyen převládá infanticida ze strany samic. Samice se o svá mláďata stará a odkládá je pouze, když odchází hledat potravu. Ve více případech bylo zaznamenáno zabití těchto mláďat nepříbuznou samicí v tomto časovém intervalu. Samci, jež se okolo mláďat pohybovali, naopak neprojeví sklon k infanticidnímu chování. Filiální kanibalismus ze strany matky byl zaznamenán u samic z nižších hierarchických pozic, které odložili jedno ze svých mláďat z důvodu nedostatku potravy. Mláďe pak zemřelo hladem (White, 2005).

3.7.1.3 Primáti

Kanibalismus u primátů se vyskytuje u mnoha druhů zahrnujících hlavně čeledi podřádu vyšších primátů (Haplorrhini). Výzkumy se zaměřují obzvláště na čeleď hominidů (Hominidae) (Hrdy, 1979; Opie et al., 2013; Tokuyama et al., 2017), ale také na druhy z čeledi kočkodanovitých (Cercopithecidae) (Yao et al. 2016; Zhao et al., 2011). Z této čeledi byly pozorovány kanibalské projevy ve velkém počtu případů u hulmanovitých (Colobidae). Z čeledi Hominidae byl kanibalismus hojně popisován u šimpanzů učenlivých (*Pan troglodytes* Oken, 1816) a u goril horských (*Gorilla beringei beringei* Matschie, 1903). Objevilo se i pár případů kanibalismu pozorovaného u orangutanů sumaterských (*Pongo abelii* Lesson, 1827) a šimpanzů bonobo (*Pan paniscus* Schwartz, 1929), ale jedná se o jednotlivé případy (Fowler a Hohmann, 2010; Tokuyama et al., 2017).

U primátů je kanibalismus zkoumán v souvislosti s jejich rozsáhlou sociální strukturou a rostoucím stupněm sociálního chování (hlavně u lidoopů). Mnohdy není možné popsat toto chování pouze jednou z teorií a vznikají tedy spíše domněnky s možným vysvětlením pozorovaných situací. Sexuálně selektivní hypotéza jako důvod infanticidy, což je nejčastější forma kanibalismu vyskytující se u primátů, byla potvrzena u více druhů. Důkazy k potvrzení

této hypotézy byly nalezeny v 84 populacích u 54 druhů primátů (Zipple et al. 2016; Palombit, 2015).

Primáti žijí buď v rozličných druzích sociálních skupin nebo soliterně (socializují se pouze v době rozmnožování). Kanibalismus se smrtelnými následky se u primátů ve většině případů vyskytuje v podobě infanticidy ze strany samce na nepříbuzných mláďatech, anebo ze strany samice na vlastních mláďatech v rámci sociální skupiny. Infanticida ze strany samic na nepříbuzné jedince je vzácná a byla zaznamenána pouze u samic šimpanzů s deviantním chováním a v ojedinělých případech u dalších druhů (Kittler a Dietzel, 2016; Cäsar et al., 2007).

U primátů je infanticida běžná ve skupinách, kde se nachází jeden nebo více dominantních sameců. Dochází k ní při nebo po bojích o dominantnost, při kterých je vedoucí samec vyhnán ze skupiny, nebo v případě změn v dominanci u samců ve smíšených skupinách. Páchají ji také nově příchozí samci nebo dospívající samci (Zhao et al. 2011; Yao et al., 2016).

Kočkodanovití (Cercopithecidae)

U kočkodanovitých se často objevuje tzv. skrytá ovulace. Samice neprojevují žádné viditelné znaky upozorňující na ovulaci a páří se s množstvím samců jak před ní, při ní tak i po ní, dokud není poznat, že jsou březí. Skrytá ovulace byla prokázána jako významný prvek při ochraně mláďat v promiskuitních skupinách (Zhao et al., 2011; Yao et al., 2016).

Skrytá ovulace se však vyskytuje také u těch monogamních druhů primátů, které se vyvinuly z promiskuitních, a u nich pak slouží druhotnému účelu: nutí samce zůstat se samicí s níž je v monogamním vztahu, protože si nikdy nemůže být jistý, zda ovulace nenastane právě ve chvíli, kdy se on bude snažit oplodnit jinou samici (která navíc ovulaci zrovna mít nemusí) a kdy jeho samici v době jeho nepřítomnosti může oplodnit jiný samec. (Tento důvod monogamního chování samce mizí v době březosti samice, kdy oplodněna cizím samcem být nemůže) (Yao et al., 2016).

Mimořádně zajímavé příklady infanticidy jsou doloženy u hulmanů posvátných (*Semnopithecus entellus*, Dufresne, 1797). Někdy totiž nový samec nezabije žádná mláďata, jindy jen samce nebo dokonce jen jejich část, v jiných případech zase povraždí mláďata obou pohlaví. Velice zde záleží na mentalitě nového vůdčího samce (Palombit, 2015).

Hominidi (Hominidae)

Infanticidní chování ze strany samců bylo u šimpanzů učenlivých (*Pan troglodytes*) pozorováno od 60. let 20. století. Zabíjení mláďat u šimpanzů probíhá v různých situacích

a jedná se o komplexní chování. Byly navrženy dvě možné hypotézy a to: (1) samci kanibalové jednájí, jako kdyby si mysleli, že se samice spářila se samcem z jiné skupiny, protože se pohybovala na okraji teritoria, (2) sexuálně selektivní hypotéza, při které samec zabitím mláděte přinutí samici k obnovení estru a páření a zvyšuje tak svůj reprodukční úspěch (Sakamaki a Itoh, 2001).

U šimpanzů (*Pan troglodytes*) dochází k bojům mezi sousedícími populacemi s výskytem infanticidy na mládětech. Dlouho nebylo známé, jaká z toho plyne výhoda pro samce, ale ukázalo se, že samice odevzdává své teritorium kanibalskému samci a tím se zvětšuje teritorium útočící skupiny (Palombit, 2015).

Šimpanzí samice se s rizikem infanticidy vyrovnávají opakovaným pářením se členy komunity a promiskuitou (Opie et al., 2013). Výjimkou však není ani vznik tzv. konzortního páru. Samice v době říje odchází s jedním samcem ze skupiny a ostatním samcům se vyhýbá. Tento vztah může trvat i nepřetržitě několik let po sobě a může být znovu obnoven i po přerušení během březosti a laktace. V podstatě v každé šimpanzí populaci nějaký konzortní pár je a někde v nich údajně žije až 50 % dospělých jedinců (Palombit, 2015).

Ne všechna šimpanzí mláďata čelí stejnému riziku infanticidy, neboť je u tohoto druhu infanticida vysoce selektivním chováním. Tolerance mláďat je s největší pravděpodobností ovlivněna náladou ve skupině. Ze strany samců se ve většině případů jedná o sexuálně selektivní hypotézu a ze strany samic může ke změně chování dojít například při kompetici o zdroje potravy. Zajímavá je však reakce přihlížejících členů skupiny. Bylo pozorováno, že ostatní samice i samci vydávají hlasité skřeky, či dokonce nepřetržitě řvou. Dále také projevují vzrušení a riskantně se snaží zapojit do boje či chrání samici s mládětem, a to v některých případech i skupinově. Problémem je však pozorování takových incidentů vzhledem k nepřehlednosti situace a obtížnosti sledovat konkrétní jedince (Von Rohr et al., 2011; Opie, et al. 2013; Stanford, 1998). Von Rohr et al. (2011) dále vyslovují domněnku, že se může jednat o jakési sociální chování v rámci ochrany a výchovy mláďat podobné lidskému vzhledem k zapojení přihlížejících jedinců do řešení takových incidentů, ale zmiňuje, že k potvrzení jsou třeba rozsáhlá pozorování, která zatím nejsou k dispozici.

Infanticida ze strany samic u šimpanzů, jak již bylo zmíněno, by vždy měla být aktem samice, jež žije v nevhodném prostředí či byla vychována bez možnosti naučit se být matkou. Samice se péčí o mláďata učí tzv. „tetičkováním“, kdy se pomáhají starat o mláďata ve skupině. U tohoto druhu se totiž dominantnost samic neprojevuje, a tudíž nelze najít logické vysvětlení případné infanticidy z jejich strany (Cäsar et al., 2007).

U šimpanzů bonobo (*Pan paniscus* Schwartz, 1929) na rozdíl od šimpanzů učenlivých (*Pan troglodytes*) nebyl zaznamenán jediný případ infanticidy. Tokuyama et al. (2017) však

ve své práci uvádí, že u šimpanzů bonobo (*Pan paniscus*) byl zaznamenán jiný druh kanibalismu, a to kanibalismus ze strany matky na vlastním mláděti. Pozorován byl ve třech případech na třech rozdílných lokacích a matka byla vždy přítomna konzumaci mrtvého mláděte. Přesto, že se jedná o jednotlivá pozorování, je zřejmé, že toto chování patří do repertoáru šimpanzů bonobo a není nepřírozené či nenormální.

U goril horských (*Gorilla beringei beringei*) polygynie, tedy uskupení samic s mláďaty a s jedním alfa samcem, který se páří se všemi samicemi ve skupině, zajišťuje samci jisté otcovství. V kontrastu s tímto benefitem pro samce však vykazuje jedny z nejvyšších hodnot infanticidy mezi primáty, čímž snižuje fitness samice a zvyšuje mortalitu mláďat. V případech ztráty vedoucího postavení a příchodu nového samce dochází k zabití všech mláďat, které nový samec nezpłodil. Až třetina mláďat goril horských zemře z důvodu infanticidy. Každá samice tímto způsobem ztratí průměrně jedno mládě. Jedná se tedy o typický příklad sexuálně selektivní hypotézy (Opie et al., 2013).

Samice si v určitých případech vybírají život v polygynních skupinách místo skupin s více samci. Van Schaik (2000) ve své studii ukazuje, že samice mohou preferovat skupiny se silnějším dominantním samcem, u kterého je předpokladem delší doba udržení dominance nad ostatními samci a pro samici tedy více času bezpečně zplodit mláďata. 50 % - 60 % samic preferuje polygynní skupiny i přesto, že výskyt infanticidy je v nich 2 – 3x větší než u skupin s více samci.

Na rozdíl od šimpanzů, kteří ke kanibalismu přistupují zejména při bojích mezi skupinami, u goril bylo zaznamenáno, že samci zabíjí pouze mláďata uvnitř skupiny a většinou v případech změny dominantního postavení. Samice schopné páření ve větší míře tíhnou k opuštění polygynních skupin než skupin s více samci. Jak je zmíněno níže, samice, které opustí skupinu, ve většině případů zanechají svá mláďata ve skupině, protože je to pro mláďata menším rizikem než příchod do nové skupiny, kde jsou ve většině případů ihned zabita (Robbins et al., 2013).

3.7.2 Soliterně žijící druhy

Kanibalismus u soliterně žijících savců se vyskytuje méně často než u skupinově žijících druhů. Je tomu tak z důvodu menšího počtu interakcí mezi jedinci. Záznamy jsou proto omezené na jednotlivá pozorování případů kanibalismu či infanticidy.

Nejčastěji jsou zaznamenány případy infanticidy ze strany samce, avšak fylogenetické výzkumy mezi savci ukazují, že infanticida ze strany samce je jevem vyskytujícím se

u soliterně žijících druhů poměrně řídké a nepravidelně. Dalšími záznamy jsou napadení samic dospělými samci (Harano a Kutsukake, 2018; Lukas a Huchard, 2014)

3.7.2.1 Šelmy

U medvědů může být ochrana mláďat proti infanticidě pro samici nebezpečná či smrtelná. Malý počet reprodukčně aktivních dospělých jedinců u populací samotářsky žijících medvědů může dlouhodobě ovlivnit populaci, zejména pokud uhynie samice. V roce 2015 byl například zkoumán případ zabití a konzumace samice medvěda hnědého a jejích dvou mláďat pomocí genetické analýzy, která odhalila, že predátorem byl samec stejného druhu. Tomu napovídalo i místo objevu mrtvých jedinců, které ukazovalo znaky typické pro potravní chování tohoto druhu jako je zakrytí kořisti hlínou, větvemi apod., aby nedošlo k napadení a konzumaci těla mrchožrouty a jinými organismy (Davoli et al., 2018). Zabití samice při obraně mláďat je aktem pozorovaným nejen u medvědů hnědých (*Ursus arctos* Linné, 1758), ale také u medvědů ledních (*Ursus maritimus* Phipps, 1774) (Harano a Kutsukake, 2018, Derocher a Wiig, 1999).

Blumstein (2000) uvádí, že lidé svým lovem starších dospělých samců medvědů hnědých (*Ursus arctos*) pravděpodobně zvýšili výskyt sexuálně selektivní infanticidy u tohoto druhu. Důvodem je častější střet samice a mláďat s mladými agresivními samci. To však nemusí mít pouze špatný vliv na populaci.

Kanibalismus v případech zabití samice samcem byl u medvědivitých pozorován u medvěda baribala (*Ursus americanus* Pallas, 1780), medvěda hnědého (*Ursus arctos*) a medvěda ledního (*Ursus maritimus*). Toto chování je u medvědivitých málo prozkoumáno z důvodu malého množství zaznamenaných kanibalských aktivit. Jako možné důvody ke kanibalismu se uvádí: (1) zabití jedince stejného pohlaví z důvodu možné konkurence v budoucnu, (2) zvýšení hustoty populace na území zapříčiní zvýšení intraspecifické predace, (3) zabití jedince stejného druhu z důvodu nedostatku potravy, (4) aberantní chování jedince (Karamanlidis et al., 2015).

U levhartů jakožto soliterně žijících šelem byla infanticida pozorována v hojném počtu případů. Většinou byl kanibalem mladý samec přicházející na území (průměrně 3,9 let starý), ve kterém se pohybovala samice s mláďaty. Balme a Hunter (2013) uvádí, že samci, kanibalové se v 73 % případů se samicí spářili, ale pouze v 58 % případů samice zplodila mláďě. Aby tato strategie byla pro samce výhodná, musí samec nepříbuzné mláďě samice

zabít do věku 17 měsíců. Přirozený interval mezi vrhy je 27 – 39 měsíců. Tím pádem samec získá přístup k samici o přibližně 6 měsíců dřív (Balme a Hunter, 2013).

Byly zaznamenány i případy konzumace samice samcem, ale jde o ojedinělé záznamy. Například Galentine a Swift (2007) popisují případ zabití a konzumace samice pumy americké (*Puma concolor* Linné, 1771) samcem stejného druhu. Jako možné důvody uvádí, že (1) samice bránila ulovenou kořist, (2) samice lovila v teritoriu samce, kde se nikdy předtím neobjevila a samec své teritorium bránil.

3.7.2.2 Primáti

U orangutanů sumaterských se jednalo o pozorování případu konzumace mrtvého mláděte. Práce Beudrota et al. (2009) diskutuje možné příčiny nízkého výskytu kanibalismu u orangutanů. Ukazuje se, že infanticida ze strany samců pro ně nemusí být výhodnou strategií jako u jiných druhů primátů. Důvodem je dlouhá perioda přijímání samce ze strany samice před pářením a solitérní způsob života samců.

3.7.3 Obranné strategie

Kanibalismus u savců vzniká v různých podobách. Žádná forma kanibalismu však nepřevažuje tolik a nemá tak velký dosah, jako infanticidní chování. Z důvodu většího výskytu napříč druhy je toto chování nejlépe prozkoumané, a to se týká nejen jeho vzniku, ale i obranných strategií vznikajících ze stran samic, samců, ale i mláďat. Tyto strategie mají za účel vyhnout se tomuto chování, které má ve většině případů negativní dopad na životní strategii jedince (Agrell et al., 1998; Harano a Kutsukake, 2018)

3.7.3.1 Obranné strategie proti kanibalismu u savců ze strany samice

Potenciální strategie samic jsou výsledkem různých jevů jako je specifické sexuální chování (polyandrie), fyziologie (Bruceov efekt), individuální chování (agrese) či sociální strategie (asociace s jedinci stejného či jiného pohlaví k ochraně mláďat) a další. Mohou být rozdělené do tří kategorií: (1) sexuální chování a reprodukce, (2) individuální prevence a odrazování, (3) sociální strategie (Blumstein, 2000; Harano a Kutsukake, 2018).

Infanticida typicky snižuje fitness matky, a tak se očekává, že samice vyvinou protistrategii předcházející takovým ztrátám (Robbins et al., 2013). Ztráta mláděte pro samici znamená jeho nahrazení novým mládětem, což vyžaduje čas a energii (Zhao et al., 2011).

Sexuální chování a reprodukce

Ze všech zkoumaných strategií je nejznámější promiskuita či páření s více samci tak, aby nebylo možné určit otcovství. Samec většinou neriskuje zabití vlastního mláděte. K inseminaci od více samců dochází při zvýšené sexuální receptivitě a polyestrickém cyklu. Tento jev se vyskytuje například u hlodavců, u množství primátů nebo u šelem jako jsou lvi (*Pantera leo* sp.) a levharti (*Pantera pardus* sp.). U dalších druhů dochází ke skryté ovulaci nebo anovulační kopulaci, kdy samec nemůže poznat, zda samici oplodnil nebo ne (Palombit, 2015, Blumstein, 2000). Samice tak zajistí ochranu mláďat zejména poté, co dojde k nahrazení dominantního samce, kdy je hrozba infanticidy nejvyšší. K nahrazení dochází při smrti samce, nebo při ztrátě dominantního postavení vůči podřízenému samci ze skupiny nebo okolí (Robbins et al., 2013). U některých druhů primátů může při převzetí skupiny novým dominantním samcem u březích samic dojít k znovuoobnovení vnímavosti a následnému páření se s novým samcem. Tato strategie slouží ke skrytí pravého otcovství, bohužel není vždy úspěšná (Zhao et al., 2011).

Bruceové efekt je fenoménem zaznamenaným u samic, které spontánně ukončí březost při kontaktu s cizím samcem. Jedná se zejména o druhy hlodavců, ale jeho výskyt byl zaznamenan i u lvů (*Panther leo* sp.) či u paviánů dželada (*Theropithecus gelada* Rüppell, 1835) (Zipple et al., 2016).

Objeven byl zooložkou Hildou Bruceovou, která v roce 1959 publikovala studii, v které popisovala zvýšení výskytu potratů u březích samic myši (*Mus musculus* Linné, 1758) v přítomnosti nových rozmnožování schopných samců. Tento efekt vymizel, pokud se jednalo o nedospělého samce, samce, se kterým se samice již pářila, nebo vykastrovaného samce (Bruce, 1959).

Bruceové efekt je systém chemických signálů přicházejících od nových samců, které při zachycení samicí spontánně ukončují březost. Celý akt je výsledkem obrany, protože i kdyby samice mládě porodila, s největší pravděpodobností by se stalo obětí infanticidy ze strany nového samce. Ke kontaktu samice se samcem dojít ani nemusí. Bruceové efekt se šíří pachovými signály a má velký dosah. Bylo zjištěno, že v populacích březích samic dochází k potratům v 70 % – 100 % případů (Bruce, 1959; Zipple et al., 2016).

Sexuálně selektivní feticida je druhem infanticidy, kdy samice potratí z důvodu nátlaku ze strany samce. Má stejný důvod jako sexuálně selektivní infanticida, a to zvýšení reprodukčního úspěchu samce díky zkrácení mezidobí u samice, se kterou se pak může spářit (Zipple et al., 2016).

Individuální prevence a odrazování

Možnou prevencí proti vzniku infanticidy je páření s dominantními samci a se samci, kteří mají k infanticidě větší sklony. Tímto způsobem samice předchází agresivitě z jejich strany. Samci na svá vlastní mláďata neútočí, naopak je chrání (Palombit, 2015). Dominantní samci samice přitahují i z jiných důvodů. Jsou jimi například pravděpodobnost dobré genetické výbavy nebo přístupnost ke zdrojům potravy. Hlavním benefitem pro samici je však možnost zplodit a úspěšně odchovat vrhy se sníženou hrozbou konfliktu a případné ztráty mláďat, jejichž výchova stojí drahocennou energii. Výběr dominantního samce se zdá být běžný u malých hlodavců, u lvů i u primátů (Agrell et al., 1998).

U šelem však většinou samec se samicí nezůstává, a proto se samice s mláďaty vyhýbají teritoriím nových samců, aby předešly bojům o mláďata, které pro ně bývají smrtelné (Singh et al., 2014). U lvů (*Pantera leo* sp.) žijících ve smečkách příbuzných samic s mláďaty a tří až čtyř samců mohou samice s mláďaty v období, kdy hrozí infanticida, odcházet ze skupiny, aby předešly napadení. Toto chování se u primátů objevuje pouze ve vzácných případech a má většinou jiný průběh. Například samice goril horských (*Gorilla beringe beringei*), které chtějí odejít ze skupiny, většinou odchází bez mláďat. Důvodem je jejich ochrana, kterou zaručuje dominantní samec skupiny (otec mláďat). Nová skupina samici přijme, avšak pokud by přišla i s mládětem, bylo by nekompromisně zavražděno (Dagg, 1999; Zhao et al., 2011).

Jak je již popsáno výše, infanticida je zejména u goril z velké části příčinou úmrtí mláďat. Dochází k ní hlavně při příchodu nového alfa samce, který zabije všechna cizí mláďata. U hulmanů posvátných (*Semnopithecus entellus* Dufresne, 1797) se vyvinula zcela jiná strategie. V případě rozdělení skupiny z důvodu příchodu nového vedoucího samce se skupina rozdělí na skupinu samic bez mláděte, které tvoří skupinu s novým alfa samcem a skupinu samic s mláďaty, které zůstávají s původním samcem. Tak je zabráněno zabití nepříbuzných mláďat (Zhao et al., 2011).

Hrozba infanticidy je jedním z faktorů ovlivňujících růst a samostatnost mláďat. Společně se soutěží o zdroje a nebezpečím predace ze strany přirozených protivníků ovlivňuje načasování a celkový vývoj mláděte ve volné přírodě. Samice v případech ohrožení mládě dříve nebo náhle odstaví, což může vést k problémům v jeho správném vývinu (Badescu et al., 2016).

Samice, zejména u myšovitých, jsou agresivnější a teritoriálnější než samci. Je to další ze strategií obrany proti kanibalismu. Jedná se o hypotézu ochrany mláďat, která říká, že jedním ze způsobů ochrany proti infanticidě ze strany nepříbuzných samic je ochrana teritoria

proti cizím jedincům stejného druhu bez rozdílu pohlaví. U myši (*Mus musculus*) bylo pozorováno, že samice atakují převážně samce, u nichž se projevilo infanticidní chování, a také v jejich přítomnosti častěji přeruší březost (Blumstein, 2000).

Sociální strategie

K obraně mláďat se ve skupinách, zejména u primátů, mohou přidat i ostatní jedinci. Toto chování bylo pozorováno u šimpanzů (Von Rohr et al., 2011).

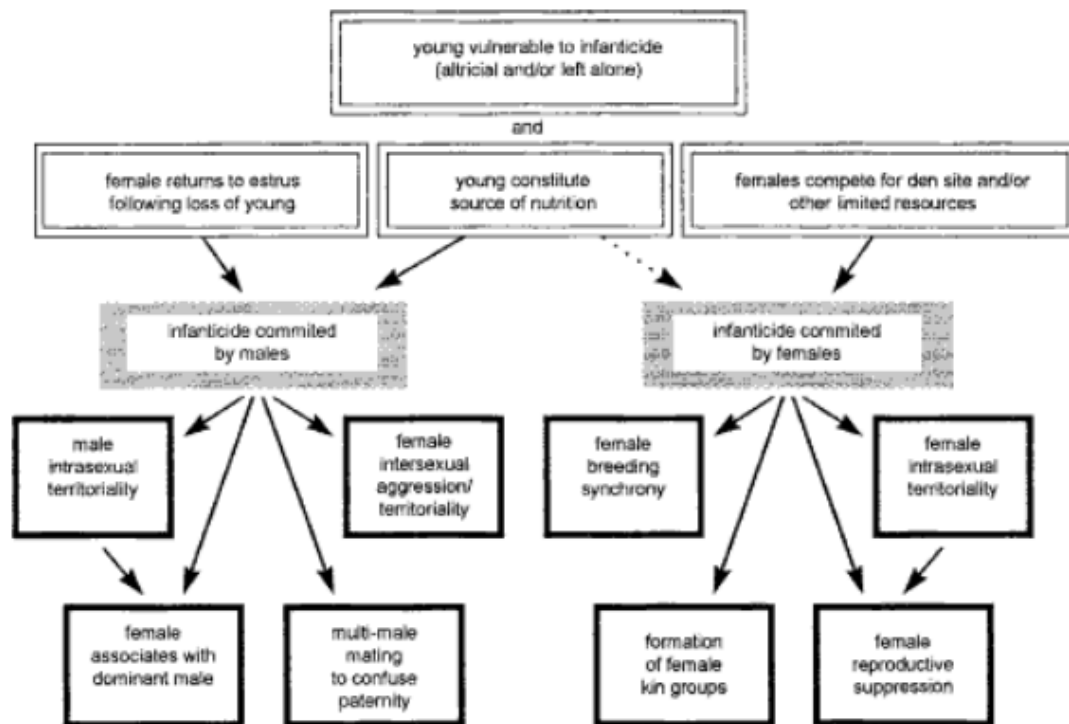
3.7.3.2 Obranné strategie proti kanibalismu u savců ze strany samce

Samci jsou ve většině případů těmi, kdo páchají kanibalismus, ať už je to z důvodu větší agresivity, větší velikosti, dominance ve skupině či jiných důvodů. Avšak zplození vlastních mláďat a šíření genotypu napříč populací je jejich životní strategií, a proto i u nich vznikají obranné mechanismy zabraňující tomuto chování.

Strategií samců (otců) proti infanticidě, která hrozí ze strany ostatních samců, je ochrana samic s jejich mláďaty. U sociálně žijících primátů jako jsou paviáni (*Papio* spp.) a makakové (*Macaca* spp.), může být hlavním důvodem vnitrodruhové agrese přístup k samici, ale i následná ochrana samice a jejích mláďat proti cizím samcům (Agrell et al., 1998).

Van Schaik a Dunbar (1990) usuzují, že primární funkce monogamie u gibbonů (*Hylobates* spp.) a siamangů (*Symphalangus* spp.) je právě prevence proti infanticidě.

V podstatě ve všech případech ochrany samice a mláďat samcem se jedná o otce těchto mláďat. Taková ochrana byla zaznamenána u lvů (*Pantera leo*), u psounů preriových (*Cynomys ludovicianus* Ord, 1815) či malých hlodavců. Teritorialita tak nemusí znamenat pouze soutěž o zdroje potravy. Tento druh obrany však u většiny zmíněných druhů trvá jen po určitou dobu. Samci mohou prohrát v soubojích a být nahrazeni dominantními jedinci, kteří mohou nepřibuzná mláďata zabít. U mnoha druhů malých hlodavců samci mláďatům ochranu neposkytují, a proto se u nich vyvinula teritorialita u samic, které tak svá mláďata chrání (Agrell et al., 1998).



Obr.1: Obrázek znázorňující vývoj infanticidy jako adaptivní reprodukční strategie ze strany samce a samice (Agrell et al., 1998).

3.7.3.3 Obranné mechanismy proti kanibalismu u savců ze strany mláďat

Mláďata primátů i jiných živočišných druhů mění v průběhu vývoje svůj pokryv těla. Jedná se zejména o barevnost srsti. Má to své výhody, jako je splynutí s přírodním prostředím, a tudíž ochrana proti predátorům anebo ochrana před ostatními členy skupiny. V případě infanticidy je však jinak barevný pokryv těla nevýhodou. Bylo pozorováno, že v případech objevu infanticidy u samců se u mláďat zkracují periody obměny pokryvu těla tak, aby co nejdříve měla zbarvení dospělých jedinců (Badescu, 2016).

4 Závěr

Ze shromážděných poznatků vyplývá, že se kanibalismus u savců vyskytuje zejména u sociálně žijících druhů a je nedílnou součástí jejich životního cyklu hlavně v období rozmnožování. Nejvíce případů je zaznamenáno u hlodavců, šelem a primátů. Je součástí jejich přirozeného chování za účelem jistých výhod.

Nejčastější formou kanibalismu savců je infanticida, tedy zabití a konzumace mláďete dospělým jedincem stejného druhu, ale není jedinou formou kanibalismu objevující se u savců ve volné přírodě. Byl zaznamenán i kanibalismus mezi dospělými jedinci.

Důvody vzniku a benefity tohoto chování se liší u jednotlivých řádů i druhů živočichů. Jedná se zejména o zvýšení fitness kanibalizujícího jedince a rozmnožovací strategii samců. Objevují se však i případy, kdy není uvedeno, jaký je důvod vzniku tohoto chování, zejména pro nedostatek důkazů kvůli obtížnosti pozorování tohoto chování ve volné přírodě. Obecně známým faktem vyplívajícím ze studií však je, že kanibalismus může být hybnou silou evoluce sociálních systému a reprodukčních strategií.

U některých druhů savců, zejména u čeledi myšovitých (Muridae), stále převažují laboratorní výzkumy kanibalismu. Ty však pomáhají s objasněním hypotéz vznikajících s pozorováním kanibalského chování dalších druhů savců ve volné přírodě.

Kanibalské chování vzniká z důvodu určitých výhod pro jedince. Existují výjimky, například jeho vznik jako vedlejší efekt teritoriálního chování samců u ploutvonožců (Pinnipedia), ale u většiny druhů se vyskytují důkazy svědčící o adaptaci kanibalismu jako přirozeného chování. Při dostatečném množství pozorování lze odhadnout jeho potenciální smysl a vliv na populaci.

Získané benefity se liší podle toho, zda se jedná o samici, či samce páchající kanibalismus, ale vždy zvyšují fitness a přináší výhody oproti jedincům stejného druhu. Konkrétně například u lvů (*Pantera leo*) a dalších kočkovitých šelem je infanticida reprodukční strategií samců, kdy zabitím mláďete zkrátí mezidobí samice a urychlí nástup estru a následné páření a plození vlastních potomků. U primátů je situace mírně složitější vzhledem ke složitým sociálním vazbám, ale infanticida se hojně vyskytuje například u šimpanzů učenlivých (*Pan troglodytes*) a goril nížinných (*Gorilla beringei beringei*). Kanibalismus ve spojení s etologií primátů je však případem dalších studií a pozorování.

5 Zdroje

- Agrell, J., Wolff, J. O., Ylönen, H. 1998. Counter-strategies to infanticide in mammals: Costs and consequences. *Oikos*. 83. 507–517.
- Ambrosen, T., Petersen, V. E. 1997. The influence of protein level in the diet on cannibalism and quality of plumage of layers. *Poultry Science*. 76. 559-563.
- Amundsen, P. A., Damsgard, B., Arnesen, A. M., Jobling, Z. M., Jorgensen, E. H. 1995. Experimental evidence of cannibalism and prey specialization in Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. *Environmental Biology of Fishes*, 43. 285-293.
- Askew, R. 1971. *Parasitic Insects*. American Elsevier. NY. 820 s. ISBN: 978-0444196293.
- Badescu, I., Wikberg, E.C., MacDonald, L. J., Fox, S. A., Vayro, J. V., Crotty, A., Sicotte, P. 2016. Infanticide pressure accelerates infant development in a wild primate. *Animal Behaviour*. 14. 231-239.
- Balme, G. A., Hunter, L. T. B. 2013. Why leopards commit infanticide. Elsevier Ltd. 86. 791-799.
- Basyuni, S., Quinnell, T. 2017. Autocannibalism induced by obstructive sleep apnea. *Sleep Medicine*. 37. 72-73.
- Beaudrot L. H., Kahlenberg S. M. 2009. Why male orangutans do not kill infants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 63. 1549-1562.
- Benson, J. F., Patterson, B. R. 2013. Inter-specific territoriality in a *Canis* hybrid zone: spatial segregation between wolves, coyotes, and hybrids. *Oecologia*. 173. 1539-1550.
- Bishop, A. M., Onoufriou, J., Moss, S., Pomeroy, P. P., Twiss, S. D. 2016. Cannibalism by a Male Grey Seal (*Halichoerus grypus*) in the North Sea. *Aquatic Mammals*. 42 (2). 137-143.

- Blumstein, D. T. 2000. The evolution of infanticide in rodents: a comparative analysis. In: van Schaik, C. P., Janson, C. H. (ed.). *Infanticide by males and its implications*. Cambridge University Press, Cambridge, s. 178-197.
- Bruce, H. M. 1959. An Exteroceptive Block to Pregnancy in the Mouse. *Nature*. 184 (4680). 105.
- Buckley, D., Alcobendas, M., García-París, M., Wake, M. H. 2007. Heterochrony, cannibalism, and the evolution of viviparity in *Salamandra salamandra*. *EVOLUTION & DEVELOPMENT*. 9 (1). 105-115.
- Caley J., Boutin S. 1985. Infanticide in wild populations of *Ondatra zibethicus* and *Microtus pennsylvanicus*. *Animal Behaviour*. 33. 1036–1037.
- Cäsar, C., Franco, E. S., Soares, G. D. N., Young, R. J. 2007. Observed case of maternal infanticide in wild group of black-fronted titi monkeys (*Callicebus nigrifrons*). Springer Tokyo. 49. 143-145.
- Coyle, C. W., Hulse, K. E., Wisner, K. I., Driscoll, K. E., Clark, C. T. 2015. Placentophagy: therapeutic miracle or myth?. *Arch Womens Ment Health*. 18. 673-680.
- Dagg, A. I. 1999. Infanticide by Male Lions Hypothesis: A Fallacy Influencing Research into Human Behavior. *American Anthropologist*. 100 (4). 940-950.
- Davies, N. B., Krebs, J. R., West, S. A. 2012. *An Introduction to Behavioral Ecology*. Willey-Blackwell. Oxford. 520 s. ISBN: 978-1-405-11416-5.
- Davoli, F., Cozzo, M., Angeli, F., Groff, C., Randi, E. 2018. Infanticide in brown bear: a case-study in the Italian Alps – Genetic identification of perpetrator and implications in small populations. *Nature Conservation*. 25. 55-75.
- Derocher, A. E., Wiig, Ø. 1999. Infanticide and Cannibalism of Juvenile Polar Bears (*Ursus maritimus*) in Svalbard. *Arctic*. 52. 307-310.

- Ebensperger, L. A. 1998. Strategies and counterstrategies to infanticide in mammals. *Biological Reviews*. 73. 321-346.
- Eccard, J. A., Rell, D., Folkertsma, R., Schirmer, A. 2018. The scent of infanticide risk? Behavioural allocation to current and future reproduction in response to mating opportunity and familiarity with intruder. *Behavioural Ecology and Sociobiology*. 72. 175.
- Elgar, M. A., Crespi, B. J. 1992. *Cannibalism: Ecology and Evolution among Diverse Taxa*. Oxford Science Publications. Oxford. 361 s. ISBN: 978-0198546504.
- Fisher, A. M., Cornell, S. J., Holwell, G. I., Price, T. A. R. 2018. Sexual cannibalism and population viability. *Ecology and Evolution* 8. 6663-6670.
- Fowler, A., Hohmann, G. 2010. Cannibalism in Wild Bonobos (*Pan paniscus*) at Lui Kotale. *American Journal of Primatology*. 72. 509-514.
- Fox, L. R. 1975. Cannibalism in natural populations. *Annual Review of Ecology*. 6. 87-106.
- Galentine, S. P., Swift, P. K. 2007. Intraspecific killing among mountain lions (*Puma concolor*). *The Southwestern Naturalist*. 52 (1). 161-164.
- Gilmore, R. G., Dodrill, J. V., Linley, P. A. 1982. Reproduction and embryonic development of sand tiger shark, *Odontaspis taurus* (rafinesque). *Fishery bulletin*. 81 (2). 201-225.
- Gliwitz, Z. M., Rowan, M. G. 1984. Survival of *Cyclops abyssorum taticus* (Copepoda, Crustacea) in alpine lakes stocked with planktivorous fish. *Limnology and Oceanography*. 29 (6). 1290-1299.
- Harano, T., Kutsukake, N. 2018. The evolution of male infanticide in relation to sexual selection in mammalian carnivores. *Evolutionary Ecology*. 32. 1-8.
- Healy, K., Guillerme, K., Finlay, S., Kane, A., Kelly, S. B. A., McClean, D., Kelly, D. J., Donohue, I., Jackson, L. J., Cooper, N. 2014. Ecology and mode-of-life explain lifespan variation in birds and mammals. *Royal Society Publishing*. 281. 1-7.

- Holmes, W. G. 1977. Cannibalism in the arctic ground squirrel (*Spermophilus parryii*). *Journal of Mammalogy*. 58. 437-38.
- Hrdy, S. B. 1979. Infanticide among Animals: A Review, Classification, and Examination of the Implications for the Reproductive Strategies. *Ethology and Sociobiology*. 1. 13-40.
- Chapman, D. D., Wintner, S. P., Abercrombie, D. L., Ashe, J., Bernard, A. M., Shivji, M. S., Feldheim, K. A. 2013. The behavioural and genetic mating system of the sand tiger shark, *Carcharias taurus*, an intrauterine cannibal. *Biol Lett*. 9. 34-38.
- Karamanlidis, A. A., Beecham, J. J., Chatziioannou, Ch., Hernando, M. de G., Grivas, K., Krambokoukis, L., Papakostas, G. 2015. Intraspecific predation on a subadult brown bear in Greece. *Ursus*. 26 (1). 7-10.
- Kittler, K., Dietzel, S. 2016. Female infanticide and female-directed lethal targeted aggression in a group of ring-tailed lemurs (*Lemur catta*). *Primate Biology*. 3. 41-46.
- Klug, H., Lindström, K., St.Mary, C. M. 2006. Parents benefit from eating offspring: Density – dependent egg survivorship compensates for fillial cannibalism. *Evolution*. 60 (10). 2087-2095.
- Knörnschild, M., Ueberschaer, K., Helbig, M., Kalko, E. K. V. 2011. Sexually Selected Infanticide in a Polygynous Bat. *PloS ONE*. 6 (9). 1-8.
- Korpela, K., Sundell, J., Ylönen, H. 2010. Density dependence of infanticide and recognition of pup sex in male bank voles. *Behaviour*. 147. 871-881.
- Lukas, D., Huchard, E. 2014. The evolution of infanticide by males in mammalian societies. *Science*. 346. 841–844.
- Lyon, J. E., Pandit, S. A., van Schaik, C. P., Pradhan, G. R. 2011. Mating strategies in primates: A game theoretical approach to infanticide. *Journal of Theoretical Biology*. 274. 103-108.

- Mayntz, D., Toft, S. 2006. Nutritional value of cannibalism and the role of starvation and Nutrient Imbalance for Cannibalistic Tendencies in Generalist Predator. *Journal of Animal Ecology*. 75 (1). 288-297.
- Mathur, R. 2007. *Animal Behaviour*. Global Media. 287 s. ISBN: 9788171337473.
- Nishimura, K., Isoda, Y. 2004. Evolution of cannibalism: referring to costs of cannibalism. *Journal of Theoretical Biology*. 226. 291-300.
- Opie, Ch., Atkinson, Q. D., Dunbar, R. I. M., Shultz, S. 2013. Male infanticide leads to social monogamy in primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 110 (33). 13328-13332.
- Palombit, R. A. 2015. Infanticide as Sexual Conflict: Coevolution of Male Strategies and Female Counterstrategies. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*. 7. 1-29.
- Pereira, L. S., Agostinho, A. A., Winemiller, K. O. 2017. Revisiting cannibalism in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 27. 499-513.
- Perry, J. C., Roitberg, B. D. 2006. Trophic egg laying: hypotheses and tests. *Oikos*. 112 (3). 706-714.
- Pfennig, D. W. 2000. Effect of predator-prey phylogenetic similarity on the fitness consequences of predation: a trade-off between nutrition and disease?. *American Naturalist*. 155. 335-345.
- Polis, G. A. 1981. The evolution and dynamics of intraspecific predation. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 12. 225-251.
- Pruitt, J. N., Berning, A. W., Cusack, B., Shearer, A. M., McGuirk, M., Coleman, A., Eng, R. Y., Armagost, F., Sweeney, K., Singh, N. 2014. Precopulatory Sexual Cannibalism Causes Increase Egg Case Production, Hatching Success, and Female Attractiveness to Males. *Ethology*. 120. 453-462.

- Pusey, A. E., Packer, C. 1994. Infanticide in lions: consequences and counterstrategies. In: Parmigiani, S, vom Saal, F. (ed.). Infanticide and parental care. Harwood Academic Publishers, s. 277–299.
- Robbins, A. M., Gray, M., Basabose, A., Uwingeli, P., Mburanumwe, I., Kagoda, E., Robbins, M. M. 2013. Impact of Male Infanticide on the Social Structure of Mountain Gorillas. PLoS ONE. 8 (11). 1-10.
- Rudolf, V. H. W. 2008. The Impact of Cannibalism in the Prey on Predator-Prey Systems. Ecology. 89. 3116-3127.
- Ryazanov, S. D., Kirillova, A. D., Laskina, N. B., Burkanov, V. N. 2018. Infanticide and cannibalism in Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*). Marine Mammal Science. 34 (1). 200-207.
- Saffray, D., Madec, I., Lafont, C., Gabarrou, J. F., Pageat, P. 2005. Behavioral Description of Cannibalism in Fattening Pig Production. In: Mills, D., Levine, E., Landsberg, G., Horwitz, D., Duxbury, M., Mertens, P., Meyer K., Huntley, L. S., Reich, M., Willard, J. (ed.). Current Issues and Research in Veterinary Behavioral Medicine. Purdue University. United States of America. 283-285. ISBN: 987-1-55753-409-5.
- Sakamaki, T., Itoh, N. 2001. An Attempted Within-group Infanticide in Wild Chimpanzees. Primates. 42 (4). 359-366.
- Schutt, B. 2017. Cannibalism: A Perfectly Natural History. Algonquin. North Carolina. 352 s. ISBN: 9781616204624.
- Schwartz, S., Wagner, W. E., Hebets, E. I. 2014. Obligate male death and sexual cannibalism in dark fishing spiders. Animal Behaviour, 93. 151-156.
- Singh, R., Nigam, P., Qureshi, Q., Sankar, K., Krausman, P. R., Goyal, S. P. 2014. Strategy of female tigers to avoid infanticide. Current Science. 107 (9). 1595-1597.

- Sommer, V. 1994. Infanticide among the langurs of Jodhpur: testing the sexual selection hypothesis with a long-term record. In: Parmigiani, S., Vom Sall, F. S. (ed.). Infanticide and parental care. NY: Routledge. New York. 155–198. ISBN: 867-8-43456-648-7.
- Stanford, C. B. 1998. The Social Behavior of Chimpanzees and Bonobos. *Current Anthropology*. 39 (4). 399-420.
- Taber, S. W., Fleenor. 2005. Invertebrates of Central Texas Wetlands. Texas. 328 s. ISBN: 0896725421.
- Thompson, F. J., Marshall, H. H., Vitikainen, E. I. K., Cant, M. A. 2017. Causes and consequences of intergroup conflict in cooperative banded mongooses. *Animal Behaviour*. 126. 31-40.
- Tokuyama, N., Moore, D. L., Graham, K. E., Lokasola, A., Feruichi, T. 2017. Cases of maternal cannibalism in wild bonobos (*Pan paniscus*) from two different field sites, Wamba and Kokolopori, Democratic Republic of the Congo. *Primates*. 58. 7-12.
- van Schaik, C. P., Dunbar, R. I. M. 1990. The evolution of monogamy in large primates: A new hypothesis and some crucial tests. *Behaviour*. 115. 30–62.
- van Schaik, C. P. 2000. Vulnerability to infanticide by males: Patterns among mammals. In: van Schaik, C. P., Janson, C. H. (ed.). Infanticide by males and its implications. 61–71. Cambridge University Press, Cambridge. ISBN: 0521651190.
- Von Rohr, C. R., Burkart, J. M., van Schaik, C. P. 2011. Evolutionary precursors of social norms in chimpanzees: a new approach. *Biology & Philosophy*. 26. 1-30.
- Walker, L. A., Holwell, G. I. 2016. Sexual cannibalism in a facultative parthenogen: the springbok mantis (*Miomantis caffra*). *Behavioural Ecology*. 27 (3). 851-856.
- White, P. A. 2005. Maternal rank is not correlated with cub survival in the spotted hyena, *Crocuta crocuta*. *Behavioural Ecology*. 33. 606-613.

- Wilson, E. O. 1971. *The Insect Societies*. Harvard University Press. Cambridge. 548 s. ISBN: 0674454952.
- Wolff, J., Cicirello, D. M. 1991. Comparative paternal and infanticidal behavior of white-footed mice (*Peromyscus leucopus noveboracensis*) and deermice (*P. maniculatus nubiterrae*). *Behavioral Ecology*. 2. 38–45.
- Wolff, J., Sherman, P. W. 2007. *Rodents societies: An ecological and evolutionary perspective*. University of Chicago Press. Chicago. 610 s. ISBN: 978-0-226-90537-2.
- Yao, H., Yu, H., Yang, B., Yang, W., Xu, H., Grueter, C. C., Li, M., Xiang, Z. 2016. Male Infanticide in the Golden Snub-Nosed Monkey (*Rhinopithecus roxellana*), a Seasonally Breeding Primate. *International Journal of Primatology*. 37. 175-184.
- Ylönen, H., Koskela, E., Mappes, T. 1997. Infanticide in the bank vole (*Clethrionomys glareolus*): Occurrence and the effect of familiarity on female infanticide. *Annales Zoologici Fennici*. 34: 259–266.
- Zafar, T., Naik, A. Q., Shrivastava, V. K. 2018. Effect of cold stress on infanticide by female Swiss albino mice *Mus musculus*: a pilot study. *Journal of Animal Science and Technology*. 60 (7). 45-50.
- Zhao, Q., Borries, C., Pan, W. 2011. Male takeover, infanticide, and female countertactics in white-headed leaf monkeys (*Trachypithecus leucocephalus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 65. 1535-1547.
- Zipple, M. N., Grady, J. H., Gordon, J. B., Chow, L. D., Archie, E. A., Altmann, J., Alberts, S. C. 2016. Conditional fetal and infant killing by male baboons. *Proceedings of the Royal Society*. 284-296.