

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

FAKULTA AGROBIOLOGIE, POTRAVINOVÝCH A PŘÍRODNÍCH ZDROJŮ

KATEDRA OBECNÉ ZOOTECHNIKY A ETOLOGIE



Maskulinizace samic hyeny skvrnité *Crocuta crocuta*

Bakalářská práce

Autor práce: Barbora Svobodová

Obor studia: ABPSKS

Vedoucí práce: Ing. Renata Masopustová, Ph.D.

© 2017 ČZU v Praze

PROHLÁŠENÍ:

Prohlašuji, že jsem svou diplomovou práci „**Maskulinizace samic hyeny skvrnité *Crocuta crocuta***“ vypracovala samostatně pod vedením vedoucího diplomové práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce.

V Praze dne:

Barbora Svobodová

PODĚKOVÁNÍ:

Ráda bych poděkovala vedoucí své bakalářské práce Ing. Renatě Masopustové, Ph.D. za odborné vedení, za pomoc a rady při zpracování této práce. Dále děkuji své rodině a přátelům, za pomoc a psychickou podporu, kterou mi poskytli při psaní bakalářské práce.

Maskulinizace samic hyeny skvrnité *Crocuta crocuta*

SOUHRN

Tato bakalářská práce se zabývá problematikou maskulinizace hyeny skvrnité *Crocuta crocuta* a zvláštnostmi s ní spojenými.

Samice hyeny skvrnité jsou jediné z čeledi Hyaenidae, které mají mimořádně maskulinizované zevní pohlavní orgány, avšak bylo zjištěno, že také hyena žíhaná *Hyaena hyaena* má k maskulinizaci hyeny skvrnité blízko, protože během dospívání jsou vnější pohlavní orgány samice téměř nerozeznatelné od samčích. Hned po narození a v dospělosti mají pohlavní orgány hyeny žíhané běžný vzhled. Z čehož lze tedy usuzovat, že samice hyeny skvrnité jsou jediné z čeledi Hyaenidae, které mají maskulinizované genitálie po celou délku života.

Další zajímavostí je, že vývoj maskulinních znaků u samice hyeny skvrnité v prenatalním stádiu, není způsobený androgeny, které ale mohou ovlivnit stavbu pseudo-penisu. Stále není zcela jasné, co přesně způsobuje maskulinizaci v prenatalním období.

Hyeny skvrnité žijí v klanech, což jsou fission-fusion společenství a mohou čítat až 90 členů. Samice hyeny skvrnité, zůstávají ve svých rodných klanech a samci často migrují do klanů jiných. Může se však stát, že samec zůstává ve svém rodném klanu kvůli postavení, ale dále se v něm nemůže rozmnožovat.

Samec i samice dosahují pohlavní dospělosti okolo 24 měsíců věku, ale u samice dochází k první březosti až kolem třetího roku života. Pro samce je důležité si se samicí budovat dobré vztahy, z toho důvodu, že je ke kopulaci potřeba plná spolupráce dominantní samice. K budování vztahů slouží různé namlouvací rituály.

Říje samice hyeny skvrnité je nepravidelná, protože se délka anestru může lišit. Délka anestru může trvat od dvou týdnů až do tří měsíců. Důvod pro rozdílnou délku anestru zatím není známý.

Porod je velice složitý a v lidské péči dochází až k 60 % úmrtnosti mláďat, důsledkem nedostatečného zásobování kyslíkem, protože pupeční šňůra je kratší než porodní cesty. Pokud se tedy placenta neoddělí od dělohy včas, může dojít k udušení mláďete v porodních cestách. Dalším

důvodem vysoké úmrtnosti mláďat je sourozenecká rivalita, ke které dochází i přes různé obranné strategie ze strany matky.

KLÍČOVÁ SLOVA: hyena skvrnitá, *Crocuta crocuta*, maskulinizace, sociální chování, biologie, *peniform clitoris*;

Masculinization in female spotted hyaena *Crocuta crocuta*

SUMMARY

This thesis deals with the masculinization spotted hyenas *Crocuta crocuta* and those traits associated with it.

Female spotted hyenas are only one of the family Hyaenidae that have extremely masculinized external genital organs, but it was found that the striped hyena *Hyaena hyaena* also has masculinization close to spotted hyenas, because during adolescence, the external female genitalia is almost indistinguishable from the male. Immediately after birth, and as adults, have genital striped hyena normal appearance. Of which can therefore be concluded that female spotted hyenas are one of the family Hyaenidae that have masculinized genitals throughout their lifespan.

Another interesting fact is that the development of masculine characteristics in female spotted hyenas in the prenatal stage, is not caused by androgens, but which may affect the construction of a pseudo-penis. It is still not clear exactly what causes masculinization in the prenatal period.

Spotted hyenas live in clans, which are a fission-fusion society and may number as many as 90 members. Female spotted hyenas remain in their native clans, while males often migrate to other clans. However, it may happen that the male remains in his native clan for the good hierarchy position, but beyond this it can not reproduce.

Male and females reach sexual maturity around the age of 24 months, but a female's first pregnancy cannot/does not occur until about the third year of life. For males, it is important to the female to build a good relationship, because for copulation there is the need for full cooperation of the dominant female. The building of relationships serve a variety of courtship rituals.

Estrus in the female spotted hyena is irregular because the length of anoestrus may vary. The length of anoestrus can take anywhere from two weeks to three months. The reason for the different lengths of anoestrus is not yet known.

Birth is very complex and human care in a up to 60 % pup mortality, due to an insufficient supply of oxygen, because the cord is shorter than the birth canal. Therefore, if the placenta

separates from the uterus in time, this may cause the pup can choke in the birth canal. Another reason for high pup mortality is sibling rivalry, which occurs despite the various defense strategies taken by the mother.

KEYWORDS: spotted hyaena, *Crocuta crocuta*, masculinization, social behavior, biology, *peniform clitoris*;

OBSAH

1	ÚVOD	1
2	CÍLE PRÁCE	2
3	LITERÁRNÍ PŘEHLED	3
3.1	STRUČNÁ FYLOGENEZE HYEN	3
3.2	STRUČNÁ TAXONOMIE HYEN	4
3.3	ANATOMIE POHLAVNÍHO ÚSTROJÍ HYENY SKVRNITÉ.....	5
3.3.1	Rozdíly v urogenitálním systému hyeny skvrnité a ostatních zástupců čeledi Hyaenidae	5
3.3.2	Anatomie pohlavního ústrojí samce.....	5
3.3.3	Anatomie pohlavního ústrojí samice	7
3.4	FYZIOLOGIE SAMICE HYENY SKVRNITÉ	10
3.4.1	Hormony způsobující maskulinizaci.....	10
3.5	ETOLOGIE HYENY SKVRNITÉ	13
3.5.1	Sociální struktura	13
3.5.2	Komunikace mezi hyenami skvrnitými	16
3.6	ROZMNOŽOVÁNÍ HYENY SKVRNITÉ.....	18
3.6.1	Sexuální chování samců.....	18
3.6.2	Sexuální chování samic.....	19
4	DISKUZE	24
4.1	DISKUZE K ANATOMII HYENY SKVRNITÉ	24
4.2	DISKUZE K FYZIOLOGII HYENY SKVRNITÉ	24
4.3	DISKUZE K ETOLOGII HYENY SKVRNITÉ	24
4.4	DISKUZE K ROZMNOŽOVÁNÍ HYENY SKVRNITÉ	25

5	ZÁVĚR.....	27
6	SEZNAM LITERATURY	29
7	PŘÍLOHY	34

SEZNAM OBRÁZKŮ

Obrázek č. 1: Žalud samce hyeny skvrnité s drobnými ostny (Zdroj: Matthews, 1939).....	6
Obrázek č. 2: Žaludy klitorisu a penisu (Zdroj: Neaves et al., 1980).....	7
Obrázek č. 3: Vnější pohlavní ústrojí samice hyeny skvrnité (Zdroj: Cunha et al., 2003).....	8
Obrázek č. 4: Pohlavní ústrojí samice hyeny skvrnité (Zdroj: Cunha et al. 2003).....	9
Obrázek č. 5: Androstendion (Zdroj: http://www.sigmaaldrich.com).....	11
Obrázek č. 6: Testosteron (Zdroj: http://www.sigmaaldrich.com).....	12
Obrázek č. 7: Dihydrotestosteron (Zdroj: http://www.sigmaaldrich.com).....	12
Obrázek č. 8: Hierarchie (Zdroj: Barbora Svobodová, 2017).....	14
Obrázek č. 9: Hierarchie (Zdroj: Holekamp et al., 2012).....	15
Obrázek č. 10: Rituální pozdrav (Zdroj: http://kuyimba.com/).....	16
Obrázek č. 11: Reprodukční cyklus samice hyeny skvrnité (Zdroj: Matthews, 1939).....	20
Obrázek č. 12: Kopulace hyeny skvrnité (zdroj: www.eTravelPhotos.com).....	21
Obrázek č. 13: Plody v různých fázích prenatálního vývoje (Zdroj: Cunha et al., 2003).....	22
Obrázek č. 14: Hyena skvrnitá s mláďaty (Zdroj: http://www.holekamplab.org).....	23

SEZNAM TABULEK

Tabulka 1: Produkce androgenů u samic (Zdroj: Weiss, 2010).....	11
---	----

1 ÚVOD

Hyeny skvrnité jsou jedny z mála savců, u kterých mají samice maskulinizované vnější pohlavní orgány. Samice mají takzvaný pseudo-penis, který vznikl z klitorisu a slouží jako vývod pohlavních orgánů i močové trubice. Ovšem za maskulinizací vnějších pohlavních orgánů se skrývá daleko víc než jen viditelné anatomické změny.

Maskulinizace ovlivňuje většinu života hyeny skvrnité. Společně s anatomickými a fyziologickými zvláštnostmi, přichází i zvláštnosti etologické. Samice hyeny skvrnité jsou dominantní nad samci, čímž vzniká speciální sociální struktura a složitá hierarchie, od čehož se odvíjí i specifické namlouvací rituály a zvláštnosti ohledně kopulace.

V lidské péči i ve volné přírodě dochází kvůli maskulinizaci k vysoké úmrtnosti hyen. Porod hyeny skvrnité je složitý, protože samice musí rodit přes pseudo-penis. Porod je nejhorší pro prvorodičky a mnoho z nich jej ani nepřežije. Následující porody již nejsou pro matky tak obtížné. Vysoká úmrtnost mláďat při porodu je způsobená nedostatečným zásobováním kyslíkem, z důvodu dlouhých porodních cest. V novorozeneckém věku je také častá úmrtnost, především kvůli sourozenecké rivalitě.

2 CÍLE PRÁCE

Hlavním cílem bakalářské práce je shromáždit informace ohledně maskulinizace samic hyeny skvrnité, se zaměřením na zvláštnosti spojené s maskulinizací v sociálním chování, na rozmnožování a odchov mláďat nejen v lidské péči, ale také ve volné přírodě. Právě maskulinizace samic totiž znesnadňuje chov v zoologických zahradách a velká úmrtnost jedinců je pozorována i ve volné přírodě.

Práce se zaměří na maskulinizaci hyeny skvrnité z anatomického a fyziologického hlediska – jak se maskulinizace projevuje, jaké hormony způsobují tvorbu maskulinních znaků a jaké jsou rozdílnosti ve srovnání s ostatními druhy z čeledi Hyaenidae.

3 LITERÁRNÍ PŘEHLED

3.1 STRUČNÁ FYLOGENEZE HYEN

Hyeny patří do řádu šelem Carnivora, které na naší planetě vznikly pravděpodobně během paleocenní radiace, vedle masožravců Creodonta. Obě skupiny se nepochybně vyvinuly z hmyzožravých předků (Fejfar, 2005). Rané šelmy byly menší než většina zástupců z řádu Creodonta a také se lišily svou denticí, která je hlavním diagnostickým znakem tohoto řádu (Valkenburgh et al., 2010).

Čeď Hyaenidae se nejspíše vyvinula z čeledi Viverravidae (Turner et al., 2008). Je však nejisté, který rod hyen se vyvinul jako první. Turner et al. (2008) tvrdí, že jeden z prvních rodů je rod *Protictitherium*. Ale podle Ferretti (2007) to byl rod *Plioviverrops*. Tyto první hyeny, byly nejčastěji insektivorní nebo omnivorní, později se u některých z nich vytvořila schopnost drtit kosti, důsledkem změny dentice (Barycka, 2007).

Největší rozmach hyenovitých byl v pozdním miocénu, který měl však rychlý úpadek a v pleistocénu zůstalo pouze pět rodů: *Crocota*, *Pachycrocota*, *Hyaena*, *Euryboas* a *Chasmaphoretas* (Barycka, 2007) V období pleistocénu žil na území Eurasie i předchůdce, či blízký příbuzný hyeny skvrnitě. Většina autorů tvrdí, že to byl poddruh hyeny skvrnitě *Crocota crocuta spelaea*, ale někteří jej označují za samostatný druh *Crocota spelaea*. Jeho vyhynutí je datováno přibližně mezi 20 000 a 10 000 let př. n. l. (Hofreiter et al., 2004). Nyní hyena skvrnitá *Crocota crocuta* žije pouze v subsaharské části Afriky (viz příloha č.1).

V současnosti jsou známí pouze čtyři zástupci hyen rozdělených do tří rodů a dvou podčeledí. Jsou to hyena žíhaná *Hyaena hyaena*, hyena čabráková *Hyaena brunnea*, hyena skvrnitá *Crocota crocuta*, kteří se řadí do podčeledi hyenovití Hyaeninae a hyenka hřivnatá *Proteles cristata*, což je jediný zástupce podčeledi hyenkovití Protelidae. (Wilson a Reeder, 2005)

3.2 STRUČNÁ TAXONOMIE HYEN

Taxonomie dle Wilson a Reeder (2005)

Říše:	Živočichové	Animalia	Linnaeus, 1758
Kmen:	Strunatci	Chordata	Bateson, 1885
Podkmen:	Obratlovci	Vertebrata	Cuvier, 1812
Nadtřída:	Čelistnatci	Gnathostomata	Zittel, 1879
Třída:	Savci	Mammalia	Linnaeus, 1758
Podtřída:	Živorodí	Theria	Parker a Haswell, 1897
Infrařád:	Placentálové	Eutheria	Huxley, 1880
Řád:	Šelmy	Carnivora	Bowdich, 1821
Podřád:	Kočkotvární	Feliformia	Kretzoi, 1945
Čeleď:	hyenovití	Hyaenidae	Gray, 1821
Podčeleď:	hyeny	Hyaeninae	Gray, 1821
Rod:	hyena	<i>Crocota</i>	Kaup, 1828
Druh:	hyena skvrnitá	<i>Crocota crocuta</i>	Erxleben, 1777
Rod:	hyena	<i>Hyaena</i>	Brisson, 1762
Druh:	hyena žíhaná	<i>Hyaena hyaena</i>	Linnaeus, 1758
Druh:	hyena čabráková	<i>Hyaena brunnea</i>	Thunberg, 1820
Podčeleď:	hyenky	Protelidae	Flower, 1869
Rod:	hyenka	<i>Proteles</i>	I. Geoffroy Saint-Hilaire, 1824
Druh:	hyenka hřivnatá	<i>Proteles cristata</i>	Sparrman, 1783

3.3 ANATOMIE POHLAVNÍHO ÚSTROJÍ HYENY SKVRNITÉ

3.3.1 ROZDÍLY V UROGENITÁLNÍM SYSTÉMU HYENY SKVRNITÉ A OSTATNÍCH ZÁSTUPCŮ ČELEDI HYAENIDAE

Je známo pouze 9 druhů samic savců, které mají tzv. maskulinizované pohlavní ústrojí po celou dobu svého života. U šelem jsou to pouze dva druhy – hyena skvrnitá *Crocuta crocuta* a fosa *Cryptoprocta ferox* (Hawkins et al. 2002). Fosa se stejně jako hyeny řadí mezi kočkovitárné šelmy, ale spadá do čeledi pucholové madagaskarští Eupleridae (Wilson a Reeder, 2005). Je endemitem Madagaskaru.

Place a Glickman (2004) a Glickman et al. (2006) uvádějí, že samice hyeny skvrnité jsou jediné z čeledi Hyaenidae, které mají mimořádně maskulinizované zevní pohlavní orgány, avšak Wagner et al. (2007) zjistili, že také hyena žíhaná *Hyaena hyaena* má k maskulinizaci hyeny skvrnité blízko, protože během dospívání jsou vnější pohlavní orgány samice téměř nerozeznatelné od samčích. Hned po narození a v dospělosti mají pohlavní orgány hyeny žíhané běžný vzhled.

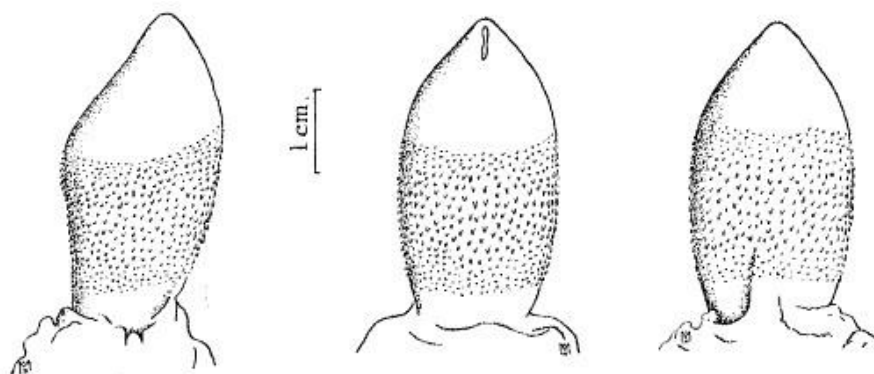
Z výše uvedeného lze tedy usuzovat, že samice hyeny skvrnité jsou jediné z čeledi Hyaenidae, které mají maskulinizované genitálie po celou délku života.

3.3.2 ANATOMIE POHLAVNÍHO ÚSTROJÍ SAMCE

Nejdetailněji popsal pohlavní ústrojí samce hyeny skvrnité Matthews (1939), později byl doplněn některými dalšími autory (Neaves et al., 1980; Cunha et al., 2003; Place a Glickman, 2004).

Kořen penisu samce hyeny skvrnité leží ve vzdálenosti 20 – 28 cm od kořene ocasu, nebo také 15 – 20 cm od řitního otvoru. Volná část je dlouhá 4 – 6.5 cm a široký 2,5 – 3,5 cm (Matthews, 1939). Na rozdíl od samičího pseudo-penisu je samčí penis delší a užší (Neaves et al., 1980), což je dobře pozorovatelné na fotografiích v příloze č.1 a příloze č.2. Kůže je zde černě zbarvená a je na ní zřetelné příčné i podélné vrásky. Na břicho nad penisem je část neosrstěné kůže trojúhelníkového tvaru, jehož vrchol směřuje dopředu. Barva neosrstěné kůže je růžová až šedorůžová (Matthews, 1939).

Žalud penisu je obnažen pouze někdy, většinou jej celý překrývá předkožka (Matthews, 1939). Tvar žaludu je nápadný i tím, že se směrem k vrcholu zužuje. Důvodem této adaptace je fyziologická a morfologická adaptace orgánu uzpůsobeného ke snadnějšímu proniknutí do pohlavních cest samice při páření (Cunha et al., 2003) Ústí močové trubice se nachází na vrcholu žaludu a otvor je veliký přibližně 2 – 3 mm (Matthews, 1939), nemá příliš velkou, nebo možná dokonce žádnou pružnost (Place a Glickman, 2004). Distální část žaludu je hladká, na proximální části je velké množství drobných, dozadu směřujících ostnů. Tyto oblasti jsou od sebe výrazně ohraničené.



Obrázek č. 1: Žalud samce hyeny skvrnité s drobnými ostny (Zdroj: Matthews, 1939)

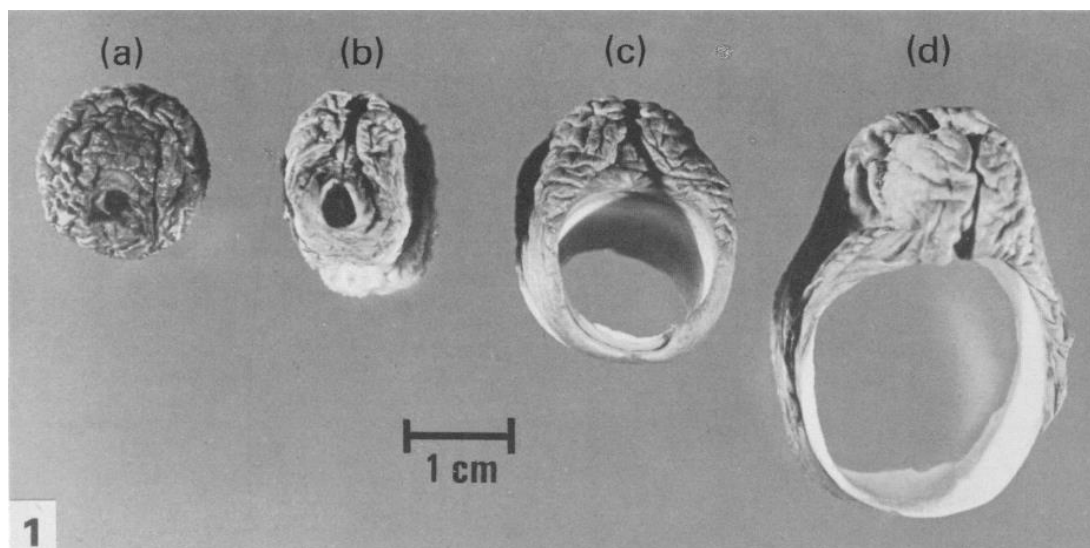
Uvnitř šourku jsou uložena varlata, každé na jedné straně středové linie. Je zde dobře viditelné rozdělení na dvě části, přední, anteriorní část a zadní, posteriorní část. Anteriorní část je hustě porostlá jemnými, světle žlutými až bílými chloupky. Posteriorní část se zdá lysá, barva kůže je černá, ale při bližším pohledu se dá pozorovat, že je opatřena několika roztroušenými chloupky (Matthews, 1939).

3.3.3 ANATOMIE POHLAVNÍHO ÚSTROJÍ SAMICE

3.3.3.1 Vnější pohlavní ústrojí samice

Pohlavní ústrojí samice hyeny skvrnité se liší u samic, které ještě nedosáhli pohlavní dospělosti, u samic, které jsou již dospělé, ale ještě nerodily a u samic, které již rodily (Matthews, 1939). Což je dobře pozorovatelné na obrázku č. 2.

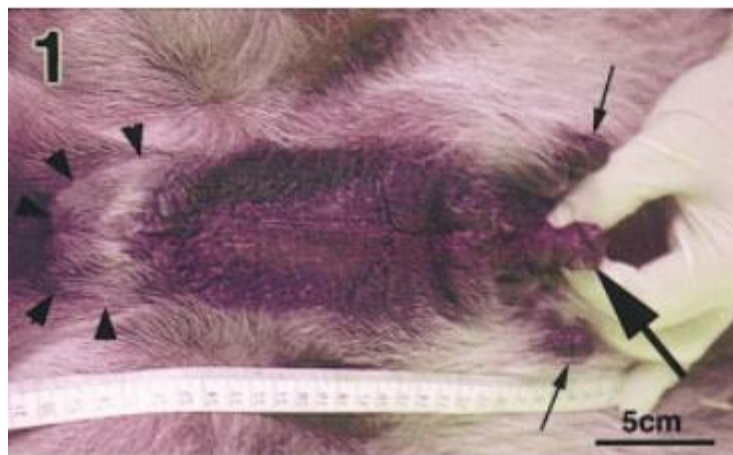
Klitoris samice svým vzhledem i velikostí připomíná samčí penis. Prochází jím urogenitální kanál, který slouží jako společný vývod močové a pohlavní soustavy. Stejně jako samčí penis má i samicí pseudo-penis erektilní schopnost (Cunha et al., 2003). Kořen volné části pseudo-penisu leží ve vzdálenosti 22 – 25 cm od kořene ocasu, nebo také 18 – 20 cm od řitního otvoru. Je přibližně 5 cm dlouhý a 2,5 – 3 cm široký u nedospělých samic. Po porodu může být šířka volné části pseudo-penisu 3,75 – 5,25 cm (Matthews, 1939).



Obrázek č. 2: Žaludy klitorisu a penisu (Zdroj: Neaves et al., 1980)

Na obrázku č. 2 je pohled na čtyři různé žaludy penisu/klitorisu. (a) žalud penisu dospělého samce; (b) Žalud klitorisu nedospělé samice; (c) žalud klitorisu dospělé samice, která ještě neměla potomky; (d) Žalud klitorisu dospělé samice, která již rodila (Neaves et al., 1980).

U samice se mimo pseudo-penisu vyvinul i útvar připomínající samčí šourek, který vznikl spojením stydkých pysků a je vyplněn tukovou tkání (Place a Glickman, 2004).



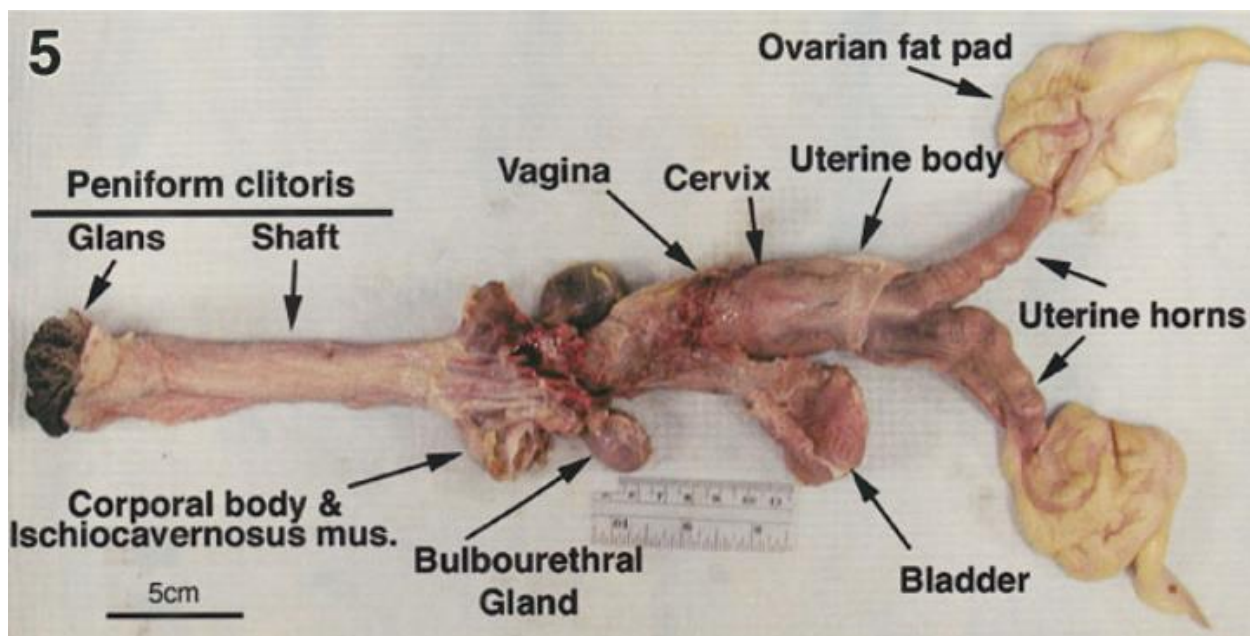
Obrázek č. 3: Vnější pohlavní ústrojí samice hyeny skvrnité (Zdroj: Cunha et al., 2003)

Na obrázku č. 3 je šipkou označený nepravý šourek, velkou šipkou označen žalud klitorisu a malými šipkami označeny bradavky (Cunha et al., 2003)

Další fotografie vnějšího pohlavního ústrojí samice hyeny skvrnité je k nahlédnutí v přílohách (viz příloha č.2) kde je pro porovnání i vnější pohlavní ústrojí samce hyeny skvrnité (viz příloha č.3).

3.3.3.2 Vnitřní pohlavní ústrojí samice

Vnitřní pohlavní ústrojí samice již není tak neobvyklé jako pohlavní ústrojí vnější. Urogenitální kanál pokračuje dále a navazuje na vagínu, kde se nacházejí Bartholiniho žlázy a vývod z močového měchýře. Za vagínou se nachází děložní krček navazující na tělo dělohy, které se dělí na dva děložní rohy, na které navazují vejcovody a vaječníky. (Matthews, 1939; Cunha et al., 2003).



Obrázek č. 4: Pohlavní ústrojí samice hyeny skvrnitě (Zdroj: Cunha et al. 2003)

Na obrázku č. 4 je znázorněn z levé strany jako první maskulinizovaný klitoris (*peniform clitoris*) samice, který se skládá z žaludu (*glans*) a těla (*shaft*). Na kořenu klitorisu se nachází ischio kavernózní sval (*ischiocavernosus mus.*) a Bartholiniho žlázy (*bulbourethral gland*). Dále pohlavní ústrojí pokračuje vagínou (*vagina*), která je ukončena děložním čípkem (*cervix*) a do které ústí močový měchýř (*bladder*). Za děložním čípkem se nachází tělo dělohy (*uterine body*), která přechází do dvou děložních rohů (*uterine horns*), na jejichž koncích se nachází vaječníky obalené tukovým polštářem (*ovarian fat pad*).

3.4 FYZIOLOGIE SAMICE HYENY SKVRNITÉ

3.4.1 HORMONY ZPŮSOBUJÍCÍ MASKULINIZACI

Maskulinizace hyeny skvrnité je ovlivněná hormony již v prenatalním období, proto se mláďata rodí již s maskulinizovanými genitáliemi. Jako první, kdo přišel s myšlenkou, která tvrdí, že za maskulinizaci samic mohou androgeny v prenatalním období, byl Matthews (1939), který ovšem tvrdil, že tyto androgeny pocházejí z vaječníků matky. Tuto teorii později vyvrátili Lindeque a Skinner (1982), kteří porovnávali koncentraci androgenů u matky a u plodu, přičemž zjistili, že koncentrace testosteronu u matky je asi šestkrát nižší než koncentrace testosteronu u plodu. Při měření koncentrace androgenů u plodů, bylo zjištěno, že samčí plod má vyšší množství testosteronu než samičí plod. Autoři dále předpokládali, že hlavním zdrojem androgenů v prenatalním období jedince jsou gonády plodu. Lich et al. (1992) uvádějí, že za nápadnou maskulinizaci samic hyeny skvrnité může alespoň z části vysoká placentární produkce testosteronu nebo dihydrotestosteronu, za což je zodpovědná vysoká koncentrace androstendionu v těle matky, což tvrdí i Yalcinkaya et al. (1993).

Glickman et al. (2006) uvádějí, že maskulinizace genitálií samice hyeny skvrnité je nezávislá na androgenech, pro což mají několik důkazů. První důkaz je, že maskulinizované pohlavní ústrojí je u plodu patrné před tím, než jsou diferenciovány vaječnícíky a nadledvinky. Dalším důkazem je, že maskulinizace klitorisu a tvorba nepravých varlat odolá uměle vpraveným anti-androgenům ve dvanáctém dni březosti samice. Ačkoli anti-androgeny neovlivní celkovou tvorbu maskulinizovaného klitorisu, dochází zde ke změnám v jeho stavbě. Zvětší se šířka a elasticita urogenitálního kanálku a zkrátí se délka klitorisu.

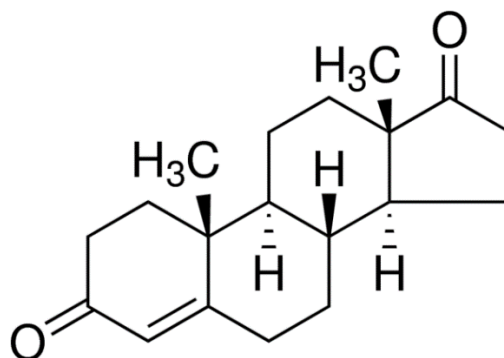
3.4.1.1 Androstendion, testosteron a dihydrotestosteron

Androstendion, testosteron a dihydrotestosteron, jsou androgeny, které dle výše uvedených informací mohou částečně ovlivnit vývoj maskulinních znaků u samice hyeny skvrnité. Androgeny jsou samčí pohlavní hormony, které ovlivňují vývoj samčích pohlavních znaků. Hlavním místem produkce androgenů u samice jsou nadledviny. V ovariích se produkuje přibližně 40 % androgenů (Trojan, 2003).

	Nadledvina	Ovarium	Periferie
Androstendion	50 %	50 %	
Testosteron	25 %	25 %	50 % (z androstendionu)
Dihydrotestosteron			100 % (z testosteronu)

Tabulka 1: Produkce androgenů u samic (Zdroj: Weiss, 2010)

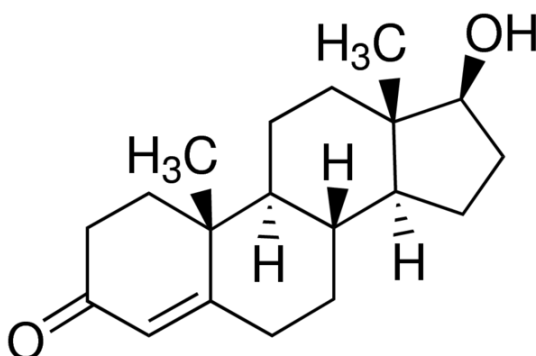
Androstendion má triviální název 4-androsten-3,17-dione. Vzniká v kůře nadledvin a v gonádách. Jeho účinky na organismus jsou slabší než u testosteronu a je schopný ovlivnit pouze druhotné pohlavní znaky. Sumární chemický vzorec androstendionu je $C_{19}H_{26}O_2$ (Graham, 2000). Androstendion patří taktéž mezi aromatizovatelné androgeny, kam patří i testosteron, ale ne dihydrotestosteron. Tyto aromatizovatelné androgeny jsou prekurzory estrogenů a jsou tedy nezbytně nutné pro základní reprodukční funkci samic (Weiss, 2010).



Obrázek č. 5: Androstendion (Zdroj: <http://www.sigmaaldrich.com>)

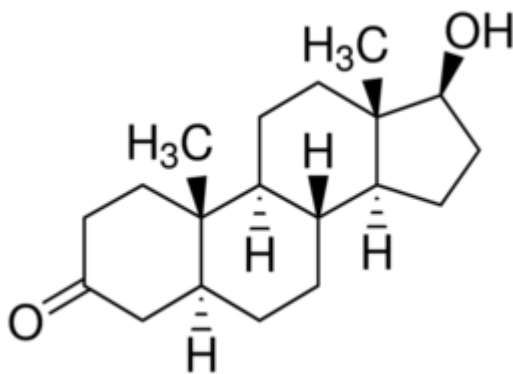
Testosteron je hlavní androgen. Je produkovaný především Leydigovými buňkami varlete. Jeho sumární chemický vzorec je $C_{19}H_{28}O_2$. Testosteron má účinek na samčí pohlavní žlázy a podílí se na embryonálním vývoji samčího fenotypu (Rokyta, 2015). Dále má účinky anabolické,

což má i androstendion, ale testosteron je má podstatně vyšší (Weiss, 2010). Testosteron je prekurzorem estradiolu (Roztočil a Bartoš, 2011).



Obrázek č. 6: Testosteron (Zdroj: <http://www.sigmaaldrich.com>)

Dihydrotestosteron je nejúčinnější androgen, svým účinkem převyšuje testosteron až desetinásobně. Dihydrotestosteron vzniká z testosteronu působením 5 α -reduktázy (Roztočil a Bartoš, 2011). Sumární chemický vzorec dihydrotestosteronu je C₁₉H₃₀O₂.



Obrázek č. 7: Dihydrotestosteron (Zdroj: <http://www.sigmaaldrich.com>)

3.5 ETOLOGIE HYENY SKVRNITÉ

3.5.1 SOCIÁLNÍ STRUKTURA

3.5.1.1 Fission-fusion společenství

Hyeny skvrnité žijí v takzvaných fission-fusion (FF) společenstvích, ve kterých běžně žijí také sloni, kytovci a někteří primáti. FF společenství jsou stabilní společenské jednotky, kde jednotliví členové skupiny žijí většinu života samostatně, nebo jen v malých podskupinách, které nejsou stabilní a členové se často obměňují (Smith et al., 2008). Tento druh společenství je výhodný v tom, že dochází ke snížení střetu zájmů. Nastávají zde, ale i komplikace pro jednotlivé členy, a to především dlouhé odloučení od jiných členů. Po takovémto odloučení se jednotlivci musí vyrovnat s nejistým stavem vztahů (Smith et al., 2011).

Hyeny skvrnité žijí v druhu FF společenství, které se nazývá klan. V jednom klanu může být až 90 jedinců, kteří brání jedno území (Holekamp et al., 2012). Samci po pubertě klan opouštějí a připojují se ke klanu jinému, samice jsou filopatrické a v rodném klanu zůstávají (East a Hofer, 2001). Podskupiny, které se vytvářejí štěpením (fusion), jsou nestabilní a členové v nich se obměňují téměř každou hodinu (Smith et al., 2008). Často se podskupiny tvoří z jedinců, kteří jsou pro sebe navzájem vhodnými společenskými a sexuálními partnery (Szykman et al., 2001).

3.5.1.2 Hierarchie

Klan se skládá z několika jedinců – jsou jimi samice, mláďata a tři „typy“ samců v různém postavení – **samci přistěhovalí centrální, samci přistěhovalí okrajoví a samci natální.**

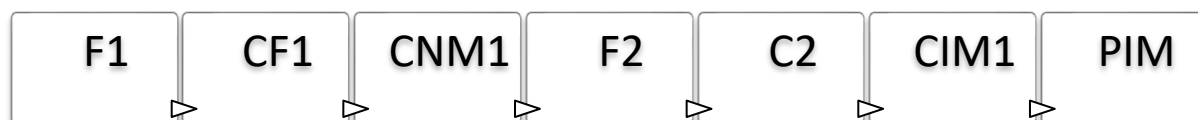
Samci přistěhovalí, centrální jsou samci, kteří se aktivně zajímali o klan a budovali si dobré vztahy se samicemi. Ty je přijaly mezi sebe a samci se stali součástí klanu.

Samci přistěhovalí, okrajoví jsou samci, kteří se snaží mít dobré vztahy se samicemi, ale ještě si je nevybudovali na takové úrovni, aby se stali stálými členy klanu (Henschel, 1987).

Natální samci, kteří neopustili svůj rodný klan, tvoří 20 % z celkové populace dospělých samců, ale přesto zplodí jen 3 % z celkového počtu mláďat, zatímco nepůvodní samci zplodí 97 % z celkového počtu mláďat. Tato reprodukční výhoda nepůvodních samců je kompenzována

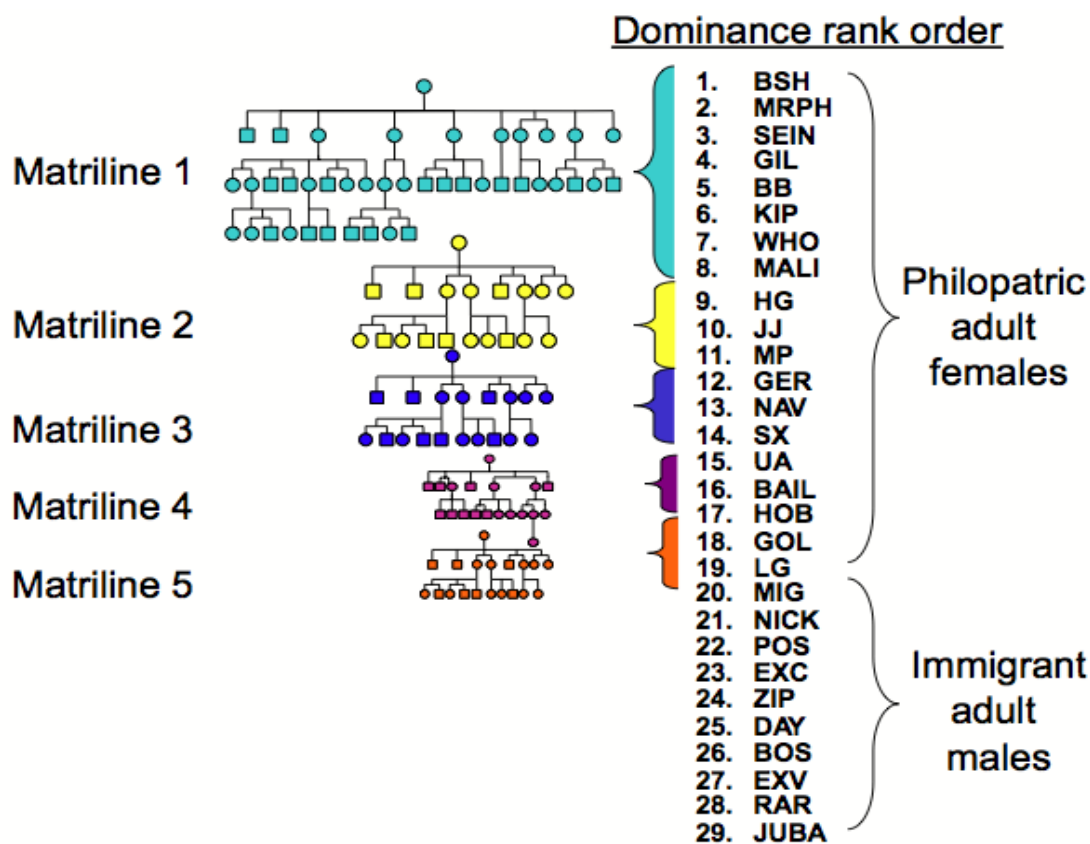
skutečností, že jsou na hierarchickém žebříčku níže než jakýkoliv dospělý, natální samec (Engh et al., 2002).

Často se rozlišuje hierarchie samic s natálními samci a hierarchie přistěhovaleckých samců (Smith et al., 2008). Samice jsou v hierarchickém žebříčku postaveny nad veškeré přistěhované samce. Natální samci i samice získávají místo v hierarchii podle postavení jejich matky (viz obrázek č. 8). Postavení přistěhovaných samců je dáno časem, kdy se přidali ke klanu. Sociální postavení se mění pouze příchodem či odchodem (úhynem) jiného samce (East a Hofer, 2001).



Obrázek č. 8: Hierarchie (Zdroj: Barbora Svobodová, 2017)

Na obrázku č. 8 je zobrazené zjednodušené schéma hierarchického žebříčku. F1 – Samice s nejvyšším postavením, CF1 – je samičí potomek samice F1, CNM1 – je samčí potomek samice F1, F2 – je samice s nižším postavením na hierarchickém žebříčku, než je postavení samice F1, C2 – potomek samice F2, CIM1 – centrální nepůvodní samec, PIM – okrajový (periferní) nepůvodní samec.



Obrázek č. 9: Hierarchie (Zdroj: Holekamp et al., 2012)

Na obrázku č. 9 je vyobrazeno uspořádání jednoho klanu i s velikostí jednotlivých mateřských linií, které se se snižujícím postavením v hierarchickém žebříčku zmenšují. Mateřské linie jsou od sebe odděleny barevně, světle modrá mateřská linie neboli mateřská linie označená číslem 1 obsahuje osm samic s nejvyšším postavením v klanu. Následuje mateřská linie s číslem 2, označená žlutou barvou, která má již podstatně méně samic, stejně jako ostatní mateřské linie. Se snižujícím se postavením samic se snižuje i velikost dané matriline, důvodem k větším mateřským liniím na vyšších pozicích v hierarchii je, že vysoce postavené samice mají lepší přístup k potravě, a proto jsou i jejich potomci silnější a schopni se dříve rozmnožovat (Engh et al., 2000). Pod veškerými mateřskými liniemi se nachází ještě několik přistěhovalých samců, kteří mají vždy nižší postavení než jakákoli samice v klanu.

3.5.2 KOMUNIKACE MEZI HYENAMI SKVRNITÝMI

3.5.2.1 Rituální pozdravy

Mnoho různých druhů zvířat používá rituální chování jako komunikaci s jedinci stejného druhu. Rituální pozdravy jsou důležitým, neagresivním typem chování, které zahrnuje riskantní, intimní kontakt (Aureli a Schaffner, 2007). U hyen skvrnitých probíhá pozdrav tak, že dva jedinci k sobě stojí bokem a hlavy mají v opačných směrech, tak, aby si mohli navzájem očichat anogenitální oblast. Podřízené zvíře zvedá nohu první, čímž zvířeti nadřízenému umožňuje přístup ke své anogenitální oblasti (Glickman et al., 1997). Během pozdravu mají oba jedinci vztyčený svůj penis, nebo klitoris (Glickman et al., 2006).



Obrázek č. 10: Rituální pozdrav (Zdroj: <http://kuyimba.com/>)

3.5.2.2 Zvukové signály – vokalizace

Hyeny skvrnité jsou známé i svými výraznými hlasovými signály. Jeden z projevů připomíná smích. Pomocí tohoto druhu komunikace jsou hyeny schopné na větší vzdálenost rozlišit jednotlivé jedince, jejich pohlaví a věk (Gersick et al., 2015). Podle Mathevon et al. (2010) je zvukový projev hyeny skvrnité jakýsi „kód“, ve kterém je uschována informace o identitě jedince, hierarchickém postavení a věku. Zvukový projev se změnou těchto vlastností mění.

3.5.2.3 Olfaktorické signály

Značkování je známé teritoriální chování u mnoha zvířat. U hyen skvrnitých značkují více samice než samci. Bylo zjištěno, že jsou značné rozdíly v chemickém složení jednotlivých pachů

u jedinců jednoho klanu, ale stále mají velkou podobnost, což dokazuje existenci podobného značujícího pachu v jednom klanu. Individuální složení pachu rovněž naznačuje možnost, že stejně jako ve vokálním projevu je i v pachu zakódovaná informace o individuálním jedinci (Burgener et al., 2008).

3.6 ROZMNOŽOVÁNÍ HYENY SKVRNITÉ

3.6.1 SEXUÁLNÍ CHOVÁNÍ SAMCŮ

Samec hyeny skvrnité dosahuje dospělosti kolem 24 měsíců věku (Smale et al., 1997) a z nativního klanu odchází o 1 až 38 měsíců později. Takže existují dva typy samců schopných reprodukce v jednom klanu – samci natální, kteří klan ještě neopustili a samci nepůvodní, kteří se ke klanu připojili později. Při porovnání těchto dvou typů jsou samci, kteří svůj klan ještě neopustili, výše hierarchicky postavení než samci, kteří se ke klanu připojili (Holekamp a Smale, 1998). Postavení samců je dáno časem, kdy se přidali ke klanu. Sociální postavení se mění pouze příchodem či odchodem (úmrtím) jiného samce (East a Hofer, 2001).

Pro nepůvodní samce je velice důležité si budovat dobré vztahy s výše postavenými samicemi, protože anatomie urogenitálního systému samic umožňuje kopulaci pouze při plné spolupráci samice (East a Hofer, 2001). Vysoce postavení samci se snaží spářit s vysoce postavenými samicemi. Často jí pronásledují a případně si ji brání před ostatními, níže postavenými samci (East et al., 2003). Pro tyto samce to bývá obtížné, jelikož mohou podstupovat velkou energetickou zátěž, protože samice má vždy přednost před přistěhovaleckým samcem, a to především v přístupu k potravě. Proto samec, který se snaží s nadřazenou samicí spřátelit, častokrát trpí hladu (Engh et al. 2002).

Je popsáno pět různých stupňů sexuálního chování samců hyeny skvrnité. Prvním je takzvané sledování, kdy se samec zdržuje v blízkosti samice v okruhu 100 m od ní, po dobu 30 minut až tří hodin (Holekamp a Smale, 1998). Samec sleduje samici nejčastěji sám (92 %), ale samici mohou sledovat i dva (7 %) a více samců zároveň (1 %) (East a Hofer, 2001). Dalším stupněm je kontakt. Samec přichází k často odpočívající samici na vzdálenost přibližně jednoho metru, kde se zastaví, překříží přední nohy a začne si třít o jednu z nich tvář. Poté se opatrně od samice vzdaluje. Toto chování má ukázat samcův zájem o samici, ale také jeho rozpolcený pocit ze zmenšující se vzdálenosti k samici a možného napadení. Třetí popsaný typ chování je takzvané štvání, je to chování, kdy skupinka samců naskakuje zadní částí těla k obtěžované samici, která stojí ve skrčeném obranném postoji. Je možné, že samice projeví agresi. Ocas a hřbety samců jsou naježené, samci vypadají vzrušení. Důvod tohoto chování není zcela známý. Následujícím typem je naskakování. Samec na několik sekund naskočí svými předními nohama na záď

samice, což je příprava na poslední fázi, kopulaci. Kopulace probíhá tak, že samec naskočí na samici a ve vhodné chvíli zasune svůj falus do ochablého pseudo-penisu samice, kde může být až 8 minut. (Holekamp a Smale, 1998) Samci používají toto chování i během březosti samic, z důvodu zlepšení vztahů a zvýšení šance na budoucí páření (Szykman et al., 2001).

3.6.2 SEXUÁLNÍ CHOVÁNÍ SAMIC

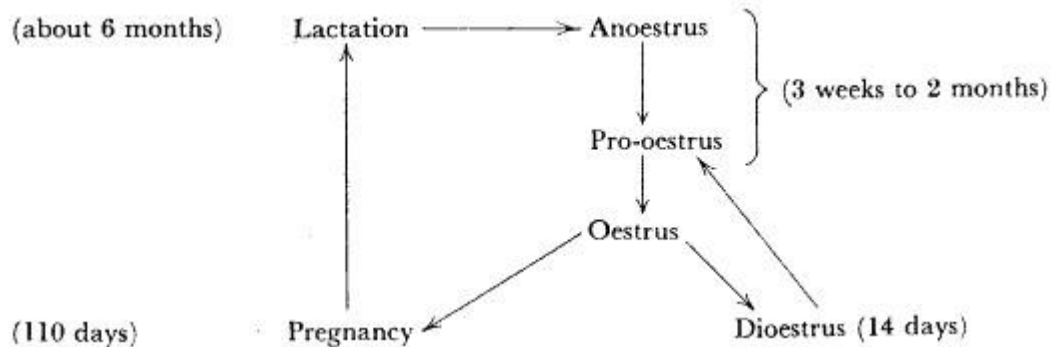
3.6.2.1 Pohlavní dospělost

Samice stejně jako samci, pohlavně dospívají v 24 měsících věku (Glickman et al., 1992), ale první březost je později, až kolem 36 měsíce věku (Hofer et al., 2003; Glickman et al., 1992).

V období pohlavní dospělosti se mění i urogenitální systém samice. Dochází k silnému rozšíření urogenitálního kanálku a tím se mění i vzhled pseudo-penisu (Neaves et al., 1980), což dokazuje i skutečnost, že pokud se u pohlavně nedospělých samic provede ovariektomie, sníží se velikost a elasticita urogenitálního kanálku (Glickman et al., 1992). Se sníženou elasticitou by nebyla možná kopulace ani porod, proto je udržení tohoto znaku nezbytné pro přežití druhu (Steinetz et al., 1997).

3.6.2.2 Říje

Autoři Van Meter et al. (2007) i Place et al. (2002) tvrdí, že estrální cyklus hyeny skvrnitě nebyl příliš studován z důvodu absence vnějšího poševního vchodu a typického chování v době říje. Avšak Lindeque (1981) předpokládal, že se estrální cyklus samic hyeny skvrnitě opakuje každých 14 dní (viz obrázek č. 11). Ale Szykman et al. (2007) pozorovali páření samice s třemi různými samci v rozmezí 60 hodin, proto se domnívají, že říje trvá minimálně 60 hodin. Dále zjistili, že pokud pozorované páření bylo neúspěšné, další kopulace proběhla nejdříve za 23 dní. Následující nejkratší interval mezi pářeními byl 64 dní.



Obrázek č. 11: Reprodukční cyklus samice hyeny skvrnité (Zdroj: Matthews, 1939)

Na obrázku č. 11. je popsán reprodukční cyklus hyeny skvrnité. Laktace hyeny skvrnité trvá přibližně šest měsíců, dále nastupuje samice do anestrus a poté do proestrus, což může trvat od tří týdnů do dvou měsíců. Z proestrus vstupuje do estrus, což je samotná říje, kde může, ale nemusí dojít k oplození. Pokud k oplození nedochází, nastupuje opět proestrus. Dojde-li k oplození a samice zabřezne a proběhne-li březost dle očekávání a nedojde k potratu, trvá 110 dní. Po narození mláděte dochází opět k laktaci.

3.6.2.3 Páření

Samotné kopulaci obecně předchází několik takzvaných předkoků, kdy samec nejdříve několikrát naskočí na záď samice, ale než by došlo ke kopulaci, zase seskočí. K samotné kopulaci dochází, až když samice signalizuje, že je to pro samce bezpečné (Szykman et al., 2007). Možné vysvětlení těchto předkoků je, že samec potřebuje určitou stimulaci, aby byl schopen kopulace (Dloniak et al., 2006). Při samotném páření samec naskočí na samici a musí svým penisem vniknout do ochablého pseudo-penisu samice (Holekamp, 2006) (viz obrázek č. 12). Samice se většinou páří s více samci během období říje, proto se může stát, že pokud je ve vrhu více mláďat, každé může mít jiného otce (Holekamp a Dloniak, 2010). K páření dochází nejčastěji v ranních hodinách mezi 5:30 a 10:30 (Szykman et al., 2007).

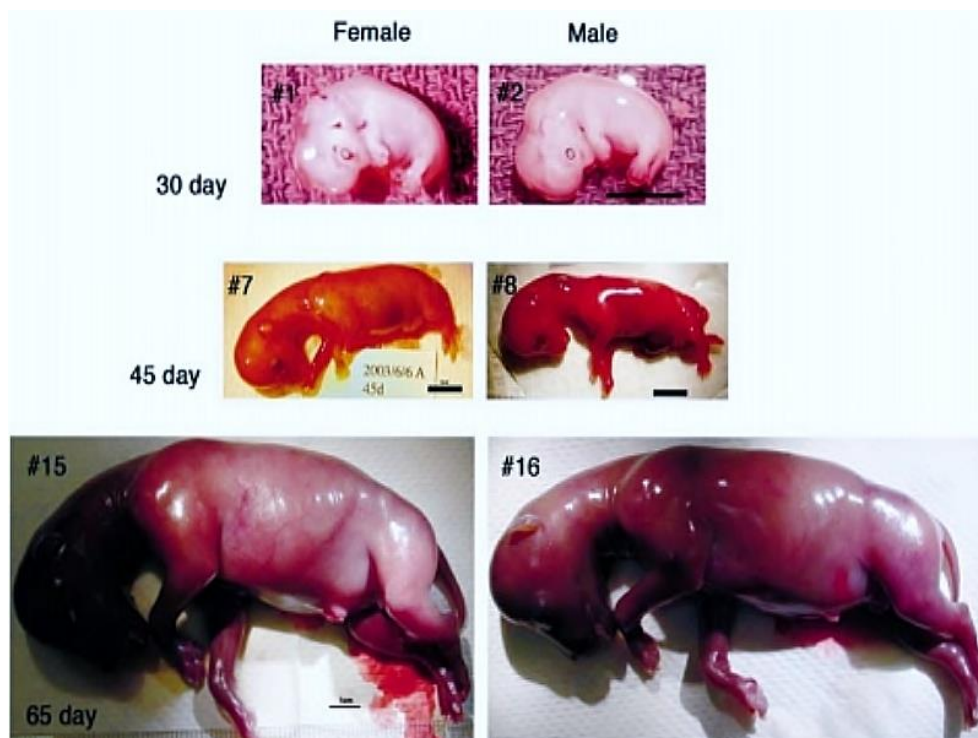


Obrázek č. 12: Kopulace hyeny skvrnité (zdroj: www.eTravelPhotos.com)

Na obrázku č. 12 lze pozorovat páření hyeny skvrnité a složitý postoj samce, který je nutný pro vniknutí penisu do ochablého pseudo-penisu samice.

3.6.2.4 Gravidita a vývoj plodu

Jak již bylo zmíněno, samice jsou březí přibližně 110 dní (Matthews, 1939). Březost samic hyeny skvrnité lze rozdělit do tří fází – raná **březost**, **střední březost** a **pozdní březost** (Smith et al., 2008). Nejčastěji se rodí v jednom vrhu jedno až dvě mláďata. Výjimečně se mohou objevit i trojčata (Pangle a Holekamp, 2010). Samice, které jsou postaveny výše v hierarchickém žebříčku, začínají rodit mláďata dříve, mezi porody mohou mít kratší intervaly a jejich potomstvo má větší pravděpodobnost, že se dožije dospělosti, než je tomu u samic níže postavených (Holekamp et al., 1996).



Obrázek č. 13: Plody v různých fázích prenatalního vývoje (Zdroj: Cunha et al., 2003)

Na obrázku č. 13, je možno pozorovat plody hyeny skvrnité ve věku od 30 dnů do 65 dnů, kde samičí plody jsou na levé straně a samčí na pravé straně. Toto období, je obdobím rychlého růstu, intenzivní morfogeneze a vzniku rozdílů mezi samčím a samičím pohlavním ústrojím. U nejmladší skupiny staré 30 - 34 dní, byly gonády nediferenciované. Zde se pohlaví určilo pomocí genetické analýzy. Ve skupině staré 45 - 58 dní byl sexuální dimorfismus pozorován pouze ve vnitřních strukturách. U nejstarší skupiny, staré 65 dní je pohlavní dimorfismus dobře patrný díky odlišnému utváření svalstva u embryí (Cunha et al., 2003).

3.6.2.5 Porod

Porod hyeny skvrnité je složitý. Typické mládě dosahuje hmotnosti 1 – 1,5 kg a hlavu má širokou 6 – 7 cm. Urogenitální kanál, přes který samice rodí, je široký přibližně 22 mm (Steinetz et al., 1997). Pro prvorodičky je proces nejnáročnější a v lidské péči dochází až k 60 % úmrtnosti mláďat, důsledkem nedostatečného zásobování kyslíkem, protože pupeční šňůra je kratší než porodní cesty. Pokud se tedy placenta neoddělí od dělohy včas, může dojít k udušení mláděte v porodních cestách (Glickman et al., 2006). U prvorodiček se musí urogenitální kanál roztrhnout, aby byl porod možný. Následující porody již nejsou tak obtížné (Cunha et al., 2003).

3.6.2.6 Péče o mládřata

Samice hyeny skvrnitě rodí mládřata v samostatných porodních doupatech a mezi ostatní členy klanu je nebere dříve než za několik dní až týdnů. Pokud bylo porodní místo známo, nebo se mládřata narodila ve společném doupěti, byla pozorována sourozenecká rivalita. Dospělí jedinci jsou moc velcí a do doupat se tak nedostanou, proto samice pouze leží v mělké prohlubni u vchodu a mládřata se chodí ven pouze nakojit (Golla et al., 1999). U mládřat hyeny skvrnitě dochází k časté sourozenecké rivalitě, která může vyústit až ve smrt jednoho z mládřat. Naštěstí matky neupřednostňují jen jedno dominantní mládě, ale mají několik obranných strategií, jak zabránit sourozenecké rivalitě, kterými jsou trestání, uklidňování, nebo oddělení (Hudson a Trillmich, 2008). Oddělení mládřat funguje tak, že je samice odděluje pouze na kojení a poté se zase vrací do společné nory. Druhou možností je, že je oddělí na několik dní až týdnů do samostatných nor, čímž zajistí, že bude kojit i podřízené mládě. Tímto oddělením zároveň zvýší šanci na přežití obou mládřat (White, 2008). Na obrázku č. 14 je hyena skvrnitá s dvěma mládřaty.



Obrázek č. 14: Hyena skvrnitá s mládřaty (Zdroj: <http://www.holekamplab.org>)

Na obrázku č. 14 je patrné, že ne vždy je nutné mládřata oddělit.

4 DISKUZE

Cílem této bakalářské práce, bylo shrnout dostupné informace o maskulinizaci hyeny skvrnité a zvláštěnostech s ní spojenými.

4.1 DISKUZE K ANATOMII HYENY SKVRNITÉ

Rozdílnosti v anatomii pohlavního ústrojí mezi hyenou skvrnitou a ostatními z čeledi Hyaenidae jsou popsány ve třetí kapitole, která se zaměřuje na anatomii pohlavního ústrojí hyeny skvrnité. Pohlavní ústrojí samce, stejně jako pohlavní ústrojí samice detailně popsal Matthews (1939), na kterého se často odkazují další autoři, kteří jeho práci dále rozšiřují (Neaves et al., 1980; Cunha et al., 2003; Place a Glickman., 2004). Anatomie pohlavního ústrojí hyeny skvrnité byla popsána detailně a autoři, kteří ke svému dalšímu výzkumu potřebují poznatky z anatomie, čerpají z prací výše zmíněných autorů.

4.2 DISKUZE K FYZIOLOGII HYENY SKVRNITÉ

Zatímco anatomie byla popsána velice detailně, u fyziologie se autoři hodně přou, a to především v tom, co způsobuje maskulinizaci samic hyeny skvrnité. Matthews (1939) předpokládal, že maskulinizace je způsobená androgeny, které vylučují vaječníky matky. Lindeque a Skinner (1982) zjistili, že koncentrace testosteronu je u matky nižší než u plodu a předpokládali, že za maskulinizaci jsou odpovědné gonády plodu. Licht et al. (1992) a Yalcinkaya (1993) zjistili, že vysoké koncentrace androstendionu v těle matky se konvertují přes placentu na testosteron, a usuzovali, že za maskulinizaci může právě toto vysoké množství testosteronu. Všechny tyto výzkumy vyvracejí Glickman et al. (2006), na základě dvou faktů, které dokazují, že maskulinizace pohlavního ústrojí samice je nezávislé na androgenech.

4.3 DISKUZE K ETOLOGII HYENY SKVRNITÉ

Maskulinizací je hodně ovlivněná i etologie hyen skvrnitých. Nejvíce patrné je to v hierarchii, kde jsou nejvýše postavené samice. Jakákoliv samice je zde nadřazená každému ze samců, kteří se ke klanu připojili (Smale et al., 1993).

East a Hofer (2001) zjistili, že samci po pubertě klan opouštějí a připojují se ke klanu jinému, zatímco samice jsou filopatické a v rodném klanu zůstávají, ale Engh et al. (2002) a Henschel

(1987) rozdělují samce do tří různých podskupin, z čehož jedna skupina jsou samci natální, kteří svůj rodný klan neopouští, protože ve svém rodném klanu budou mít vždy vyšší postavení než samci nepůvodní, i za cenu toho, že jim klesne šance na rozmnožení se. Engh et al. (2002) dodává, že samců, kteří neopustili rodný klan je 20 % z celkového počtu samců a zplodí jen 3 % mláďat.

Smale et al. (1993) předpokládají, že místo na hierarchickém žebříčku je pro samice a natální samce dědičné. East a Hofer (2001) zjistili, že u přistěhovalých samců, se místo na hierarchickém žebříčku určuje podle času připojení ke klanu. Smith et al. (2008) rozlišují hierarchii samic s natálními samci a hierarchii přistěhovalých samců, což není potřeba, protože každý přistěhovalý samec se bude na hierarchickém žebříčku celého kmene vždy nacházet pod kterýmkoliv členem z první skupiny.

Etologii hyen skvrnitých v dnešní době nejvíce zkoumá laboratoř Kay E. Holekamp na Michiganské státní univerzitě.

4.4 DISKUZE K ROZMNOŽOVÁNÍ HYENY SKVRNITÉ

Hyeny skvrnité mají velice specifické sexuální chování. Díky složité stavbě vnějšího pohlavního ústrojí samic a jejich vysoké agresivitě, je pro samce obtížné a nebezpečné se se samicí spářit (East a Hofer, 2001). Proto zde dochází k složitým rituálům, které páření předcházejí. Smyslem těchto rituálů je vybudování dobrých vztahů se samicemi a snížit tak hrozící nebezpečí a usnadnit kopulaci, jelikož kopulace není možná, bez aktivní spolupráce samice (Engh et al. 2002).

Ohledně říje samice skvrnité, vznikaly rozpory, z důvodu složitosti určení doby říje. Lindeque (1981) a Matthews (1939) předpokládali, že říje samice hyeny skvrnité se opakuje každých 14 dní, ale později Szykman et al. (2007) pozorovali pařící se hyeny a zjistili, že pokud nedošlo k oplození, následující říje proběhla po 23 dnech, ale k další kopulaci došlo až po 64 dnech. Matthews (1939) vysvětluje, že interval říje je nepravidelný, kvůli různé délce anestru.

Březost, porod a období čerstvě po porodu, je nejkritičtějšími obdobími v životě hyen skvrnitých, dochází zde k vysoké úmrtnosti mláďat. Pokud se při porodu neoddělí placenta od dělohy včas, tak mládě zahyne v porodních cestách z důvodu nedostatečné zásobovanosti

kyslíkem (Glickman et al., 2006). Pokud je ve vrhu více mlád'at, dochází často k sourozenecké rivalitě, kvůli čemuž taktéž dochází k úmrtí jednoho z mlád'at (Hudson a Trillmich, 2008). Naštěstí si samice hyen skvrnitých vybudovali různé obranné strategie a nezaměřují se jen na jedno dominantní mládě (White, 2008). V lidské péči je zaznamenána až 60 % úmrtnost mlád'at (Glickman et al., 2006). Je fascinující, že i přes takto vysokou úmrtnost, je druh hyeny skvrnité životaschopný a není nijak ohrožený. Takto vysoká úmrtnost u mlád'at je zřejmě způsob přirozeného výběru.

5 ZÁVĚR

Tato bakalářská práce shrnuje dostupné informace ohledně maskulinizace samice hyeny skvrnité, týkající se především zvláštností v anatomii, fyziologii, sociálním chování a rozmnožování.

Hyena skvrnitá je jeden z mála savců, kteří mají extrémně maskulinizované genitálie. V čeledi Hyaenidae je jediná, která má maskulinizované genitálie po celou délku života. Hyena žíhaná *Hyaena hyaena* se maskulinizaci hyeny skvrnité blíží nejvíce, jelikož v období dospívání má samice téměř nerozeznatelné pohlavní orgány od samce.

Rozdíly mezi samčím a samičím vnějším pohlavním ústrojí jsou nepatrné. Samice má volnou část pseudo-penisu kratší a širší než samec. Zajímavé je, že pokud se v ranném věku provede u samice ovariektomie, sníží se velikost a elasticita urogenitálního kanálku. Po ovariektomii by nebyl možný porod, ani kopulace.

Co se týče fyziologie hyeny skvrnité, dlouho se předpokládalo, že je maskulinizace způsobená působením androgenů v prenatalním období života. Později se ovšem zjistilo, že pokud jsou během březosti matce do těla vpravené anti-androgeny, maskulinní znaky přetrvávají, změní se jen stavba vnějších genitálií. Po použití anti-androgenů se pseudo-penis samice vyvine kratší a širší. Stále není zcela jasné, co způsobuje maskulinizaci v prenatalním období samice hyeny skvrnité.

Hyeny skvrnité žijí v takzvaných fission-fusion společenstvích, které se nazývají klany. Samice jsou filopatričné a ve svém rodném klanu zůstávají, zatímco samci svůj klan opouštějí a přidávají se ke klanu jinému. Existuje typ samců, kteří svůj klan neopustí, kvůli výhodám, které jim přináší lepší postavení v klanu, i za cenu toho, že mají sníženou šanci na rozmnožování. Jakákoliv samice i jakýkoliv samec, který klan neopustí, jsou vždy postavení na vyšší příčce hierarchického žebříčku.

Pro samce je důležité si budovat dobré vztahy se samicemi, kvůli nutnosti spolupráce samice při kopulaci. Proto zde dochází k složitým rituálům, které páření předcházejí.

Říje samice hyeny skvrnité přichází v různých intervalech. Díky neobvyklé stavbě vnějšího pohlavního ústrojí, není říje dobře pozorovatelná. Pozorováním páření hyen skvrnitých bylo zjištěno, že jsou intervaly rozdílné, za což může různá délka anestru.

Vysoká úmrtnost mláďat hyeny skvrnité je zapříčiněná především ze dvou důvodů. Prvním z nich je úmrtí při porodu, kdy, pokud se placenta neoddělí od dělohy včas a mládě zemře důsledkem nedostatečné zásobovanosti kyslíkem. Druhým důvodem je sourozenecká rivalita, ke které dochází i přes obranné strategie ze strany matky.

V budoucích výzkumech je důležité se zaměřit především na zatím neobjasněné skutečnosti, což je například nejasnost ohledně toho, co způsobuje maskulinizaci hyeny skvrnité v prenatální fázi života, nebo proč se liší délka anestru v jednotlivých říjových cyklech.

6 SEZNAM LITERATURY

Aureli, F., Schaffner, C. M. 2007. Aggression and conflict management at fusion in spider monkeys. *Biology Letters*. 3 (2). 147-149.

Barycka, E. 2007. Evolution and systematics of the feliform Carnivora. *Mammalian Biology – Zeitschrift für Säugetierkunde*. 72 (5). 257-282.

Burgener, N., East, M. L., Hofer, H., Dehnhard, M. 2008. Do spotted hyena scent marks code for clan membership?. *Chemical Signals in Vertebrates*. 11. Springer New York. 169-177.

Cunha, G. R., Wang, Y., Place, N. J., Liu, W., Baskin, L., Glickman, S. E. 2003. Urogenital system of the spotted hyena (*Crocuta crocuta* Erxleben): a functional histological study. *Journal of Morphology*. 256(2). 205-218.

Dloniak, S. M., French, J. A., Holekamp, K. E. 2006. Faecal androgen concentrations in adult male spotted hyaenas, *Crocuta crocuta*, reflect interactions with socially dominant females. *Animal behaviour*. 71(1). 27-37.

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

East, M. L., Hofer, H. 2001. Male spotted hyenas (*Crocuta crocuta*) queue for status in social groups dominated by females. *Behavioral Ecology*. 12 (5). 558-568.

Engh, A. L., Esch, K., Smale, L., Holekamp, K. E. 2000. Mechanisms of maternal rank ‘inheritance’ in the spotted hyaena, *Crocuta crocuta*. *Animal Behaviour*. 60 (3). 323-332.

Engh, A. L., Funk, S. M., Van Horn, R. C., Scribner, K. T., Bruford, M. W., Libants, S., Szykman, M., Smale, L., Holekamp, K. E. 2002. Reproductive skew among males in a female-dominated mammalian society. *Behavioral Ecology*. 13 (2). 193-200.

Fejfar, O. 2005. Zaniklá sláva savců. Academia. Praha. 404-408. ISBN: 802001361X.

Ferretti, M. P. 2007. Evolution of bone-cracking adaptations in hyaenids (Mammalia, Carnivora). *Swiss journal of geosciences*. 100 (1). 41-52.

Gersick, A. S., Cheney, D. L., Schneider, J. M., Seyfarth, R. M., Holekamp, K. E. 2015. Long-distance communication facilitates cooperation among wild spotted hyaenas, *Crocuta crocuta*. *Animal behaviour*. 103. 107-116

Glickman, S. E., Cunha, G. R., Drea, C. M., Conley, A. J., Place, N. J. 2006. Mammalian sexual differentiation: lessons from the spotted hyena. *Trends in Endocrinology & Metabolism*. 17 (9). 349-356.

Glickman, S. E., Frank, L. G., Pavgi, S., Licht, P. 1992. Hormonal correlates of masculinization in female spotted hyaenas (*Crocuta crocuta*). 1. Infancy to sexual maturity. *Journal of reproduction and fertility*. 95 (2). 451-462.

Glickman, S. E., Zabel, C. J., Yoerg, S. I., Weldele, M. L., Drea, C. M., Frank, L. G. 1997. Social Facilitation, Affiliation, and Dominance in the Social Life of Spotted Hyenas. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 807 (1). 175-184.

Golla, W., Hofer, H., East, M. L. 1999. Within-litter sibling aggression in spotted hyaenas: effect of maternal nursing, sex and age. *Animal Behaviour*. 58 (4). 715-726.

Graham, T. 2000. Anabolic Steroids—The Downside of Bulking Up. *ChemMatters*.

Hawkins, C. E., Dallas, J. F., Fowler, P. A., Woodroffe, R., Racey, P. A. 2002. Transient masculinization in the fossa, *Cryptoprocta ferox* (Carnivora, Viverridae). *Biology of Reproduction*. 66 (3). 610-615.

Henschel, J. D. 1987. Social relationships and dispersal patterns in a clan of spotted hyaenas *Crocuta crocuta* in the Kruger National Park. *African Zoology*. 22 (1). 18-24.

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

Hofreiter, M., Serre, D., Rohland, N., Rabeder, G., Nagel, D., Conard, N., Münzel S., Pääbo, S. 2004. Lack of phylogeography in European mammals before the last glaciation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 101 (35). 12963-12968.

Holekamp, K. E. 2006. Spotted hyenas. *Current Biology*. 16(22). R944-R945.

Holekamp, K. E., Smith, J. E., Strelhoff, C. C., Van Horn, R. C., Watts, H. E. 2012. Society, demography and genetic structure in the spotted hyena. *Molecular Ecology*. 21 (3). 613-632.

Holekamp, K. E., Dloniak, S. M. 2010. Intraspecific variation in the behavioral ecology of a tropical carnivore, the spotted hyena. *Advances in the Study of Behavior*. 42. 189-229.

Holekamp, K. E., Smale, L. 1998. Dispersal status influences hormones and behavior in the male spotted hyena. *Hormones and Behavior*. 33 (3). 205-216.

Hudson, R., Trillmich, F. 2008. Sibling competition and cooperation in mammals: challenges, developments and prospects. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 62 (3). 299-307.

Licht, P., Frank, L. G., Pavgi, S., Yalcinkaya, T. M., Siiteri, P. K., Glickman, S. E. 1992. Hormonal correlates of masculinization in female spotted hyaenas (*Crocuta crocuta*). 2. Maternal and fetal steroids. *Journal of reproduction and fertility*. 95 (2). 463-474.

Lindeque, M., 1981. In: Szykman, M., Engh, A. L., Van Horn, R. C., Boydston, E. E., Scribner, K. T., Holekamp, K. E. 2003. Rare male aggression directed toward females in a female-dominated society: Baiting behavior in the spotted hyena. *Aggressive Behavior*. 29 (5). 457-474.

Lindeque, M., Skinner, J. D. 1982. Fetal androgens and sexual mimicry in spotted hyaenas (*Crocuta crocuta*). *Journal of reproduction and fertility*. 65 (2). 405-410.

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

Matthews, L. H. 1939. Reproduction in the spotted hyaena, *Crocuta crocuta* (Erxleben). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*. 1-78.

Neaves, W. B., Griffin, J. E., Wilson, J. D. 1980. Sexual dimorphism of the phallus in spotted hyaena (*Crocuta crocuta*). *Journal of reproduction and fertility*. 59 (2). 509-513.

Pangle, W. M., Holekamp, K. E. 2010. Age-related variation in threat-sensitive behavior exhibited by spotted hyenas: observational and experimental approaches. *Behaviour*. 147(8). 1009-1033.

Place, N. J., Glickman, S. E. 2004. Masculinization of female mammals: lessons from nature. *Hypospadias and Genital Development*. Springer US. 243-253.

Place, N. J., Holekamp, K. E., Sisk, C. L., Weldele, M. L., Coscia, E. M., Drea, C. M., Glickman, S. E. 2002. Effects of prenatal treatment with antiandrogens on luteinizing hormone secretion and sex steroid concentrations in adult spotted hyenas, *Crocuta crocuta*. *Biology of reproduction*. 67 (5). 1405-1413.

Rokyta, R. 2015. *Fyziologie a patologická fyziologie: pro klinickou praxi*. Grada. Praha. 273–399. ISBN: 9788024748672.

Roztočil, A., Bartoš, P. 2011. *Moderní gynekologie*. Grada. Praha. 71–84. ISBN: 9788024728322.

Smale, L., Nunes, S., Holekamp, K. E. 1997. Sexually dimorphic dispersal in mammals: patterns, causes, and consequences. *Advances in the study of behaviour*. 26. 181-251.

Smith, J. E., Kolowski, J. M., Graham, K. E., Dawes, S. E., Holekamp, K. E. 2008. Social and ecological determinants of fission–fusion dynamics in the spotted hyaena. *Animal Behaviour*. 76 (3). 619-636.

Smith, J. E., Powning, K. S., Dawes, S. E., Estrada, J. R., Hopper, A. L., Piotrowski, S. L., Holekamp, K. E. 2011. Greetings promote cooperation and reinforce social bonds among spotted hyaenas. *Animal behaviour*. 81 (2).

Steinetz, B. G., Randolph, C., Weldele, M., Frank, L. G., Licht, P., Glickman, S. E. 1997. Pattern and source of secretion of relaxin in the reproductive cycle of the spotted hyena (*Crocuta crocuta*). *Biology of reproduction*. 56 (5). 1301-1306.

Szykman, M., Engh, A. L., Van Horn, R. C., Funk, S. M., Scribner, K. T., Holekamp, K. E. 2001. Association patterns among male and female spotted hyenas (*Crocuta crocuta*) reflect male mate choice. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 50 (3). 231-238.

- Szykman, M., Van Horn, R. C., Engh, A. L., Boydston, E. E., Holekamp, K. E. 2007.** Courtship and mating in free-living spotted hyenas. *Behaviour*. 144 (7). 815-846.
- Trojan, S. 2003.** *Lékařská fyziologie*. 4. Grada. Praha. 772. ISBN: 8024705125.
- Turner, A., Antón, M., Werdelin, L. 2008.** Taxonomy and evolutionary patterns in the fossil Hyaenidae of Europe. *Geobios*. 41 (5). 677–687.
- Valkenburgh, B. V., Wayne, R. K. 2010.** Carnivores. *Current biology*. 20 (23). 2157.
- Van Meter, P. E., French, J. A., Bidali, K., Weldele, M. L., Brown, J. L., Holekamp, K. E. 2008.** Non-invasive measurement of fecal estrogens in the spotted hyena (*Crocuta crocuta*). *General and comparative endocrinology*. 155 (2). 464-471.
- Wagner, A. P., Frank, L. G., Creel, S., Coscia, E. M. 2007.** Transient genital abnormalities in striped hyenas (*Hyaena hyaena*). *Hormones and behavior*. 51 (5). 626-632.
- White, P. P. 2008.** Maternal response to neonatal sibling conflict in the spotted hyena, *Crocuta crocuta*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 62 (3). 353-361.
- Weiss, P. 2010.** *Sexuologie*. Grada. Praha. 744. ISBN: 9788024724928.
- Wilson, D. E., Reeder, D. A. M. (ed.). 2005.** *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. 3. Johns Hopkins University Press. 2142. ISBN 0801882214
- Yalcinkaya, T. M., Siiteri, P. K., Vigne, J. L., Licht, P., Pavgi, S., Frank, L. G., Glickman, S. E. 1993.** A mechanism for virilization of female spotted hyenas in utero. *Science*. 260 (5116), 1929-1932.

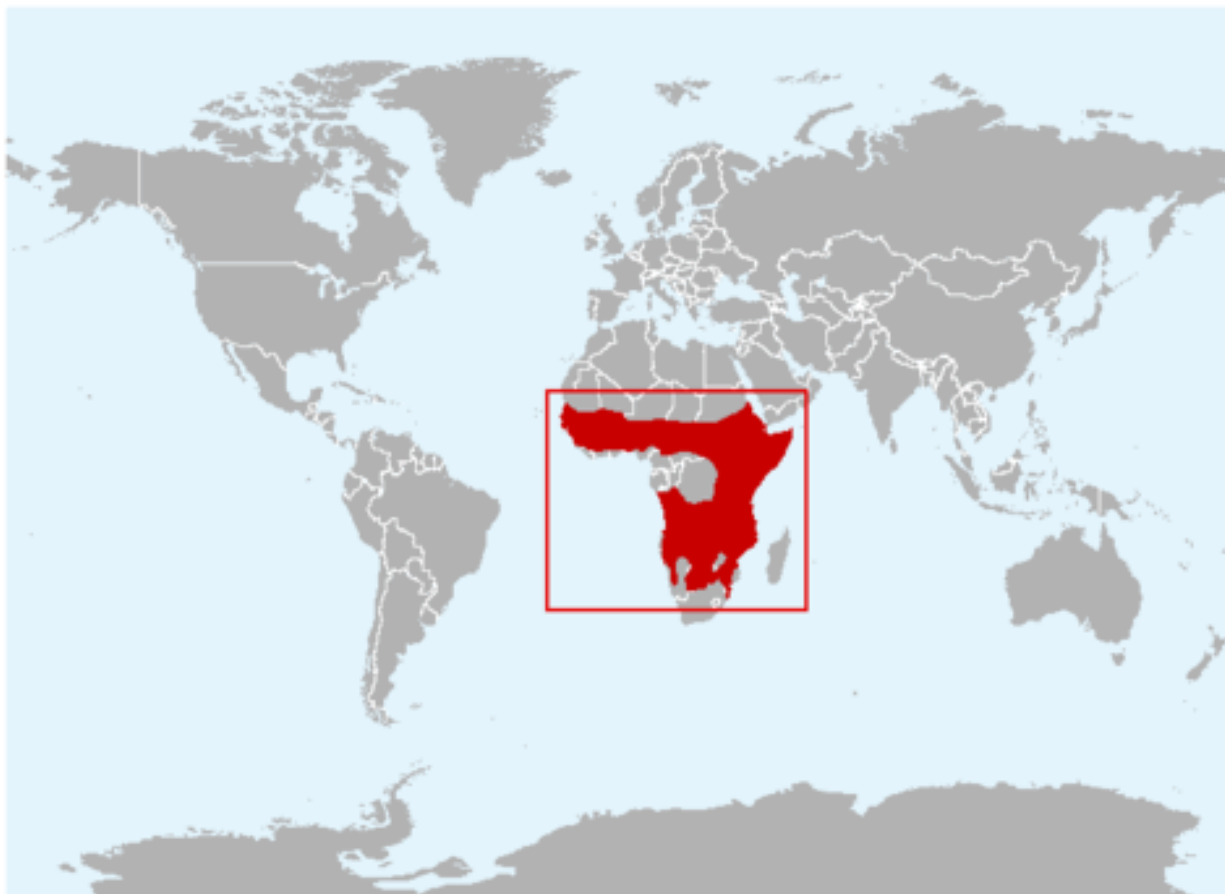
7 PŘÍLOHY

PŘÍLOHA 1: Mapa výskytu hyeny skvrnité

PŘÍLOHA 2: Samičí pohlavní ústrojí

PŘÍLOHA 3: Samčí pohlavní ústrojí

Příloha 1: Mapa výskytu hyeny skvrnité



Obrázek 1: Mapa výskytu hyeny skvrnité (Zdroj: designeranimals2011.wikispaces.com).

Na mapě je červeně vyznačen areál výskytu hyeny skvrnité. Hyena skvrnitá obývá pouze africký světadíl, a to převážně savany a polopouště. Její areál se rozpíná téměř po celé subsaharské Africe, vyjma lesů, pouští a Jihoafrické republiky.

O této problematice pojednává kapitola č. 1 Stručná fylogeneze hyen.

Příloha 2: Vnější samičí pohlavní ústrojí



Obrázek 2: Vnější samičí pohlavní ústrojí (Zdroj: Bc. Romana Albrecht Lišková, Zoopark Na Hrádečku)

Na fotografii je patrný rozdíl mezi samičím pseudo-penise a samčím penisem. Zde je samičí pseudo-penis, který je kratší a širší.

O této problematice pojednává kapitola č. 3 Anatomie pohlavního ústrojí hyeny skvrnité.

Příloha 3: Vnější samčí pohlavní ústrojí



Obrázek 3: Vnější samčí pohlavní ústrojí (Zdroj: Bc. Romana Albrecht Lišková, Zoopark Na Hrádečku)

Na fotografii je vnější pohlavní ústrojí samce hyeny skvrnité. Oproti samičímu ústrojí je volná část penisu delší a užší.

O této problematice pojednává kapitola č. 3 Anatomie pohlavního ústrojí hyeny skvrnité.