

**Česká zemědělská univerzita v Praze**

**Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů**

**Katedra obecné zootechniky a etologie**



**Změny v exteriéru psa v průběhu domestikace**

**Bakalářská práce**

**Autor práce: Lucie Wagnerová**

**Obor studia: Zoorehabilitace a asistenční aktivity se zvířaty**

**Vedoucí práce: Ing. Barbora Hofmanová, PhD.**

© 2017 ČZU v Praze

### **Čestné prohlášení**

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Změny v exteriéru psa v průběhu domestikace" 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 18. 4. 2017

---

### **Poděkování**

Ráda bych touto cestou poděkovala Ing. Barboře Hofmanové, PhD. za pomoc s vypracováním práce, věcné připomínky a odborné rady, které mi byly přínosem.

# Změny v exteriéru psa v průběhu domestikace

## Souhrn

Domestikace psa je dlouhodobý proces, během kterého dochází k modifikaci řady fyziologických a behaviorálních vlastností. Existují různé názory na dobu počátku domestikace psa i na to, jak k ní vůbec došlo. Archeologické nálezy vlčích koster byly objeveny např. v jihovýchodní Asii, Americe, Evropě. Nejstarší nálezy se datují do doby před 150 000 lety, to jsou především nálezy z Číny. Mladší nálezy pocházejí z doby před 15 000 – 33 000 lety. Ze studia mitochondriální DNA vyplývá, že hlavním centrem domestikace byla východní Asie. V současné době jsou za centra domestikace považovány dvě oblasti – jihovýchodní Asie a oblast Středního východu.

Kosterní nálezy, objevené např. v Německu nebo v Předmostí u Přerova v České republice a genetické analýzy objevených lebek jsou důkazem názoru, že předkem psa je vlk.

V průběhu domestikačního procesu došlo ke změnám v exteriéru psa i ke změnám etologickým. Mezi etologické změny patří chování, vokalizace a reakce na lidské signály. Exteriérové změny jsou zejména změny kůže, délky končetin, tvaru a postavení uší, změny ve velikosti lebky, ve struktuře a délce srsti a ve zbarvení srsti psa. U dnešních plemen psů lze rozeznat tři typy lebek – brachycefalickou, mezocefalickou a dolichocefalickou. Psi s brachycefalickou lebkou mohou trpět některými zdravotními problémy. O struktuře a délce srsti rozhodují tři hlavní geny *RSPO2*, *FGF5* a *KRT71*. Na těchto genech byly popsány mutace, které ovlivňují různé délky srsti a různou strukturu srsti. V souvislosti s absencí srsti u některých plemen (např. peruánský naháč) byly popsány mutace v genu *FOX13*. Zbarvení srsti je ovlivněno produkcí dvou typů melaninu – eumelaninu a feomelaninu. Produkce těchto pigmentů je řízena převážně geny *MC1R*, *CBD103*, *ASIP*, *TYRP1*. Všechny tyto změny – exteriérové i etologické – jsou porovnávány s předkem psa – vlkem.

**Klíčová slova:** pes, domestikace, exteriér, srst, zbarvení, brachycefalie

# Exterior changes during dog domestication

## Summary

Domestication of a dog is a long-term process which consists of series of modifications of various physiological and behavioral traits. There are several different opinions on the period when domestication started and on the original reasons of domestication. Archeological excavations of wolf skeletons were founded in Southeast Asia, America and in Europe. The oldest findings are 150000 years old. These excavations were especially found in China. Younger findings are 15000 – 33000 years old. Study of mitochondrial DNA supports the idea that the main center of domestication is the Southeast Asia. Currently there are two regions considered to be the center of domestication – Southeast Asia and Middle East.

The idea that wolf is an ancestor of a dog can be proved by the excavations found for example in Germany or in Předmostí u Přerova in Czech Republic.

During the domestication process there has been several changes at dogs – ethological changes and changes of the exterior of a dog. Behavior, vocalisation and response to human signals belong to ethological changes. Changes of exterior are especially change of skin, length of limbs, shape and position of ears, size of skull, structure, length and colour of fur. Three types of skull can be found at current breeds – brachycephalic, mesocephalic and dolichocephalic skull. Dogs with the brachycephalic skull can suffer some health problems more often. There are three main genes which influence the structure and length of fur – RSPO2, FGF5 and KRT71. Based on these genes there were described mutations which influence different length of fur and different structure of fur. Relating absence of fur at several breed (for example Peruvian Hairless Dog) there were described mutations of gene FOX13. The coloring of fur is affected by productions of two types of melanin – eumelanin and feomelanin. Production of these pigments is controlled especially by genes MC1R, CBD103, ASIP, TYRP1. In this work we will compare all these changes (exterior and ethological) with the ancestor of dog – with a wolf.

**Keywords:** dog, domestication, exterior, fur, coloring, brachycephalia

# Obsah

1 Úvod .....	7
2 Cíl práce.....	8
3 Literární rešerše .....	9
3.1 Názory na počátek.....	9
3.1.1 Začátek a místo domestikace.....	9
3.2 Spory o předkovi psa.....	10
3.2.1 Archeologické nálezy .....	11
3.2.2 Genetické analýzy .....	12
3.3 Domestikační změny .....	13
3.3.1 Exteriérové změny .....	13
3.3.2 Etologické změny .....	14
3.4 Vybrané změny.....	16
3.4.1 Změna tvaru lebky .....	16
3.4.1.1 Lebka vlka .....	16
3.4.1.2 Zkracování lebky .....	17
3.4.1.3 Lebka psa .....	18
3.4.2 Struktura a délka srsti .....	21
3.4.2.1 Srst .....	21
3.4.2.2 Srst vlka.....	22
3.4.2.3 Srst psa .....	23
3.4.3 Změny ve zbarvení srsti psa .....	27
3.4.3.1 Zbarvení psa.....	27
3.4.3.2 Zbarvení vlka.....	33
4 Závěr.....	35
5 Seznam literatury .....	36

# 1 Úvod

Tato práce se zabývá změnami, které se objevují u domestikovaného psa. Nejsou to jen změny exteriérové, které se týkají převážně změn ve zbarvení srsti, struktuře, délce srsti nebo změn na lebce, ale i změny etologické týkající se chování nebo komunikací jedinců v rámci jednoho druhu nebo komunikací mezidruhovou, např. mezi člověkem a psem.

Vedlo se mnoho debat o tom, kdy proces domestikace začal a ve kterých místech k tomu došlo a proč začal člověk s vlkem spolupracovat. V této práci jsou uvedeny studie, které se zabývají těmito otázkami. Některé studie jsou již starší, ale znovu prováděné výzkumy jejich výsledky většinou podporují. Najdou se však i názory, především v oblasti předků psa, které jsou mylné a současné studie je vyvrací.

Velká rozmanitost psích plemen je často způsobena jen vlivem několika málo genů a kombinací jejich alel dochází k pozoruhodnému množství variant fenotypů. Tyto varianty jsou ovlivněné přítomností mutací, které způsobují záměnu aminokyselin nebo duplikaci genů. Studium genetických změn lze tedy porozumět změnám, které se vyskytují u domestikovaných psů.

## **2 Cíl práce**

Cílem práce je na základě dostupné literatury zpracovat literární rešerši na téma změn v exteriéru psa v průběhu domestikace. Podkladem pro vypracování této práce byla převážně zahraniční literatura, ale i v České republice existuje celá řada odborných publikací, které jsou v této práci také využity.



## 3 Literární rešerše

### 3.1 Názory na počátek

Domestikace psa je dlouhodobý proces, během kterého dochází k modifikaci řady fyziologických a behaviorálních vlastností (Galibert, 2011). Existují různé názory na dobu zahájení domestikace psa i na to, jak k ní vůbec došlo. Domestikaci muselo nejprve předejít ochočení divokého zvířete, v tomto případě vlka obecného (*Canis lupus*). Díky vlastnostem, které vlk má, např. komunikativnost, přizpůsobivost, a které jsou typické pro zvíře, které žije v sociálním prostředí, mohlo k procesu ochočení dojít přirozeně a pes byl pravděpodobně prvním domestikovaným zvířetem (Clutton-Brock, 1995; Germonpré, 2015).

#### 3.1.1 Začátek a místo domestikace

Přesné centrum domestikace psů nelze určit zcela jednoznačně. Centrum domestikace ale lze určit podle archeologických nálezů nebo podle genetických analýz. Mezi tyto analýzy patří například analýza mitochondriální DNA (mtDNA).

I přes rozsáhlé archeologické a genetické výzkumy se však vedou debaty, kdy a kde k domestikaci došlo a zda k procesu došlo pouze jednou, anebo vícekrát (Larson, 2012). Nejstarší archeologické nálezy ukazují, že domestikace začala již před 150 000 - 290 000 lety, to dokazují nálezy vlčích koster v hrobech prvních hominoidů v Číně a ve Francii (Galibert, 2011). Během poloviny 19. století byla objevena lebka v jeskyni Goyet v Belgii, která je z doby před 29 750 lety (Germonpré, 2009). I v dalších částech světa bylo objeveno velké množství psích pozůstatků, např. v Americe – Utahu, dále v Německu a na Ukrajině (Galibert, 2011). Kosterní pozůstatky psů se také našly v Evropě a východní Sibiři (Wayne, 2012).

Další podobně staré nálezy byly objeveny u Předmostí u Přerova, stáří zdejších kosterních nálezů bylo určeno na asi 126 000 let, tedy na dobu posledního glaciálu (Germonpré, 2012). Tyto objevy ukazují na to, že lidé a vlci žili na stejném území ve velmi těsném kontaktu (Galibert, 2011). Není ale jasné, o jak moc pevný vztah šlo a zda je možné ho považovat za počátek domestikace (Wayne, 1993).

Další nálezy ukazují, že psi se poprvé v Evropě a ve východní Sibiři objevili asi před 15 000 – 33 000 lety (Sablin, 2002; Ovodov, 2011). Důležité jsou také nálezy objevené v Německu, které jsou staré skoro 13 000 let (Galibert, 2011).

Původně se předpokládalo, že mohl proces domestikace začít, když došlo k usazení člověka na jednom místě, tedy se začátkem zemědělství. Některé archeologické nálezy kosterních pozůstatků v pravěkých hrobech však ukazují na to, že začátek domestikace začal již v době lovecko-sběračské, to znamená ještě před začátkem zemědělství (Andreska, 1991).

Na době, ve které začal proces domestikace psa, tedy před 33 000 lety se shodují i další autoři, např. Wayne (2012) uvádí, že se první archeologické záznamy objevují již před 15 000 – 33 000 lety a také Axelson (2013) zařadil počátek domestikace do doby před 33 000 lety do pohoří Altaj na Sibiři.

Nejvyužívanější metodou k určení místa domestikace je využívána analýza mitochondriální DNA (dále mtDNA). MtDNA se přenáší pouze maternálně, podle Panga (2009) tedy pochází mtDNA dnešních psů minimálně z 51 vlčic.

Podle této genetické analýzy určuje Pang (2009) jako místo počátku domestikace východní Asii. Také Savolainen et al. (2002) uvádí, že ve východní Asii bylo nalezeno velké množství mtDNA.

V současné době jsou tedy za hlavní centra domestikace považována dvě místa. Prvním je oblast jihovýchodní Asie (Ardalan, 2011) a druhým je oblast Středního východu (vonHoldt, 2010).

### **3.2 Spory o předkovi psa**

O předkovi psa se vede mnoho polemik. Vedly se také spory o tom, zda je předek jeden nebo je jich více (Galibert, 2011). Darwin (1859) předpokládal, že domácí pes vznikl ochočením a vzájemným křížením různých druhů psovitých šelem. Další hypotéza – Lorenzova (2002) poukazuje na to, že některá plemena psů vznikla domestikací vlka, jiná plemena domestikací šakala. Budiansky (2002) má za to, že si člověk vycvičil vlčí mládě, které ho doprovázelo při lovu. Tyto názory ale dnes již neplatí. Již starší výzkumy, např. výzkumy Wayneho (1993) ukazují, že předky psa lze nalézt ve vlčí větvi čeledi Canidae. Také z novějších morfologických a genetických studií vyplývá, že jediným předkem psa je vlk obecný (*Canis lupus*) (Savolainen, 2002; Germonpré, 2015).

### 3.2.1 Archeologické nálezy

Vlčí kostry byly nalezeny již v hrobech prvních hominoidů (Galibert, 2011). Toto soužití prehistorických lidí a vlků sice nemusí znamenat počátek domestikace, ale svědčí o tom, že žili společně, blízko sebe, obývali stejné území a je možné, že lidé odebírali mláďata vlků, aby si je pak mohli ochočit. Je pravděpodobné, že pes byl prvním domestikovaným druhem, a to především ke konci poslední doby ledové, která odpovídá době před 30 000 lety, kterou mnoho autorů uvádí jako počátek domestikace psa.

V Oberkasselu v Německu byla nalezena lebka stará 13 000 – 17 000 let. Tato lebka byla velmi robustní a pravděpodobně pocházela z vlka či velkého psa a to vedlo k myšlence, že pes vznikl z velkých severních polárních vlků. Na středním východě však byly nalezeny jeskynní sedimenty menšího psa z doby mezolitické, které ukazovaly, že původcem je spíše lehčí jihozápadní asijský vlk (Verginelli, 2005).

Mezi důležité poznatky patří archeologické nálezy z Předmostí u Přerova. Zde bylo nalezeno velké množství kostí z doby paleolitu. Tyto kosti nebyli jen lidské, ale i zvířecí – mamutí, vlčí a další. Bylo zde objeveno přes 4000 kostí vlků ze 103 jedinců (Pokorný, 1951). Nalezena tu také byla kompletní kostra psa nebo malého vlka a dále 7-8 kompletních koster vlků. Vědci M. Lázničková-Galetová, M. Germonpré a M. V. Sablin (2012) zkoumali lebky ze tří různých míst – M. Lázničková-Galetová z Předmostí, M. Germonpré lebku z jeskyně Goyet a M. V. Sablin lebku z naleziště Andeevo v Rusku. Všichni dospěli k názoru, že všechny tři lebky vykazují shodné znaky domestikace. Na základě získaných dat zjistili, že lebky nepatří divokým vlkům, ale již domestikovaným psům. Znaky, ze kterých toto vyplynulo, jsou: menší mozkovna, širší patro a jinak uspořádané zuby.

V Předmostí u Přerova byly nalezeny lebky psovitých šelem, které pocházejí z tzv. paleolitických psů a pleistocenních vlků, jelikož pochází z doby před 26 000 - 27 000 lety, tedy z doby pozdního glaciálu a pleniglaciálu (Germonpré et al., 2013, 2015). Spousta lebek pocházejících z přibližně stejné doby a ze stejných zvířat – paleolitických psů a pleistocenních vlků – se našla i na spoustě dalších míst, např. v jeskyni v belgických Ardenách, na Ukrajině (Pidoplichko, 1998) a další lebky v Rusku (Germonpré, 2012). Tyto nalezené lebky byly využívány k mnoha studiím k prokázání původu dnešního psa, i když podle studie Germonpré (2013) je zapotřebí více údajů, aby bylo možné říci, že z vlků žijících blízko lidských obydlí vznikl pes domácí. Ale určitě lze říci, že kosterní pozůstatky nalezené v okolí lidských obydlí dokazují, že domestikace v této době již probíhala.

### 3.2.2 Genetické analýzy

Genetickými důkazy lze také dokumentovat původ psa z vlka obecného. První studie, které zkoumaly chromosomy savců, se začaly objevovat v devadesátých letech (Cox et al., 1990).

K objasnění vztahů mezi vlkem a psem byla použita analýza mitochondriální DNA (mtDNA) nebo také metoda jednonukleotidového polymorfismu = SNP (Wayne, 2012), který rozlišuje odchylky individuálních nukleotidů v sekvenci DNA. Mutace míst, na kterých vznikají SNP, jsou pomalé a lze je využít k mapování historie druhů na zemi (člověka, psa a dalších druhů). Je třeba však rozlišovat od sebe materiál jaderný a mitochondriální. Jaderné nálezy evropských psů jsou shodné s populací vlka na Středním Východě, na druhé straně mitochondriální důkazy ukazují spíše na východoasijský původ (Wayne, 2012).

Archeologické nálezy lebek prošly genetickou analýzou, podle které lze určit stáří lebky i z jakého zvířete pocházela.

Za nejstarší nalezenou lebku je považována lebka z jeskyně Goeyt v Belgii objevená v 19. stol. (Germonpré, 2009). Tato lebka patřila tzv. paleolitickému psu. Stáří této lebky bylo určeno pomocí radiokarbonové metody datování ve studii podle Germonpré (2012) přibližně na 32 000 let. Goyetská lebka prošla také analýzou mtDNA a tato analýza ukázala, že psovitě šelmy v Belgii měly velkou genetickou diverzitu (Germonpré, 2009). Velkou genetickou variabilitu měly i lebky psovitých šelem nalezené v Itálii (Verginelli, 2005).

Z těchto i dalších studií vyplývá, že lebky paleolitických psů měly stejný tvar a jejich morfologická stavba je ustálená u psů, kteří se vyskytovali v následujících obdobích po poslední době ledové.

Ve studii Lindblad-Toh (2005) bylo prokázáno, že pes a vlk mají stejné množství mitochondriální DNA a to 98%. Z toho lze předpokládat, že vlk a pes jsou nejvíce příbuzní (Lindblad-Toh, 2005). Také molekulárně genetické studie prokázaly, že pes má stejný počet chromozómů – 78 – jako vlk a to mu pak umožňuje plodit životaschopné potomstvo s vlkem (Wayne, 1993).

Ze všech archeologických nálezů a genetických analýz tedy vyplývá, že jediným předkem psa je vlk obecný.

### 3.3 Domestikační změny

V průběhu domestikace došlo k významným změnám, které ovlivnily nejen vzhled psa, ale také jeho chování. Změny, které se projeví, nejsou ovlivněny jen geneticky, ale podílí se na nich i prostředí, ve kterém se jedinci vyskytují a jejich způsob života (Saetre, 2004).

#### 3.3.1 Exteriérové změny

Mezi změny, které jsou dobře patrné navenek a v některých případech velmi odlišné od předchůdce psa, lze zařadit změny srsti, které se týkají převážně zbarvení, struktury a délky srsti. Dnešní plemena psů se svým zbarvením velmi liší od původního, vlkošedého zbarvení vlka. Vyskytují se i taková zbarvení, která by neumožnila psům přežití ve volné přírodě. Existuje mnoho typů psí srsti, které jsou odlišné od vlčí. U psů se vyskytuje např. kudrnatá či zvlněná srst, jemná nebo hrubá srst. Na všech těchto změnách se podílí řada genů, které se vzájemně ovlivňují a jejichž různými kombinacemi vzniká velká rozmanitost psí srsti.

Změna kůže je další změnou, která se objevuje u dnešních psů. U některých plemen tvoří kůže kožní řasy a záhyby, které jsou mnohdy velmi hluboké. Tento typ kůže se vyskytuje např. u plemene šarpej, buldok, mops, bladhound, boxer a je spojen s různými nemocemi, které se vyskytují, když o ně není dostatečně pečováno.

Další změny se projevují na kůži a na lebce – zde si lze všimnout odlišností ve velikosti lebky a mozkovny nebo změny tvaru lebky. Dnešní plemena psů mohou mít lebky krátké, středních rozměrů nebo dlouhé. Kromě změn ve velikosti a tvarech lebky dochází na lebce také ke změnám, které se týkají uší, např. jejich tvar, postavení, velikost. Vlivem genetických změn dochází ke změně tvaru ucha – zakulacují se jeho okraje. S touto myšlenkou přišel již Belyaev (1969), který tvrdil, že k těmto genetickým změnám dochází při selekci na krotkost. Tato myšlenka byla podpořena výzkumem Younga (2007), ve kterém bylo prokázáno, že psi se špičatýma ušima jsou ostražitější. Jsou to především plemena severská. Velikost ušních boltců je také proměnlivá. Velké ušní boltce měli jedinci žijící v teplejších oblastech, zde sloužily např. k tomu, aby ochlazovaly tělo. V chladných oblastech se naopak uši zmenšovaly, aby nedošlo k jejich poškození vlivem chladu. U některých psích plemen se objevují převislé uši. Ušní chrupavka se zcela nevyvine a ucho zůstane sklopené. Převislé uši se vyskytují např. u plemene kokršpaněl.

Domestikační změny se ve velké míře projeví i na velikosti těla psa a na délce končetin. V dnešní době se vyskytují plemena, která dosahují gigantických rozměrů, např. německá

dogy, irský vlkodav, novofundlandský pes a další. Na druhé straně jsou plemena trpasličí, sem lze zařadit například čivavu (Young, 2007).

Důsledkem domestikace došlo také ke zkrácení končetin (Jensen, 2004). U některých plemen psů se objevuje porucha růstu dlouhých kostí, psi pak mají končetiny krátké. Mezi tato plemena patří především jezevčáci, ale také další plemena, jako např. baset. Některé studie ukázaly, že vlk má delší končetiny i větší tlapy než pes (Pacquet, 2003).

### **3.3.2 Etologické změny**

Kromě exteriérových změn, lze pozorovat i změny etologické. Jsou to změny např. ve vokalizaci, rozpoznávání lidských signálů nebo změny v chování.

Vlci a psi mají podobné akustické projevy. Podobný je jejich význam a funkce. Výjimku tvoří štěkání (Federsen-Petrsen, 2000). U mladých vlků trvá vokalizace prvních 4 až 5 týdnů, poté je tento projev potlačen, patrně je to kvůli nebezpečí upozornění na sebe (Fox, 1971). U vlků se objevuje vytí, které slouží k ovlivňování jedinců na větší vzdálenosti. Štěkání vlci využívají k varování skupiny nebo k obraně. Psi využívají štěkání v mnohem větším rozsahu.

Mezi vlastnosti, které mají vlk i pes společné, patří spánek, který trvá přibližně dvanáct hodin. V chování vlka a psa se ale vyskytují určité odlišnosti (Saetre, 2004). Jelikož existuje mnoho různých plemen psa, je lepší porovnávat rozdíly v chování mezi vlkem a konkrétním plemenem psa. Ale i mezi plemeny se vyskytují podobné rozdíly jako u vlka a psa. Psi v interakci s lidmi nevykazují silné stresové reakce (Hare, 2012), u psů se vyskytuje submise vůči člověku. Vlci chovaní jako domácí psi jsou agresivnější i více nedůvěřiví vůči lidem (Dostál, 2007).

Změnami chování způsobené procesem domestikace se zabýval i genetik Dmitrij K. Belyaev. Se svým experimentem začal v roce 1959 a experiment pokračuje dodnes. Tento experiment byl zaměřen na následky domestikace, protože byly stále fyziologické a morfologické změny neznámé. K tomuto pokusu byly využity stříbrné lišky, jelikož jsou podobné psům. Tento pokus byl zaměřen na krotké chování a přátelský vztah k lidem (Bidau, 2009). V pokusu bylo 100 samic a 30 samců, kteří nereagovali vůči člověku nijak agresivně, proto se očekávalo, že u nich vymizí obranné reakce vůči člověku (Trutt, 2004). Mláďatům byla nabízena potrava z ruky a bylo s nimi různě manipulováno. Testování probíhalo v kleci, kde bylo štěně samo a s ostatními štěňaty v uzavřeném prostoru. V sedmi až osmi měsících lišky pohlavně

dospívají. V tomto věku byly lišky zařazeny do skupin. Nejméně ochočené lišky, které utíkaly a kousaly, byly zařazeny do třetí skupiny. Lišky, které sebou nechaly manipulovat, ale nevykazovaly žádné přátelské emoce, byly zařazeny do druhé skupiny. Do první skupiny byly zařazeny lišky, které při setkání s člověkem byly přátelské. Po nějaké době byla přidána ještě skupina, do které byly zařazeny lišky, které se snažily upoutat pozornost člověka, snažili se navázat s ním kontakt (Trutt, 1999). Trutt (2004) dále popisuje, že ve čtvrté generaci reagovala štěňata na příchod člověka kňučením a vrtěla ocasem. Podíl těchto lišek se stále zvyšoval a po 50 letech bylo těchto lišek ve čtvrté skupině téměř 80 %. Tyto „domestikované“ lišky měly tedy chování podobné domácím psům. U krotkých lišek byla prokázána vyšší hladina serotoninu, který potlačuje agresivní chování. Bidau (2009) uvádí, že u neselektovaných lišek je vyšší hladina noradrenalinu, než je u krotkých lišek. Také hladina kortizolu byla u agresivních lišek vyšší, než u krotkých. Objevila se snaha potlačit kortizol u agresivních lišek, ale vedlo to pouze ke sníženému strachu z nových klecí, ale agrese přetrvávala stále (Hall, 2012).

Se změnami chování se začaly objevovat i morfologické změny, např. jiný tvar lebky, stočený ocas nebo bílé skvrny, které se projevovaly již od 8. generace.

Lišky, u kterých došlo k ochočení, mají k lidem tedy pozitivní emocionální vztah, ale lišky u kterých k ochočení nedošlo, jsou vůči lidem agresivní nebo se chovají bojácně (Trutt, 1999).

Psi dokáží sledovat polohu hlavy, očí i rukou člověka nebo jeho postoje. Na to, proč jsou psi schopni reagovat na různé lidské signály, se snaží přijít mnoho vědců. Bylo zjištěno, že psi jsou citliví na lidskou pozornost při komunikaci (Soproni, 2001). Pokud naváže člověk se psem oční kontakt, pes pochopí, že je gesto zaměřeno na něj a poté na něj reaguje. Schopnost porozumět lidským signálům souvisí s tím, že se psi naučili dívat na tvář člověka, vlci toto však nedělají (Soproni, 2001; Miklósi, 2003). Porozumění signálům, které vysílá člověk je ovlivněno i vývojem psa a získáváním zkušeností v průběhu života. Do jaké míry se na této schopnosti ontogeneze a zkušenosti podílejí, není stále jasné. Podle výzkumů Doreye (2010) mají štěňata jen malou schopnost porozumět lidským signálům před 21. týdnem života, proto je podle Doreye (2010) nutné udělat další studie, které se budou zabývat vlivem předchozích zkušeností na rozpoznávání lidských signálů.

## 3.4 Vybrané změny

### 3.4.1 Změna tvaru lebky

Lebka je důležitým morfologickým znakem, který ukazuje, jak se proměnili psi v procesu domestikace. U dnešních plemen psů lze pozorovat velké množství tvarů lebek, které se v některých případech velmi odlišily od původního tvaru.

#### 3.4.1.1 Lebka vlka

Rozdíly mezi vlčí a psí lebkou popsal již Iljin (1941), který se zabýval genetikou psa a vlka. Nejvýraznějším rozdílem mezi lebkou vlka a psa je velikost vnějšího úhlu mezi dvěma liniemi. Jednu linii určuje horní a spodní okraj očního důlku, druhá linie je tvořena horním okrajem lebky. Velikost tohoto úhlu je u vlků 40 – 45 stupňů, u psů má tento úhel 53 – 60 stupňů (Mech, 1974).

Dalším rozdílem, který popisuje také Iljin (1941) je velikost a tvar vydutých částí lebky. V těchto částech jsou uloženy sluchové orgány. U vlků je tato část velká, vypouklá, psi však mají tuto část menší a mírně stlačenou.

Vlk má lebku větší, psí lebka je výrazně kratší s širším patrem (Parker, 2010).



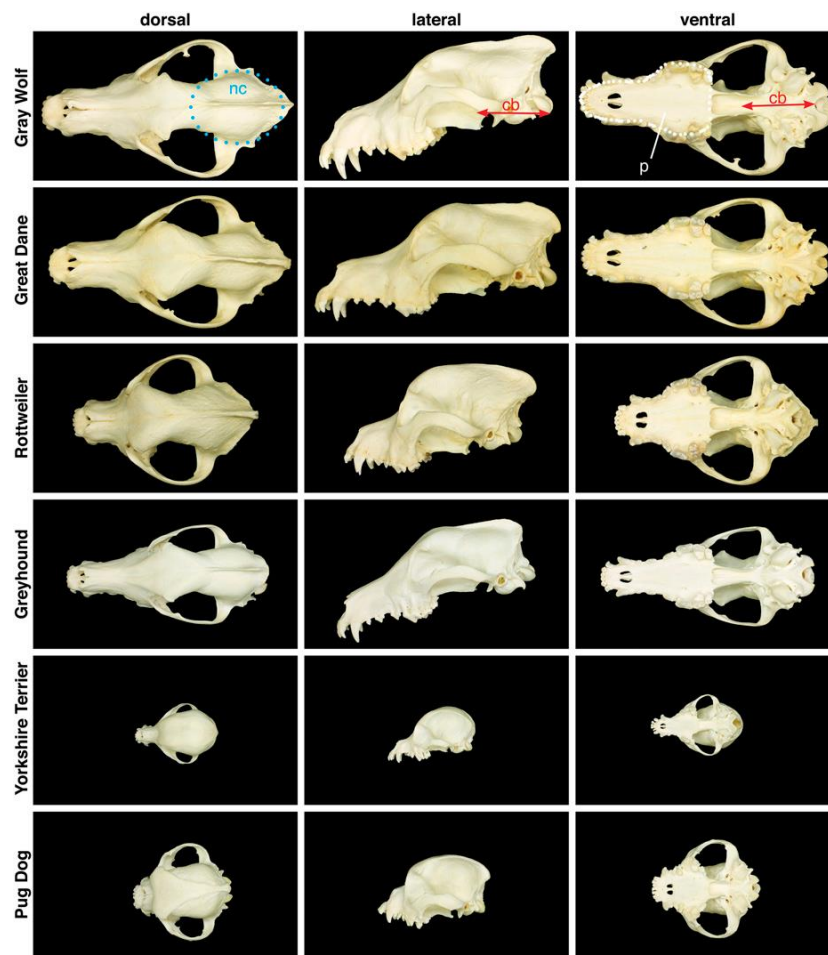
Obr. 1. Lebka vlka obecného (<http://www.biolib.cz/IMG/GAL/122494.jpg>).



### 3.4.1.2 Zkracování lebky

V průběhu domestikace došlo na lebce k různým změnám. Mezi tyto změny patří zmenšení velikosti mozkovny. Hmotnost mozku se zmenšila a to přibližně o 30% (Schoenebeck, 2013).

Došlo postupně ke zkracování obličejové části lebky (Janeczek et al., 2008) a čelistí, které vedlo k nahuštění zubů nejprve vedle sebe, poté za sebe (Morey, 1990) a zuby se tak přizpůsobily velikosti čelisti. U některých zubů došlo k výměně úloh. Například u masožravého vlka je horní trháč delší než délka dvou stoliček. U psů je proporce těchto zubů opačná, jelikož domácí psi jsou krmeni i rostlinnými krmivy jejich zuby jsou uzpůsobeny spíše k drcení potravy než k jejímu trhání (Elbroch, 2006).



Obr. 2. Rozdíly mezi těmito znázorněnými lebkami ukazují na velkou morfologickou rozmanitost lebek psa domácího. Je zde znázorněna hřbetní (dorsal), laterální (lateral) a ventrální (ventral) perspektiva lebek různých plemen psů. Rozdíly jsou patrné ve tvaru patra (p, bílé tečky), tvaru neurocrania (nc, modré tečky) a v délce základny lebky (cb, červená čára). Je zde zobrazena lebka vlka obecného (Gray Wolf) a lebky plemen psů – německá doga

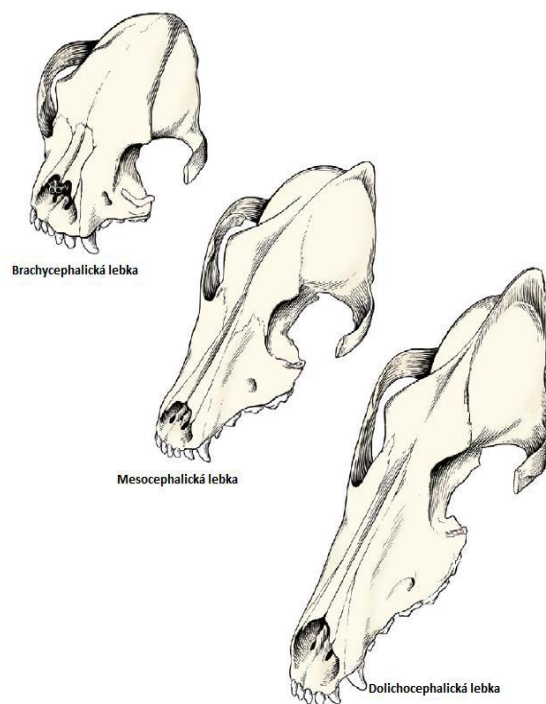
(Great Dane), rotvajler (Rottweiler), greyhound, jorkšírský teriér (Yorkshire Terrier), mops (Pug dog) (Schoenebeck, 2013).

### **3.4.1.3 Lebka psa**

Psí lebka je tvořena párovými a nepárovými kostmi a je rozdělena na část obličejovou a mozkovou, která chrání mozek. Kosti lebky jsou spojeny švy, v některých místech chrupavkovou sponou nebo kloubem (čelistní kloub). Funkce lebky je převážně mechanická – chrání orgány v ní uložené, ale slouží také k úponu, odstupu nebo opora svalů.

U psů existuje mnoho tvarů a velikostí. V porovnání s lebkou vlka, je lebka psa menší, kratší (Parker, 2010).

Podle lebky je možné rozdělit plemena psů na brachycefalická, mesocefalická a dolichocefalická plemena. Toto rozdělení se řídí délkou obličejové části, i když nejsou pevně dané rozměry jednotlivých typů lebek. Pro měření lebky se dnes často používá kraniocefální úhel (Meola, 2013). Brachycefalická neboli krátkolebá plemena se vyznačují krátkou a širokou lebku. Typickými plemeny s brachycefalickou lebku jsou např. anglický buldok, mops, šarpej, pekingský palácový psík (Meola, 2013). Mesocefalická plemena jsou označována jako střednělebá plemena a jejich lebka má střední rozměry (Pichetto, 2011). Do této skupiny patří plemena jako labrador, retrívr nebo třeba ovčácká plemena Dolichocefalická – dlouholebá – plemena mají lebku dlouhou a úzkou. Plemena dlouholebá jsou např. kolie nebo chrti.



Obr. 3. Znárodnění tří typů lebek. Brachycefalická lebka (nahore vlevo), mezocefalická lebka (uprostřed), dolichocefalická lebka (vpravo dole) (Evans, 2013).

#### **Příklady plemen psů brachycefalických, mezocafalických a dolichocefalických**



Obr. 4. Brachycefalické plemeno německý boxer  
(<http://www.boxer.name/images/Hlava%20QuibyBK.jpg>)



Obr. 5. Mesocefalická lebka labradorského retrívra  
([http://www.retriver.cz/prispevky/kruts\\_obraz\\_stand/hl\\_6.jpg](http://www.retriver.cz/prispevky/kruts_obraz_stand/hl_6.jpg))



Obr. 5. Dolichocefalická lebka krátkosrsté kolie  
([http://www.ipes.sk/sites/default/files/daiscerys\\_hlava.jpg](http://www.ipes.sk/sites/default/files/daiscerys_hlava.jpg))

#### **3.4.1.3.1 Brachycefalická lebka**

Tato lebka se vyznačuje velmi zkráceným čenichem, krátkou, širokou hlavou, vyskytuje se také předkus a vystupující oči (Johnson, 2013). V místech, kde se na lebce spojují tři a více kostí vazivovou membránou, se nacházejí pohyblivá spojení – fontanely, tato spojení po porodu zarůstají a uzavírají se (Černý, 2002). U štěňat dochází k uzavření mezi druhým a třetím měsícem života. Na lebce brachycefalických psů se nacházejí ještě další fontanely – mezi temenní a týlní kostí a mezi spánkovou a týlní kostí. K uzavření těchto fontanel však

u brachycefalických plemen nedojde, v tomto stavu zůstanou celý život psa, proto je tato brachycefalická lebka oslabena a mozek je méně chráněn (Černý, 2002).

Zkrácení čenichové části vede k problémům dýchacích cest a vzniká brachycefalický syndrom dýchacích cest (Koch, 2003; Oechtering, 2007). Tento syndrom postihuje především měkké patro, což je svalově-membránová část přepážky oddělující trávicí a dýchací ústrojí (Pichetto, 2015). Navazuje na tvrdé patro a překrývá hrtanovou příklopku (epiglottis). Jestliže tyto oddíly nespolupracují, nejsou v harmonii, dochází k narušení dýchání a polykání. U psů je měkké patro spíše delší a to i u brachycefalických plemen (Arrighi, 2011). Pokud je tedy lebka zkrácena a měkké patro je dlouhé, dochází ke ztížení polykání a dýchání (Packer, 2015). Růstem psa ještě dochází ke zhuňování měkké tkáně, která pak blokuje hrtan a nosohltan, tím je narušena termoregulační funkce nosu. Při růstu psa se zvětšuje i střední obličejová část, dochází k zúžení nosních dírek, kterými poté prochází méně vzduchu a to musí pes kompenzovat usilovnějším dýcháním.

Brachycefalická se plemena se vyskytovala již před tím, než vznikla moderní plemena, což dokazují archeologické nálezy. Tito psi byli původně vyšlechtěni k boji.

Brachycefalie je spojena s velkými zdravotními komplikacemi. K již zmíněným problémům s dýcháním, polykáním lze přidat další. Např. rozštěp patra a rtu, předkus, vady očí, chronická dušnost a dýchací obtíže při pohybu, větší náchylnost k přehřátí, může docházet i ke kolapsu organismu z důvodu nedostatku kyslíku v krvi (Packer, 2014).

Brachycefalická plemena psů jsou však velmi oblíbená, jelikož tvar lebky je připomíná lebku dětí (Bannasch, 2010).

### **3.4.2 Struktura a délka srsti**

#### **3.4.2.1 Srst**

Srst tvoří povrch těla psa a chrání ho před různými vlivy prostředí. Srst savců je tvořena chlupy, které vyrůstají z kůže. Chlupy mohou mít různý tvar a velikost a jsou tvořeny bílkovinou – keratinem (Budras 2007).

Částí chlupu jsou dřev (medula), která tvoří osu chlupu, obsahuje keratin a malé množství melaninu. Další částí chlupu je kůra (kortex), kde je uložen melanin, který ovlivňuje barvu

srsti. Svrchní částí chlupu je kutikula, která tvoří šupinky, u psů tyto šupinky odstávají, a chrání chlup před mechanickým poškozením (Stenn, 2001).

Chlupy lze rozdělit podle oblastí na krycí, podsadové a hmatové. Hmatové chlupy se nacházejí pouze na některých částech těla, např. na horním pysku, tváři, horním víčku. Tyto chlupy jsou silné, zrohovatělé a delší než ostatní pokrýv hlavy. Hmatové chlupy jsou důležitými receptory a doplňují hmatové orgány v kůži. Také obsahují nervová zakončení, díky kterým může pes vnímat tlak, bolest, chlad nebo teplo. Krycí chlupy – pesíky – jsou silnější, dlouhé, hrubší a tvoří horní povrch těla a také určují charakter srsti. Pesíky bývají hodně pigmentované. Kratší, jemnější chlupy tvoří podsadu, která chrání psa před vnějšími teplotami a určuje zbarvení srsti.

Chlupy se shlukují do chlupové folikuly, která je uložena ve škáře kůže. U psů jsou tyto folikuly složené. Z jednoho póru vyrůstá jeden krycí chlup, který je silnější a více chlupů podsadových (Budras, 2007). Chlupové folikuly jsou v kůži rozmístěny ve skupinách. Pokud jsou chlupy jemnější, je jich na dané ploše více. Do folikulů, ze kterých vyrůstá pesík ústí několik žláz – pachová a mazová. K folikulu je vázán i sval, který umožňuje napřimování chlupu. Ve folikulech pro podsadové chlupy se nachází pouze mazová žláza. Maz produkovaný mazovou žlázou srst změkčuje, udržuje ji pružnou a na povrchu chlupu a pokožky tvoří voděodolnou bariéru. Maz má také antibakteriální a antiparazitární účinky.

Chlupy mají také řadu fyzikálních vlastností, které ovlivňují celkový stav chlupu. Patří mezi ně např. pevnost, pružnost, tažnost nebo odolnost proti vnějšímu tlaku (Mahdalová, 2016).

#### **3.4.2.2 Srst vlka**

Vlčí srst je stejně jako u psů tvořena dvěma vrstvami. Vrchní vrstva je tvořena hustými pesíky, které odpuzují vlhkost. Spodní vrstva – podsada – je měkká, tvoří dobrou tepelnou izolaci. Srst vyrůstá ve shlucích, které obsahují jeden pesík a několik podsadových chlupů (Mech, 2012).

Na jaře většina podsadových a část krycích chlupů vypadává a znovu pak naroste na podzim. Trup je pokryt hustou a dlouhou srstí, končetiny mají srst krátkou.

Vlci žijící v severních, chladnějších oblastech mají srst hustší a delší než jiní vlci (Lopez, 1978). U vlků žijících v teplejších oblastech tvoří srst kratší pesíky a řidší podsada.



Obr. 6. Hustá srst vlka v chladných oblastech (<http://selmy.ursus.cz/vlk/img/obecne/srst.JPG>)

### 3.4.2.3 Srst psa

Determinaci struktury a délky srsti psa podmiňují tři hlavní geny – RSPO2, FGF5, KRT71. Tyto geny ovlivňují, kromě uvedeného, také vznik vousu a obočí.

Gen RSPO2 (R – spondin – 2) ovlivňuje hrubé osrstění s výraznými znaky – vous a obočí. Byl objeven na 13. chromozómu. Tento gen je součástí signální dráhy, která ovlivňuje chlupové folikuly – jejich vznik a funkci. Cadieu (2009) testoval přítomnost genu RSPO2 u sedmi plemen psů, kteří měli výrazné znaky vousu a obočí. Byla nalezena inzerce v tomto genu v regionu UTR. Bylo zkoumáno 298 jedinců se znaky, z toho u 297 se objevila inzerce v homozygotní nebo heterozygotní formě. U všech 406 zkoumaných psů, kteří měli znaky vousu a obočí nevýrazné nebyla přítomna inzerce genu RSPO2. Znaky vousu a obočí se dědí dominantním způsobem. Má-li pes znaky, je nositelem inzerce na jedné nebo obou alelách, bez znaků nese dvě původní, divoké (wild type) alely.

Znaky jsou spojeny s hrubou srstí, ale vyskytují se i plemena s hrubou srstí, ale nevýraznými znaky (Dostál, 2007). Přítomnost divokých alel, způsobuje u některých plemen psů nestandardní osrstění (improper coat). Parker (2010) uvádí, že za tento typ osrstění je zodpovědná divoká alela. Nestandardní osrstění se dědí autosomálně recesivně a projeví se tedy pouze u jedinců, kteří zdědili divokou alelu od obou rodičů a jsou tedy homozygotní. Jedinci heterozygotní budou pouze přenašeči, toto osrstění se u nich neprojeví. Plemena, u kterých se objevuje nestandardní osrstění, jsou např. portugalský vodní pes, havanský psík, labradoodle. U portugalských vodních psů se objevují dvě základní varianty osrstění, zvlněné (wavy) a kudrnatá (curly) (Parker, 2010). Srst je hustá a pokrývá rovnoměrně celé tělo i tváře,

temeno hlavy a nohy. Pokud se objeví osrstění nestandardní, pak má jedinec na hlavě a nohou srst krátkou. Zbytek těla je pokryt silnou spíše rovnou srstí, případně může být srst mírně zvlněná. Někdy jsou portugalští vodní psi s tímto netypickým osrstěním přirovnáváni k curly- nebo flat- retrívům. Nestandardní osrstění nezpůsobuje žádné zdravotní problémy.

Znaky vousu a obočí jsou typické např. pro plemena jezevčík, čínský chocholatý pes, německý drátosrstý ohař.



Obr. 7. Hrubosrstý jezevčík s výraznými znaky obočí a vousu ([http://www.jezevciktrpaslici.wz.cz/DSC\\_0043%20kopie.jpg](http://www.jezevciktrpaslici.wz.cz/DSC_0043%20kopie.jpg))

FGF5 neboli fibroblastový růstový faktor 5 je gen, který se nachází na 32. chromozómu. Tento gen určuje délku srsti. Fenotyp dlouhé srsti se dědí autozomálně recesivně. U psů, kteří mají dlouhou srst se na genu FGF5 na obou alelách nachází mutace. Při této mutaci dochází k výměně aminokyseliny cysteinu na aminokyselinu fenylalanin (Cadieu, 2009). Tato mutace byla objevena u velšského jezevčíka (Housley, 2006). Gen je touto mutací poškozen a je vyřazen z činnosti. Tím se cyklus růstu prodlouží a dochází k nárůstu delší srsti.

Duplikace v genu FGF5 vytváří u plemene rhodéský ridgeback pruh srsti, která roste obráceně, tento pruh je označován jako hřeben. Pruh je široký asi 5 cm a začíná mezi lopatkami a končí na bedrech (Hillbertz, 2007).





Obr. 8. Dlouhosrstý jezevčík

(<http://www.vyberpsa.cz/fotky/ilustrace/jezevciktrpaslicidlouhosrsty.png>)

Na chromozómu 27 se nachází gen KRT71. Kóduje bílkovinu keratin, ze které jsou tvořeny chlupy. Tento gen ovlivňuje vlnitost, kadeřavost srsti. Mutace genu způsobí záměnu aminokyselin, arginin je nahrazen tryptofanem. Pes, u kterého se objeví mutace na alespoň jedné alele tohoto genu a je také dlouhosrstý má kudrnatou srst. Psi, kteří mají srst rovnou, jsou homozygoté (Cadieu, 2011).



Obr. 9. Projev nestandardního osrstění u plemene labradoodle

([https://static1.squarespace.com/static/574ba54737013bafc3a733f5/t/576c577a440243dec\\_aab0015/1467747597216/Prairie+Doodles+about+labradoodle+breed%2C+history?format=500w](https://static1.squarespace.com/static/574ba54737013bafc3a733f5/t/576c577a440243dec_aab0015/1467747597216/Prairie+Doodles+about+labradoodle+breed%2C+history?format=500w))

Kombinacemi těchto genotypů vzniká sedm různých typů srsti, které lze najít u dnešních plemen psů (Cadieu, 2009). Plemena s krátkou srstí mají divoké alely u všech tří genů. Dlouhá srst je způsobena mutací genu FGF5, jestliže je k této variantě přidána i mutace v RSPO2, mají psi dlouhou hladkou srst a výrazné obočí a vousy. Kombinace genových variant v genu FGF5 a KRT71 způsobují, že je srst dlouhá a kudrnatá (vlnitá). Srst musí být dlouhá, aby mohla kudrnatá či vlnitá, proto jsou plemena psů s touto srstí homozygotní v genu FGF5.

Plemena drsnosrstá mají mutaci v genu RSPO2 a vyskytuje se u nich tedy vous a obočí. Mutace genů RSPO2 a KRT71 způsobuje, že je srst drsnější, ale více kudrnatější a delší.

Pokud budou u plemene přítomny všechny tři mutace na příslušných genech, bude srst dlouhá kudrnatá s výrazným vousem a obočím.

U šedých vlků nebyla nalezena žádná z těchto variant.

Viditelnou změnu, kterou lze pozorovat na těle psa, je absence srsti. Na 17. Chromozómu je uložen gen FOX 13. Tento gen kontroluje vývoj srsti a zubů v embryonálním vývoji. Mutace tohoto genu způsobí, že je jedinec bez srsti. Homozygoté, kteří mají mutaci na obou alelách, zahynou již v děloze. Heterozygoté se narodí bez srsti nebo osrstění.

Tento typ srsti se vyskytuje u plemen psů, jako je např. peruánský naháč, čínský chocholatý pes, mexický naháč (Kimura, 1993).



Obr. 10. Ukázka plemene psa bez srsti – peruánský naháč

(<http://www.celysvet.cz/stanice/obrazek/S-419-8326ccb902d40c00496e874b067de5f3e.jpg>).

### 3.4.3 Změny ve zbarvení srsti psa

Díky šlechtění je zbarvení srsti psa velmi pestré. Některé typy zbarvení by však psům neumožnily přežít ve volné přírodě, byli by snadným terčem pro predátory nebo na druhé straně by jim kořist utekla.

#### 3.4.3.1 Zbarvení psa

Barva psí srsti byla zkoumána mnoho let. Již Wing (1950) a Little (1957) předpokládali, že existují geny, které jsou zodpovědné za dědičnost barvy a vzoru psí srsti. U většiny plemen je ve šlechtění povolen pouze určitý rozsah barev, či u některých plemen mají všichni psi stejný barevný vzor. Některé typy zbarvení mohou vést k vyřazení zvířete z chovu a také se mnoho chovatelů domnívá, že určité typy zbarvení mohou mít nežádoucí účinky na zdraví psa (Schmutz, 2007).

Ve svrchní vrstvě pokožky jsou uloženy pigmentové buňky, tzv. melanocyty. Ty se také nacházejí např. v jednotlivých chlupcích srsti. Melanocyty produkují pigment melanin, který má dvě formy, eumelanin a feomelanin. Zbarvení srsti proto ovlivňuje produkce těchto hlavních pigmentů a také to, v jakém poměru se v srsti vyskytují.

Eumelanin ovlivňuje hnědý až černý pigment, feomelanin zase světlý až hnědočervený pigment.

Základem zbarvení je lokus C. Pokud je přítomna dominantní alela, pigment se tvoří. Jestliže je ale přítomna alela recesivní, pigment se netvoří a vzniká srst, která je bezbarvá. Pes s takovou srstí je označován jako albín. Tito jedinci mají modré oči, růžově zbarvený nos.

U psů bylo nalezeno několik genů, které se podílejí na výsledném zbarvení. Jsou jimi melanokortin 1 receptor (dále MC1R), agouti signální peptid (dále jen ASIP), betadefensin 103 (dále CBD103), tyrosin related protein (dále jen TYRP) a další. U většiny obratlovců je produkce eumelaninu a feomelaninu regulována především geny MC1R, ASIP. U psů se k těmto dvěma genům přidává ještě gen CBD103. Tento gen má velkou afinitu k MC1R genu.

Geny podílející se na zbarvení srsti se navzájem ovlivňují. Proto je v dědičnosti zbarvení popsána hierarchie nejdůležitějších genů, které se podílí na výsledném zbarvení.

Melanokortin receptor 1 (MC1R) byl jedním z prvních genů, které byly studovány u psů, a byl zkoumán pomocí molekulárních metod. Tento gen byl zmapován na 5. chromozómu (Schmutz, 2001). Gen se nachází na lokusu E. V rámci tohoto lokusu lze rozeznat tři alely: E, E<sup>M</sup>, e. Gen MC1R je nadřazený (epistatický) ostatním genům podílejících se na zbarvení srsti.

MC1R dokáže tedy zablokovat projevy alel jiného lokusu, takže znak, který lze očekávat se neprojeví.

Kombinací dvou recesivních alel (e/e) vznikne červené nebo žluté zbarvení, jelikož je produkován pouze feomelanin. Dominantní alela tohoto genu podmiňuje produkci eumelaninu a způsobuje pak černé nebo hnědé zbarvení. Toto zbarvení je však dále ovlivněno lokusem K a lokusem A.

V dominantní formě je rozlišována alela E, ta je označována jako původní divoká forma, a alela E<sup>M</sup>, která vytváří masku. Někdy je však jako divoká označována alela E<sup>M</sup>. Maska je patrná pouze u psů světlého zbarvení nebo u psů skvrnitých. U psů s černým, hnědým nebo modrým zbarvením není často možné rozlišit masku od zbarvení jejich těla. U psů, kteří šedivějí věkem, se maska časem objeví. Maska se však neprojeví u psů, kteří mají bílý čenich, i když mají pro toto zbarvení alelu, jelikož v těchto oblastech není produkován melanin. Melanistická maska také nemusí být vždy pouze černá, jelikož je v souladu s ostatními geny, které ovlivňují produkováný typ eumelaninu (Schmutz, 2003).



Obr. 11. Žluté zbarvení labradorského retrívra

<http://data.hellosandy.net/ir/mojezoo/images/Gallery2Module/EncyclopediaModule/Races/hafici.cz/00/00/01/55/labrador3-igallery-image0000484.igallery.image0000001--640x480--logo-server-haficz.jpg>

Na lokusu K byly identifikovány tři alely.  $K^B, K^{br}, k^y$ . Hierarchie těchto alel je následující -  $K^B$  (black – dominantní černá)  $> K^{br}$  (brindle neboli žíhání, střídají se pruhy eumelaninu a feomelaninu)  $> k^y$  (yellow – žluté zbarvení) (Kerns, 2007). Gen CBD103 je lokalizován na 16. chromozómu a ovlivňuje černé zbarvení srsti.

K tomu, aby se projevilo černé, nebo hnědé zbarvení musí mít jedinec genotyp s alespoň jednou původní divokou alelou E, nejméně jednu alelu  $K^B$ . Projev alel  $K^{br}$  a  $k^y$  je ovlivňován lokusem A. Pokud je alela  $K^{br}$  přítomna a s ní se v genotypu nachází alela  $A^y$ , ve formě A/A nebo A/a dochází k žíhání, kdy se střídají v srsti pruhy eumelaninu a feomelaninu, které mohou mít i různé odstíny. U některých psů může dojít k větší převaze eumelaninu a psi se tak jeví jako černí, zatímco u jiných psů jsou pruhy eumelaninu úzké. Za přítomnosti recesivní alely a v homozygotním stavu (a/a) dojde k expresi eumelaninu a výsledné zbarvení je hnědé nebo černé. Psi s alelou  $k^y$  mají zbarvení světlé, žluté, světle hnědé. Toto zbarvení je ještě podmíněno alelou AGOUTI na lokusu  $A^y$ . K projevu tohoto zbarvení dojde ale jen v případě, že je genotyp homozygotní  $k^y/k^y$ .

Gen ASIP (agouti signální peptid) byl zmapován na 24. chromozómu (Kerns, 2004). Tento gen má několik alel, které také ovlivňují zbarvení psí srsti. Tyto alely mají mezi sebou tuto hierarchii –  $A^y > a^w > a^t > a$ . Projev lokusu A je ovlivněn lokusy E a K. V případě přítomnosti alely  $K^B$  a genotypu e/e se zbarvení lokusu A neprojeví, jelikož jsou tyto alely vůči alelám lokusu A epistatické. Alela  $A^y$  je nadřazená ostatním alelám lokusu A. Tato alela  $A^y$  způsobuje plavé zbarvení, označované jako fawn.

Divoký typ alely  $a^w$  způsobuje proužkování po celé délce chlupu. Pruhy vytváří střídání pigmentů eumelaninu a feomelaninu. Tyto proužkované chlupy se vyskytují převážně na hřbetu trupu. Alela  $a^w$  byla prokázána u vlka (Beryere, 2007), u kojota a také některých německých ovčáků (Schmutz, 2007). Zbarvení černá – světle hnědá (black and tan), označováno jako tricolor, je způsobeno alelou  $a^t$ . Toto zbarvení vzniká kombinací obou pigmentů – feomelaninu a eumelaninu.





Obr. 12. Zbarvení tricolor u krátkosrsté kolie (<http://www.genomia.cz/podklady/tricolor.png>)

Beryere (2005) uvádí, že mezi alelami  $a^w$  a  $a^l$  nebyl až donedávna žádný rozdíl v kódující sekvenci exonu 4 ASIP. Dreger et al. (2011) objevili, inserci SINE (short interspersed nuclear element) v intronu 1 genu ASIP, díky které bylo možné rozlišit alelu  $a^l$  od alely  $a^w$ . Inzerce SINE se nachází pouze u alel  $a^l$  a recesivní alely  $a$ , ale chybí u alel  $a^w$  a  $a^y$ . Bylo testováno 201 psů 35 psích plemen a u pěti z těchto plemen byl prokázán výskyt pouze alely  $a^w$ . U všech barevných variant plemene knírač byl zjištěn pouze genotyp  $a^w/a^w$ . Alela  $K^B$  způsobuje tedy černé zbarvení. Na rozdíl od předešlých domněnek, že existuje 5 nebo 6 alel genu ASIP, tento výzkum ukazuje, že existují pouze 4 ASIP alely.

Na 11. chromozómu byl objeven gen TYRP1 (tyrozin related protein 1). Tento gen ovlivňuje produkci hnědého nebo černého eumelaninu (Schmutz, 2002). Gen TYRP1 má alelu B, která ovlivňuje černé zbarvení a alelu b pro hnědé zbarvení srsti. Přítomnost jedné alely B vyvolá černé zbarvení jedince. Tento gen je ovlivňován genem MC1R, proto se černé zbarvení projeví pouze v případě, že je jedinec také genotypu EE nebo Ee. Alela B je tedy dominantní vůči recesivní alele b. Černý nos, černé pysky a černá pigmentace sliznic jsou znaky typické pro jedince s alelou B. Jedinec s genotypem ee na lokusu E má žlutě, krémově nebo červeně zbarvenou srst, avšak okolí oka, kůže nosu a okolí tlap jsou hnědé, černé nebo zředěné. To záleží na genotypu TYRP1.

V souvislosti s hnědým zbarvením byly objeveny tři alely –  $b^s$ ,  $b^c$ ,  $b^d$ . Pokud jsou přítomné dvě alely b, dochází k produkci hnědého eumelaninu. Jedinci s genotypem  $b^b$  mají hnědé až

játrové zbarvení nosu, drápů a sliznic, oko mívají také světleji pigmentované. Hnědá barva se tedy dědí recesivně vůči černé (Little, 1957). Alela  $b^s$  obsahuje stop kodon v exonu 5, alela  $b^d$  obsahuje delecii v exonu 5, třetí alela  $b^c$  je substitucí v exonu 2.



Obr. 13. Černé a hnědé zbarvení novofundlandského psa  
([http://www.genomia.cz/podklady/B\\_cerny\\_hnedy.JPG](http://www.genomia.cz/podklady/B_cerny_hnedy.JPG))

Dalším lokusem, který ovlivňuje zbarvení je lokus S (white spotting). Tento lokus kontroluje u psů strakatost. Tato bíle strakatá srst je způsobena různými variacemi genu MITF. Dominantní alela S způsobuje jednotné zbarvení srsti, strakatost se neobjevuje. Alela  $s^i$  způsobuje tzv. irské zbarvení, které vytváří bílé skvrny u jednotného zbarvení srsti. Skvrny se vyskytují např. na hlavě, krku nebo končetinách. Alela  $s^p$  způsobuje strakatost, která pokrývá srst asi z 20 – 80 %. Extrémní strakatost je kontrolována alelou  $s^w$ . Srst je bílá a pokrývá skoro celé tělo. Jedinec má ale tmavé oči, tmavý nos i pigmentované sliznice.

Na 25. chromozómu byl objeven gen MLPH (melanophilin gene). Tento gen je zodpovědný za ředění barvy (Drögemüller, 2007). Ředění způsobuje mutace c.-22G>A MLPH genu. Alela, která nese tuto mutaci, se označuje jako alela d. Dědičnost této mutace je autozomálně recesivní. Zesvětlený fenotyp se projeví v případě genotypu d/d. U jedinců, kteří mají černou srst, dojde ke změně zbarvení na šedou (modrou) a u červeně zbarvených jedinců na krémovou.

Za ředění barvy u různých plemen psů mohou být zodpovědné i jiné geny, jejichž varianty nejsou doposud popsány.

Gen SILV podmiňuje zbarvení merle. Tento gen byl zmapován na 10. chromozómu. Toto zbarvení se projevuje skvrnami zředěné základní barvy, které jsou kombinovány s oblastmi plné pigmentace. Např. na základní barvě, která je černá, hnědá, červená či světlá se vyskytují nepravidelné šedé nebo béžové skvrny. Tyto skvrny jsou rozloženy nerovnoměrně po celém těle.

Toto zbarvení nese s sebou určitá zdravotní rizika.



Obr. 14. Merle zbarvení krátkosrsté kolie (<http://www.genomia.cz/podklady/merle.png>)

Mezi zdravotní komplikace, které se objevují u heterozygotů (Mm) i homozygotů (MM) patří např. anomálie sluchu, zraku, vyskytuje se slabá až úplná hluchota, je zvýšen nitrooční tlak. Také se mohou vyskytovat anomálie kostry, srdečního i reprodukčního systému. Homozygotní jedinci bývají bledí, někdy zcela bílí, sliznice jsou světlé, narůžovělé a pigmentace očí nebo jednoho oka je většinou modrá.

Velmi slabé merle zbarvení, také cryptic merle, se projevuje často jen malým znakem např. na konci ocasu nebo na okraji ucha a tento typ nezpůsobuje žádné závažné zdravotní problémy. Psi s genotypem Mc/Mc nebo M/Mc nemají zdravotní problémy.



U psů, kteří mají hidden merle zbarvení není možné rozlišit mramorování. Je to u psů zbarvených červeně, zlatě, plavě nebo krémově. Toto zbarvení je možné rozeznat pouze na základě genetických testů.

#### **3.4.3.2 Zbarvení vlka**

Barva srsti vlka je velmi proměnlivá a pohybuje se od tmavě šedé až po bílou v arktických oblastech (Körberg, 2014). Objevují se různé odstíny šedé, hnědé, stříbrné nebo krémové. Vlci ale také mohou být zcela černí.

Na hlavě vlka je srst tmavší, okolo očí a uší tvoří charakteristickou masku. Kolem krku je srst tmavší a tvoří zde pruh, který přechází přes záda až na konec ocasu. Zde splývá s tmavšími chlupy. Zbytek těla je světlý. Takto zbarvení jsou světlejší vlci, u tmavých vlků je to naopak.

Mayr (1970), který zkoumal vlky v Severní Americe, usuzoval, že zbarvení vlčí srsti lze vysvětlit Glogerovým pravidlem. Podle tohoto pravidla by vlci žijící v oblastech jako např. Spojené státy americké, Mexiko a jižní Kanada, byli šedí a vlci žijící v jižních oblastech (kanadská Arktida) bílí. Mech a kol. (1998) předpokládali, že černí vlci žijí spíše v zalesněných oblastech, kde mají lepší podmínky pro přežití, ale objevil vlky, kteří měli černé zbarvení a žili na otevřené tundře.

Změny ve zbarvení vlčí srsti, z tmavé na světlou jsou způsobeny např. redukcí pigmentových buněk z důvodu pokročilého věku, nebo je ztráta pigmentace spojená s nemocí, hladověním nebo zraněním nebo se uplatňují genetické faktory. Zbarvení srsti je také ovlivněno prostředím, ve kterém vlk žije nebo ročním obdobím. V zimě je srst světlejší. Vlci v arktických oblastech jsou spíše bílí, někdy se objeví světle modré zbarvení.



Obr. 15. Vlkošedé zbarvení u vlka, způsobené alelou  $a^w$   
([http://www.genomia.cz/podklady/A\\_vlkoseda.png](http://www.genomia.cz/podklady/A_vlkoseda.png))

V průběhu domestikace psa bylo vyšlechtěno velké množství plemen různé velikosti a stavby těla. Některá plemena mají zbarvení srsti velmi pestré a to by jim mnohdy neumožnilo ve volné přírodě přežít. Snadno by se tito jedinci stali kořistí predátorů a také by nebyli sami schopni něco ulovit, byli by snadno zpozorovatelní.

Jak již bylo popsáno výše, zbarvení srsti psa ovlivňuje několik lokusů a jejich genů, které se vzájemně ovlivňují. U vlka jako předchůdce psa, však některé alely na těchto lokusech nelze nalézt. Například u vlka nejsou alely pro skvrnitost nebo extrémní bílé zbarvení (Körberg, 2014). U psů se vyskytuje vlkošedé zbarvení, které ovlivňuje alela  $a^w$ . Toto zbarvení již má původ u předchůdce psa – vlka.

Z hlediska evoluce, je totiž považována za nejstarší alelu alela  $a^w$ , ze které vznikly ostatní alely. Beryere (2005) uvádí, že alela  $A^y$  vznikla nezávisle a od alely  $a^w$  se liší přítomností mutací c.246G>T (A82S) a c.250G>A (R83H). Od alely  $a^t$  se alela  $a^w$  liší přítomností SINE a tedy nemohla vzniknout z alely  $A^y$ . Po objevení mutace c.286C>T (p.R96C) v exonu 4 a současně SINE inserce vznikla recesivní alela  $a$  (Kerns, 2004).

## 4 Závěr

Je velmi pozoruhodné, k jakým změnám v průběhu domestikace došlo. V současné době existuje velké množství plemen psů a na jejich dnešní podobě se velkou měrou podílelo i šlechtění. U psů se vyskytují různá zbarvení, ať už je to jednobarevná varianta či třibarevná kombinace. Některá zbarvení se naprosto odlišují od původního vlkošedého zbarvení vlka. Tyto barevné variace však s sebou přináší i negativní dopady, které pak mají vliv na zdravotní stav psa. Například zbarvení merle může způsobit u psů především anomálie sluchového ústrojí, které vedou až ke ztrátě sluchu nebo anomálie zraku zvyšující nitrooční tlak.

Velké změny můžeme také pozorovat ve tvaru lebky. Na rozdíl od vlka existují u psů tři typy lebek. Největší změnou je zkrácení lebky v obličejové části. Takto změněná lebka se označuje jako brachycefalická a nese s sebou velké zdravotní obtíže, které postihují především dýchací systém psa.

Proto by bylo dobré zamyslet se v budoucnu nad šlechtěním a rozmnožováním takto postižených psů a spíše dbát na to, aby šlechtění psů nepřekračovalo určitou hranici a nedocházelo tedy k narušování zdraví psů a jejich plnohodnotného života.

## 5 Seznam literatury

- Ardalan, A., Kluetsch C. F. C., Zhang, A., Erdogan, M., Uhlén, M., Houshmand, M., Tepeli, C., Ashanti, S. R. M., Savolainen, P. 2011. Comprehensive study of mtDNA among Southwest Asian dogs contradicts independent domestication of wolf, but implies dog – wolf hybridization. *Ecology and Evolution*. 3. 373–385.
- Arrighi, S., Pichetto, M., Roccabianca, P., Romussi, S. 2011. The anatomy of the dog soft palate. I. Histological evaluation of the caudal soft palate in mesaticephalic breeds. *The Anatomical Record*. 294(7). 1261-1266.
- Axelsson, E., Ratnakumar, A., Arendt, M - J., Maqbool, K., Webster, M. T., Perloski, M., Liberg, O., Arnemo, J. M., Hedhammar, A., Lindblad-Toh, K. 2013. The genomic signature of dog domestication reveals adaptation to a starch-rich diet. *Nature*. 495. 360-364.
- Bannasch, D., Young, A., Myers, J., Truve, K., Dickinson, P., Gregg, J., Davis, R., Bongcam-Rudloff, E., Webster, M. T., Lidblad-Toh, K., Pedersen, N. 2010. Localization of brachycephaly using an across breed mapping approach. *Public Library Science*. 5. 3.
- Belyaev, D. K. 1969. Domestication of animals. *Science Journal*. 5. 47–52.
- Belyaev, D. K. 1979. Destabilizing selection as a factor in domestication. *Journal of Heredity*. 70. 301-308.
- Berryere TG, Kerns JA, Barsh GS, Schmutz SM. 2005. Association of an Agouti allele with fawn or sable coat color in domestic dogs. *Mamm Genome* 16. 262-72.
- Bidau, C. J. 2009. Domestication through the Centuries: Darwin's Ideas and Dmitry Belyaev's Long-Term Experiment in Silver Foxes. *Gayana*. 73. 55 – 72.
- Budiansky, S. 2002. *The Truth About Dogs: The Ancestry, Social Conventions, Mental Habits and Moral Fibre of Canis familiaris*. Phoenix. 272 s. ISBN: 0753813222.
- Budras, K. D. 2007. *Anatomy of the Dog: With Aaron Horowitz and Rolf Berg*. Schlütersche Verlagsgesellschaft mbH & Co. KG. Hans-Böckler-Allee 7. Hannover. ISBN: 9783899930184.
- Cadiou, E., Neff, M. W., Quignon, P., Walsh, K., Chase, K., Parker, H. G., Wong, A. 2009. Coat variation in the domestic dog is governed by variants in three genes. *Science*. 326(5949). 150-153.
- Clutton-Brock, J. 1995. Origins of the dog: domestication and early history. *The domestic dog: Its evolution, behaviour and interactions with people*. 7 – 20.
- Cox, D. R., Burmeister, M., Price, E. R., Kim, S., Myers, R. M. 1990. Radiation hybrid mapping: a somatic cell genetic method for constructing high-resolution maps of mammalian chromosomes. *Science*. 250(4978). 245.
- Černý, H. 2002. *Veterinární anatomie pro studium a praxi*. Noviko. Brno. 528 s. ISBN: 808652017.

Darwin, Ch. 1859. *The Origin of Species*. Mentor. New York.

Dorey N. R., Udell Monique A. R., Wynne Clive D. L. 2010. When do domestic dogs, *Canis familiaris*, start to understand human pointing? The role of ontogeny in the development of interspecies communication. *Animal Behaviour* January. 37 – 41.

Dreger, D. L. and Schmutz, S. M. 2011. A SINE Insertion Causes the Black-and-Tan and Saddle Tan Phenotypes in Domestic Dogs. *Journal of Heredity*. 102. 11 – 18.

Drögemüller, C., Philipp, U., Haase, B., Günzel-Apel, A. R., Leeb, T. 2007. A noncoding melanophilin gene (MLPH) SNP at the splice donor of exon 1 represents a candidate causal mutation for coat color dilution in dogs. *Journal of heredity*. 98(5). 468 – 473.

Elbroch, M. 2006. *Animal Skulls: A Guide to North American Species*. Stackpole Books. Mechanicsburg. 727 s. ISBN: 0811733092.

Evans, H. E., de Lahunta, A. 2013. *Miller's anatomy of the dog: fourth edition*. Elsevier Health Sciences. Saint Luis. 872 s. ISBN: 9781437708127.

Feddersen – Petersen D. URD. 2000. Vocalization of European wolves (*Canis lupus lupus* L) and various dog breeds (*Canis lupus* f. fam.). *Archiv fur tierzucht – archives of animal breeding*. 387-397.

Fox, M. W. 1971. *Behaviour of Wolves, Dogs, and Related Canids*. Dogwise Publishing. New York. 220 s. ISBN: 0060113219.

Galibert, F., Quignon, P., Hitte, C., André, C. 2011. Toward understanding dog evolutionary and domestication history. *Comptes rendus biologies*. 334(3). 190-196.

Germonpré, M., Sablin, M. V., Stevens, R. E., Hedges, R. E., Hofreiter, M., Stiller, M., Després, V. R. 2009. Fossil dogs and wolves from Palaeolithic sites in Belgium, the Ukraine and Russia: osteometry, ancient DNA and stable isotopes. *Journal of Archaeological Science*. 36(2). 473 – 490.

Germonpré, M., Lázničková-Galetová, M., Sablin, M. V. 2012. Palaeolithic dog skulls at the Gravettian Předmostí site, the Czech Republic. *Journal of Archaeological Science*. 39(1). 184 – 202.

Germonpré, M., Sablin, M. V., Stevens, Despres, V., Hofreiter, M., Laznickova - Galetova, M., Stevens, R. E., and Stiller, M. 2013. Paleolithic Dogs and the Early Domestication of the Wolf: A Reply to the Commons of Crockford and Kuzmin (2012) (2013). *Journal of Archaeological Science*. 40. 786-792.

Germonpré, M., Lázničková-Galetová, M., Losey, R. J., Rääkkönen, J., & Sablin, M. V. (2015). Large canids at the Gravettian Předmostí site, the Czech Republic: the mandible. *Quaternary International*. 359. 261-279.

- Hall, N. J., Wynne, C. D. 2012. The canid genome: behavioral geneticists' best friend? *Genes, Brain and Behavior*. 11(8). 889-902.
- Hare, B., Wobber, V., Wrangham, R. 2012. The self-domestication hypothesis: evolution of bonobo psychology is due to selection against aggression. *Animal Behaviour*. 83(3). 573-585.
- Hillbertz, N. H., Isaksson, M., Karlsson, E. K., Hellmén, E., Pielberg, G. R., Savolainen, P., Wade, C. M., von Euler, H., Gustafson, U., Hedhammar, A., Nilsson, M., Lindblad-Toh, K., Andersson, L., Andersson, G. 2007. Duplication of FGF3, FGF4, FGF19 and ORAOV1 causes hair ridge and predisposition to dermoid sinus in Ridgeback dogs. *Nat Genet*. 39(11). 1318-20.
- Housley, D. J. E., Venta, P. J. 2006. The long and the short of it: evidence that FGF5 is a major determinant of canine 'hair' itability. *Animal genetics*. 37(4). 309-315.
- Iljin, N. A. 1941. Wolf-dog genetics. *Journal of Genetics*. 42(3). 359-414.
- Janeczek, M., Chrószcz, A., Onar, V., Pazvant, G., Pospieszny, N. 2008. Morphological analysis of the foramen magnum of Dogs from the Iron Age. *Anatomia Histologia Embryologia*. 37. 359-361.
- Jensen, P. 2004. Domestication – From behaviour to genes and back again. *Applied Animal Behaviour Science*. 29(4). 197-205.
- Johnson, L. R., Mahyew, P. D., Steffey, M. A., Hunt, G. B., Caar, A. H., McKiernan, B. C. 2013. Upper Airway Obstruction in Norwich Terriers: 16 Cases. *Journal of veterinary internal medicine*. 27(6). 1409-1415.
- Kerns, J. A., Newton, J, Berryere, T. G., Rubin, E. M., Cheng, J. F., Schmutz, S. M., Barsh, G. S. 2004. Characterization of the dog Agouti gene and a nonagouti mutation in German Shepherd Dogs. *Mamm Genome*. 15. 798-808.
- Kerns, J. A., Cargill, E. J., Clark, L. A., Candille, S. I., Berryere, T. G., Oliver, M., Lus,t G., Todhunter, R. J., Schmutz , S. M., Murphy, K. E., Barsh, G. S. 2007. Linkage and segregation analysis of black and brindle coat color in domestic dogs. *Genetics*. 176. 1679-1689.
- Koch, D. A., Arnold, S., Hubler, M., Montavon, P. M. 2003. Brachycephalic Syndrome in Dogs. *Compendium on Continuing Education for the Practicing Veterinarian*. 25(1). 45-55.
- Körberg, I. B., Sundström, E., Meadows, J. R., Pielberg, G. R., Gustafson, U., Hedhammar, Å., Zhang, X. 2014. A simple repeat polymorphism in the MITF-M promoter is a key regulator of white spotting in dogs. *PloS one*. 9(8). e104363.
- Larson, G., Karlsson, E. K., Perri, A., Webster, M. T., Ho, S. Y., Peters, J., Comstock, K. E. 2012. Rethinking dog domestication by integrating genetics, archeology, and biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 109(23). 8878-8883.

- Lindblad-Toh, K., Wade, C. M., Mikkelsen, T. S., Karlsson, E. K., Jaffe, D. B., Kamal, M. 2005. Genome Sequence, Comparative Analysis and Haplotype Structure of the Domestic Dog. *Nature*. 438. 803-819.
- Little, C. C. 1957. *The inheritance of Coat Colour in Dogs*. Comstock. Ithaca. New York.
- Lopez, B. H. 1978. *Of Wolves and men*. Scribner. New York. ISBN: 0684156245.
- Lorenz, K. 2002. *Man Meets Dog*. Routledge. New York. 224 s. ISBN: 0415267455.
- Mahdalová, A. 2016. *Využití bílkovin pro přípravu kosmetických produktů*. Bakalářská práce. Univerzita Tomáše Bati. Fakulta technologická. Ústav inženýrství polymerů. Zlín. 54 s.
- Mayr, E. 1970. *Populations, species, and evolution: an abridgment of animal species and evolution*. Harvard University Press. London. ISBN: 0674690133.
- Mech, L. D. 1970. *The Wolf: The Ecology and Behaviour of an Endangered Species*. Doubleday. New York. ISBN: 9780307819130.
- Mech, L. D. (1974). *Canis lupus*. *Mammalian species*. 37. 1-6.
- Mech, L. D., Fritts, S. H., Radde, G. L., Paul, W. J. 1988. Wolf distribution and road density in Minnesota. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)*. 16(1). 85-87.
- Meola, S. D. 2013. Brachycephalic Airway Syndrome. *Topics in companion animal medicine*. 28 (3). 91-96.
- Miklósi, Á., Kubinyi, E., Topal, J., Gácsi, M., Virányi, Z., Csányi, V. 2003. A simple reason for a big difference: wolves do not look back at humans, but dogs do. *Current Biology*. 13. s. 763-766.
- Morey, D. F. 1990. *Cranial allometry and the evolution of the domestic dog*. Ph. D. Thesis. University of Tennessee. Knoxville. USA.
- Oechtering, T. H., Oechtering, G. U., Noller, C. 2007. Structural Characteristic of the Nose in Brachycephalic Dog Breeds Analysed by Computed Tomography. *Tierärztliche Praxis Ausgabe Kleintiere Heimtiere*. 32 (3). 177.
- Ovodov, N. D., Crockford, S. J., Kuzmin, Y. V., Higham, T. F., Hodgins, G. W., van der Plicht, J. 2011. A 33,000-year-old incipient dog from the Altai Mountains of Siberia: evidence of the earliest domestication disrupted by the Last Glacial Maximum. *PLoS One*. 6(7). e22821.
- Packer, R. M., Hendricks, A., Tivers, M. S., Burn, C. C. 2015. Impact of Facial Conformation on Canine Health: Brachycephalic Obstructive Airway Syndrome. *PloS one*. 10(10). e0137496.
- Pacquet, P. C., Carbyn, L. N. Grey wolf. In: Feldhamer, G. A., Thompson, B. C., Chapman, J. A. (eds.). 2003. *Wild Mammals of North America: Biology, Management, and Conservation*. Second edition. JHU Press. Baltimore. 1216 s. ISBN: 0801874165.

- Pang, J. F., Luetsch, C., Zou, X. J., Zhang, A., Luo, L. Y., Angleby, H., Ardalan, A., Ekström, C., Sköllermo, A., Lundeberg, J., Matsumura, S., Leitner, T., Zhang, Y. P., Savolainen, P. 2009. MtDNA indicates a single origin for dogs south of Yangtze River, less than 16,300 years ago, from numerous wolves. *Molecular biology and evolution*. 26. 2849-2864.
- Parker, H. G., Shearin, A. L., Ostrander, E. A. 2010. Man's best friend becomes biology's best in show: genome analyses in the domestic dog. *Annual review of genetics*. 44. 309–336.
- Pidoplichko, I. G. 1998. Upper Paleolithic Dwellings of Mammoth Bones in the Ukraine, traduit du russe, édité et avec une introduction de P. Allsworth-Jones. *British Archeological Reports (BAR)*. 276 s.
- Pichetto, M., Arrighi, S., Roccabianca, P., Romussi, S. 2011. The Anatomy of the Dog Soft Palate. I. Histological Evaluation of the Caudal Soft Palate in Mesaticephalic Breeds. *Anatomical record-advances in integrative anatomy and evolutionary biology*. 294(7). 1261-1266.
- Pichetto, M., Arrighi, S., Gobbetti, M., Romussi, S. 2015. The anatomy of the dog soft palate. III. Histological evaluation of the caudal soft palate in brachycephalic neonates. *The Anatomical Record*. 298(3). 618-623.
- Pokorný, M., 1951. Příspěvek k paleontologii diluvia v Předmostí u Přerova. *Časopis Moravského Muzea v Brně*. 36. 33-52.
- Sablin, M. V., Khlopachev, G. A. 2002. The Earliest Ice Age dogs: Evidence from Eliseevichi I. *Current Anthropology*. 43. 795-799.
- Saetre, P., Lindberg, J., Leonard, J. A., Olsson, K., Pettersson, U., Ellegren, H., Bergstrom, T. F., Vila, C., Jazin, E. 2004. From wild wolf to domestic dog: gene expression changes in the brain. *Molecular Brain Research*. 126. 198-206.
- Savolainen, P., Zhang, Y. P., Luo, J., Lundeberg, J., Leitner, T. 2002. Genetic evidence for an East Asian origin of domestic dogs. *Science*. 298(5598). 1610-1613.
- Schmutz, S. M., Moker, J. S., Berryere, T. G., Christison, K. M., Dolf, G. 2001. An SNP is used to map MC1R to dog chromosome 5. *Animal genetics*. 32(1). 43-44.
- Schmutz, S. M., Berryere, T. G., Goldfinch, A. D. 2002. TYRP1 and MC1R genotypes and their effects on coat color in dogs. *Mamam Genome*. 13. 380-387.
- Schmutz, S. M., Berryere, T. G., Ellinwood, N. M., Kerns, J. A., Barsh, G. S. 2003. MC1R studies in dogs with melanistic mask or brindle patterns. *Journal of Heredity*. 94. 69-73.
- Schmutz, S. M., Berryere, T. G. 2007. Genes affecting coat colour and pattern in domestic dogs: a review. *Animal genetics*. 38(6). 539-549.
- Schmutz, S. M., Berryere, T. G., Barta, J. L., Reddick, K. D., Schmutz, J. K. 2007. Agouti sequence polymorphisms in coyotes, wolves and dogs suggest hybridization. *Journal of Heredity*. 98(4). 351-5.



- Schoenebeck, J. J., Ostrander, E. A. 2013. The Genetics of Canine Skull Shape Variation. *Genetics*. 193. 317–325.
- Soproni, K., Miklósi, Á., Topál, J., Csányi, 2001. V. Comprehension of human communicative sign in pet dogs (*Canis familiaris*). *Journal of comparative psychology*. 122-126.
- Stenn, K. S., Paus, R. 2001. Controls of hair follicle cycling. *Physiological reviews*. 81(1). 449-494.
- Trut, L. 1999. Early Canid Domestication: The Farm-Fox Experiment Foxes bred for tamability in a 40-year experiment exhibit remarkable transformations that suggest an interplay between behavioral genetics and development. *American Scientist*. 87(2). 160-169.
- Trut, L. N., Plyusnina, I. Z., Oskina, I. N. 2004. An Experiment on Fox Domestication and Debatable Issues of Evolution of the Dog. *Russian Journal of Genetics*. 40(6). 644 – 655.
- Verginelli, F., Capelli, C., Valentina, C., Muisani, M., Falchetti, M., Ottini, L., Palmirotta, R., Tagliacozzo, A., Mazzorin, I. D. G, Mariani-Costantini, R. 2005. Mitochondrial DNA from Prehistoric Canids Highlights Relationships Between Dogs and South-East European Wolves. *Molecular Biology and Evolution*. 22. 2541-2551.
- vonHoldt, B. M., Pollinger, J. P., Lohmueller, K. E., Han, E., Parker, H. G., Quignon, P., Degenhardt, J. D., Bojko, A. R., Earl, D. A., Bryc, K., Knowles, J. C., Mosher, D. S., Spady, T. C., Geffen, E., Pilot, M., Jędrzejewski, W., Greco, C., Randi, E., Bannasch, D., Shearman, J., Musiani, M., Cargill, M., Jones, P. G., Qian, Z., Huang, W., Ding, Z. L., Zhang, Y. P., Bustamante, C. D., Ostrander, E. A., Novembre, J., Wayne, R. K. 2010. Genome-wide SNP and haplotype analyses reveal a rich history underlying dog domestication. *Nature*. 464. 898–902.
- Wayne, R. K. 1993. Molecular evolution of the dog family. *Trends in genetics*. 9(6). 218-224.
- Wayne, R. K. 2012. Evolutionary genomics of dog domestication. *Mammalian Genome*. 23(1-2). 3-18.
- Winge, O. 1950. Inheritance in dogs with Special Reference to the Hunting Breeds. Cornell University Press. Comstock Publishing. 153 s.
- Young, A., Bannasch, D. 2007. Morphological Variation in the Dog V: Ostrander, E. A., Giger, U., Lindblad – Toh, K. *The Dog and its Genome*. CSHL Press. Spring Harbor. 584 s. ISBN: 9780879697815.