

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra etologie a zájmových chovů



**Fakulta agrobiologie,
potravinových a přírodních zdrojů**

**Vliv domestikace na sociální a sexuální chování psa
domácího**

Bakalářská práce

Martina Panušková

Kynologie

Ing. Petra Eretová, Ph.D.

© 2023 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Vliv domestikace na sociální a sexuální chování psa domácího" 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 21. 4. 2023

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala paní Ing. Petře Eretové Ph.D. za metodické vedení práce, užitečné rady, výbornou komunikaci, připomínky a její čas strávený nad mou bakalářskou prací. Také bych ráda poděkovala své rodině a kamarádům za poskytnutou podporu v průběhu mého studia a při psaní bakalářské práce.

Vliv domestikace na sociální a sexuální chování psa domácího

Souhrn

Bakalářská práce se zabývá vlivem domestikace na sociální a sexuální chování psa domácího (*Canis familiaris*). Domestikace je proces, při kterém se zvířata stávají domestikovanými a přizpůsobují se lidskému prostředí a má výrazný vliv na sociální a sexuální chování zvířat. Když se zvířata stávají domestikovanými, dochází k řadě změn, jako například ztráta přirozeného strachu, větší tolerance vůči lidem a již zmíněná změna sexuálního a sociálního chování. Je zřejmé, že nejbližším žijícím příbuzným psa domácího jsou vlci obecní (*Canis lupus*), kteří se od psů oddělili již cca před 30 000 lety a pravděpodobně se vyvinuli ze stejného již vyhynulého předka jako psi domácí. Bylo naznačeno, že psi jsou blíže východním euroasijským vlkům. Změny v době zemědělství skutečně vyvolaly další selekční tlaky na psy, a to, že se psi specificky přizpůsobili stravě bohaté na škrob, která je typická pro moderní zemědělství. Zároveň díky zemědělství ztrácí svou původní roli, ke které byli lidmi původně chováni, a tou je lov. Psi dingo (*Canis dingo*) se od psů oddělili pravděpodobně před počátkem zemědělství a jsou ideálním modelem pro studii feralizace, protože jejich proces zdivočení začal již před 8000 lety a od té doby byli izolováni od jejich divokých a domestikovaných předků až do posledních 200 let.

Sociální hierarchie u volně žijících psů je často založena na vztazích dominance a podřízenosti a eskalace mezi těmito jedinci jsou často i smrtelné. Psi si často vytvářejí hierarchii založenou na síle a fyzické kondici. Status dominantního jedince však nemusí být stálým a může se změnit v závislosti na situaci. Naproti tomu vlci a dingové mají komplexnější hierarchickou strukturu založenou na vztazích vazebné dominance. To znamená, že alfa jedinec není založen jen na síle a fyzické kondici, ale také na jeho schopnostech udržet a rozvíjet vztahy s ostatními členy smečky. Vlci si dost často vytvářejí stabilní rodinné smečky, kde je postavení jedinců jasně stanoveno. Zajímavým faktorem je, že dingové si zachovali schopnost spolupracovat ve smečce podobně jako vlci, což naznačuje, že tato schopnost je důležitá pro přežití divokých zvířat.

Psi mají také poněkud volnější párovou vazbu a mohou se tak pářit s více sexuálními partnery, zatímco vlci mají ve smečce jen jeden sexuálně aktivní pár. Je u nich viditelný rozdíl v péči o mláďata. U psů se o mláďata stará většinou matka a nedochází tak k aloporentálnímu chování, kdy se o mláďata starají oba rodiče a další členové smečky, jak je známo u vlků. Dingové jsou v tomto podobní vlkům. Vytvářejí smečku s pevnými vazbami a jsou schopni úspěšné spolupráce a mají aloporentální chování.

Lze tedy konstatovat, že domestikace vlivem člověka vyvolala změny v sociálním a sexuálním chování psa domácího.

Klíčová slova: pes domácí, vlk obecný, sociální chování, sexuální chování, domestikace

The effect of domestication on social and sexual behaviour of the domestic dog

Summary

The bachelor thesis deals with the influence of domestication on the social and sexual behaviour of the domestic dog (*Canis familiaris*). Domestication is the process by which animals become domesticated and adapted to the human environment and has a significant effect on the social and sexual behaviour of animals. When animals become domesticated, a number of changes occur, such as the loss of natural fear, greater tolerance to humans, and the aforementioned change in sexual and social behaviour. It is clear that the closest living relative of the domestic dog is the common wolf (*Canis lupus*), which separated from dogs about 30,000 years ago and probably evolved from the same now-extinct ancestor as domestic dogs. It has been suggested that dogs are closer to the eastern Eurasian wolves. Indeed, changes in the agricultural era have put additional selection pressures on dogs, and that dogs have specifically adapted to the starch-rich diet that is typical of modern agriculture. At the same time, thanks to agriculture, they are losing the original role for which they were originally bred by humans, which is hunting. Dingo dogs (*Canis dingo*) probably diverged from dogs before the rise of agriculture and are an ideal model for the study of feralisation, since its process of domestication began 8000 years ago and has since been isolated from its wild and domesticated ancestors until the last 200 years.

Social hierarchy in wild dogs is often based on relationships of dominance and subordination, and escalations between these individuals are often lethal. Dogs often form hierarchies based on strength and physical condition. However, the status of the dominant individual may not be permanent and may change depending on the situation. In contrast, wolves and dingoes have a more complex hierarchical structure based on relationships of bonding dominance. This means that the alpha individual is not only based on strength and physical condition, but also on its ability to maintain and develop relationships with other pack members. Wolves quite often form stable family packs where the position of individuals is clearly established. An interesting factor is that dingoes have retained the ability to cooperate in packs similar to wolves, suggesting that this ability is important for the survival of wild animals.

Dogs also have a somewhat looser pair bond and can mate with multiple sexual partners, whereas wolves have only one sexually active pair in a pack. There is a noticeable difference in the way they care for their young. In dogs, the cubs are usually cared for by the mother and there is no alloparental behaviour where both parents and other pack members care for the cubs, as is known in wolves. Dingoes are similar to wolves in this respect. They form a pack with strong bonds and are capable of successful cooperation and have alloparental behaviour.

It can therefore be concluded that domestication by humans has brought about changes in the social and sexual behaviour of the domestic dog (*Canis familiaris*).

Keywords: domestic dog, wolf, social behaviour, sexual behaviour, domestication

Obsah

1	Úvod	1
2	Cíl práce	2
3	Literární rešerše.....	3
3.1	Domestikace psa	3
3.1.1	Feralizace.....	8
3.2	Vliv domestikace na sociální chování	9
3.2.1	Lovecké a obranné strategie psovitých šelem	16
3.2.2	Divocí psi	17
3.2.3	Sociální chování divokých psů	19
3.2.4	Sociální chování psa Dingo	20
3.3	Sexuální chování.....	22
3.3.1	Rodičovské chování	25
3.3.2	Sexuální chování dinga	29
3.4	Dosud neobjasněné aspekty chování vlků a psů.....	30
4	Závěr	31

1 Úvod

Pes domácí patří do čeledi psovitých (*Canidae*), která se skládá z 38 druhů (Clutton-Brock 1995), jenž se od sebe oddělily během posledních deseti milionů let (Wayne et al. 1997; Ostrander & Wayne 2005). Pes domácí (*Canis familiaris*) je prvním a zároveň jediným velkým masožravcem, který kdy byl úspěšně domestikován (Freedman & Wayne 2017). Vývoj metodik sekvenování DNA umožnil výzkumníkům, aby rekonstruoval rodokmen psa s jistou mírou přesnosti. Pes má jako zástupce rodu *Canis* řadu žijících příbuzných (kojoti, šakalové zlatí a vlčci etiopští), kde nejbližším příbuzným jsou vlci obecní. Studie Vilà et al. (1997) ukázala, že pes a vlk mezi sebou sdílejí až 98 % mitochondriální DNA.

Určení počáteční domestikace psa je rozhodující i pro chápání lidské evoluce (Perri 2016). K pochopení, kdy a kde byli psi domestikováni je klíčovým prvkem pro porozumění lidské historie a evolučního kontextu, který vedl k morfologické a behaviorální odlišnosti mezi psy a vlky (Freedman & Wayne 2017). Jakožto první domestikát jsou psi důležitým modelem pro hodnocení cest, ve kterých lidská populace mohla iniciovat k domestikování stále více druhů zvířat (Zeder 2012). Klíč k pochopení počátku domestikace spočívá v důkladné analýze pleistocenních vlčích variací při zohlednění časové a geografické variability (Perri 2016). Domestikace začala pravděpodobně velmi brzy během období svrchního paleolitu (cca 35 000 před našim letopočtem) (Germonpré et al. 2009). Tento raný nevědomý proces se nazývá proto-domestikace a odlišuje se tak od skutečného procesu domestikace, který je datován 14 000 let před našim letopočtem (Germonpré et al. 2009; Galibert et al. 2011). Avšak, pochopení procesu domestikace je velmi komplikované, protože psi prošli složitou demografickou historií. Na začátku byla velká překážka spojená se samotnou domestikací, kterou následoval tok genů mezi psy a vlky (Freedman & Wayne 2017). Navíc docházelo k expanzím, kontrakcím a výměnám populací, což výrazně ovlivnilo genetickou diverzitu psů (Freedman & Wayne 2017).

V současnosti populace psů tvoří několik stovek od sebe se navzájem lišících plemen. Moderní psi vykazují ohromující fenotypovou rozmanitost, která je výraznější než u mnoha jiných divokých i domestikovaných druhů obratlovců (Freedman & Wayne 2017). Jsou dobře charakterizováni svým fenotypem, který nabízí jedinečné spektrum polymorfizmu (Galibert et al. 2011). Jsou jedni z nejrozšířenějších velkých savců na planetě. Celková populace je odhadována na 800 miliónů jedinců (Hughes & Macdonald 2013; DPhil 2020). Psi chování přitahuje v posledních několika desetiletích stále větší vědeckou pozornost (Brubaker & Udell 2023). Ve své bakalářské práci bych se tedy ráda věnovala tomu, jak moc bylo domestikací psa domácího (*Canis familiaris*) ovlivněno jeho sociální a reprodukční chování ve srovnání s vlkem obecným (*Canis lupus*) a dingem (*Canis dingo*).

2 Cíl práce

Cílem práce je pomocí literární rešerše shrnout současné poznatky o vlivu domestikace psa na vývoj a formu sociálního a reprodukčního chování psa domácího. Poznatky o chování psů v lidské péči i feralizovaných psů, které budou dále porovnávány s chováním vlka obecného.

3 Literární rešerše

3.1 Domestikace psa

Domestikace je zkoumaná jako historický biologický proces, jehož cílem je přetvoření divokosti rostlin a zvířat k obrazu lidské kultury prostřednictvím selektivního šlechtění (Bower 1990). Výzkumy nadále ukazují, že domestikace není jednorázovým, historicky podmíněným ovládnutím přírody. Jedná se spíše o experimentální proces, který často přesahuje lidskou záměrnost (Anderson 1997). Domestikace není hotový nebo stabilní vztah, ale musí být neustále udržován a vyžadován. Zkoumání domestikace vyžaduje vysvětlení hranic mezi domestikací a ochočováním, protože se jedná o dva rozdílné pojmy. Zatím co u ochočování jde o chov divokého zvířete v kontaktu s člověkem, u domestikace jde o proces genetického výběru, jehož výsledek je zvíře, které se od svého předka podstatně liší. Je to proces vtahování zvířat do sféry lidského zájmu, kde si zvířata a lidé zvykají na podmínky a termíny stanovené lidmi (Anderson 1997). Darwin (1868) přirovnává domestikaci k evoluci s tím rozdílem, že ke změně dochází umělým výběrem místo přirozeného. Biologický proces domestikace vypadá jako přirozená evoluce v tom, že rodičovské páry se reprodukčně izolují od divoké populace a tvoří zakládající skupinu, která se postupně zvětšuje a geneticky se odlišuje (Galibert et al. 2011). Během následujících generací tato skupina zvířat narůstá.

Domestikace u psů pravděpodobně začala velmi brzy, a to už v období paleolitu (tedy 35 000 př.n.l.). Jde tedy o první domestikaci, která nastala jak v říši zvířat tak i v říši rostlin (Galibert et al. 2011). Na rozdíl od převládajících představ, že lidé přiváděli do svých sídel vlky, byla raná domestikace způsobena tím, že se vlci stěhovali do lidských sídel za účelem získání potravy, a tak si postupem času zvykli na lidskou přítomnost (Clutton-Brock 1995; Galibert et al. 2011). Takže spíše žebrání o potravu, než selektivní chov, bylo základem domestikačních procesů, kdy krotší zvířata byla odměněna potravou a bezpečím lidských sídel a následně získali i větší možnost k reprodukci (Driscoll et al. 2009). Tento způsob selekce vedl k výrazným a neočekávaným fyziologickým změnám, jako je zvýšená neotenie a diverzifikace vzorů srsti (Clutton-Brock 1995). Lze předpokládat, že domestikace psa sloužila jako model pro domestikaci jiných zvířat (Galibert et al. 2011).

Komplexní přehled morfologických a morfometrických parametrů, které byly použity k odlišení psů od vlků (Janssens et al. 2019), zjistil, že pleistocenní psi hlášení jako paleolitičtí psi zapadají spíše do morfometrického rozložení pleistocenních vlků. Nedávná re-analýza (Galeta et al. 2021) poskytuje důkazy o morfologických rozdílech v souladu s hypotézami Germonpré et al. (2018). Předpokládání paleolitičtí psi vykazují morfologickou uniformitu v relativně kratších lebkách a širším patře a mozkovně, což se bere jako signál počínající domestikace. Bergström et al. (2020) prokázali přítomnost nejméně pěti rodových linií psů 11 000 let před naším letopočtem, což naznačuje starší historický vztah mezi psem a člověkem, než se předpokládalo.

Domestikace psů je dvoustupňový proces, při němž první fází je domestikace vlka obecného (*Canis lupus*) a druhou fází je umělá selekce pro znaky specifické pro plemeno (Range & Marshall-Pescini 2022). Je zřejmé, že kříženci vykazují větší genetickou rozmanitost ve srovnání s čistokrevnými plemeny psa (Pilot et al. 2015, 2016). Kříženci žijící ve volných

populacích (Marshall-Pescini et al. 2017a) tvoří 70-80% psů po celém světě (Lord et al. 2013). Tito jedinci podléhají přirozenému reprodukčnímu výběru, nebo cílenému výběru lidí. Vzhledem k jejich větší genetické rozmanitosti a přirozenému i lidskému výběru, který formuje jejich chování, mohou být kříženci lepšími představiteli domestikace než čistokrevní psi.

Na základě genetických, morfologických a behaviorálních údajů je zřejmé, že nejbližším žijícím příbuzným psa domácího jsou vlci obecní, kteří se od psů oddělili již cca před 30 000 lety (Bergström et al. 2020) a pravděpodobně se vyvinuli ze stejného již vyhynulého předka jako psi domácí, a proto se většina studií přirozeně zaměřuje na srovnání mezi vlky a psy (Kaminski & Marshall-Pescini 2014). Studie provedená týmem Vilà et al. (1997) ukazuje, že pes a vlk sdílí 98% své mitochondriální DNA. Existují specifické vlastnosti psovitých šelem, které způsobily, že tato čeleď je obzvláště vhodná pro to, aby prošla domestikací vzhledem k přehledu týkající se jejich sociality, a to jak z hlediska sexuálního chování, tak ve vztahu k lovu a obraně teritoria (potenciálně jejich monogamie ve smyslu schopnosti navázat dlouhodobý vztah s jedním jedincem a jejich mezidruhové a možná ještě důležitější vnitrodruhové flexibilitě v sociální organizaci) (Kaminski & Marshall-Pescini 2014). Lidé začali vyvíjet silný selekční tlak na psy, který vedl k vytvoření plemen lépe přizpůsobených k účelům pasení, hlídání, lovu nebo jen jako domácí mazlíčky (Galibert et al. 2011; Cunningham-Smith & Emery 2020). Psí chování a schopnost vykonávat různé práce a úkoly mohli být také hnací silou při vytváření mnoha plemen. Dnes se psí druh skládá z několika set různých plemen, které jsou výsledkem intenzivní umělé selekce a šlechtění člověka během posledního staletí.

Bergström et al. (2022) se ve své práci zaměřili na genomickou historii vlka obecného, která by odhalila předky psů. Analyzovali 72 starověkých vlčích genomů z Evropy, Sibíře a Severní Ameriky. Tyto genomy pocházejí z posledních 100 000 let. Na základě jejich výsledků zjistili, že populace vlků byly v pozdním pleistocénu silně propojené a měly mnohem nižší úroveň diferenciací, než je tomu dnes. Jejich výzkum naznačuje, že psi jsou celkově blíže východním euroasijským vlkům. Předpokládalo se, že psi pocházejí z vyhynulých populací vlka, neboť neexistuje žádná populace vlka, která by byla přímým předkem moderního psa. Avšak jejich studie došla k závěru, že existuje možnost, že vztahy mezi psem a vlkem mohou být maskovány pokračující homogenizací vlčího původu. Také není zcela jasné, zda k formování raných a současných psů přispěla pouze jedna vlčí populace.

Studie vedená Robertem Waynem použila celogenomové SNP a haplotypovou analýzu k lepšímu pochopení diverzifikace a domestikace psa (Vonholdt et al. 2010). Odhalili primární zdroj genetické rozmanitosti pro domácí psy pomocí několika přístupů založených na genetických vzorcích sdílených mezi populacemi domácích psů a vlků odebraných z 11 populací vlka obecného (*Canis lupus*) po celém světě. Bylo provedeno sdílení haplotypů mezi moderními a starověkými plemeny psů se specifickými populacemi vlků z Evropy, Středního východu a Číny. U všech plemen byla úroveň sdílení mezi psy a severoamerickými vlky podstatně nižší než úroveň sdílení mezi psy a vlky Starého světa, jak se očekávalo. Většina plemen (například basenji, čivava, baset, barzoj) má nejvyšší úroveň sdílení s vlky Středního východu. Basenji, plemeno původem z Blízkého východu, mělo větší podíl sdílených haplotypů s vlky Středního východu než kterýkoliv jiný domácí pes. Bylo také zjištěno významné sdílení mezi evropskými vlky a miniaturními pinči, stafordširskými bulteriéry, chrty a whippetty.

Tyto výsledky naznačují, že je Blízký východ primární zdroj genetických variací u psa a s potencionálním sekundárním původem z Evropy a východní Asie. Genetické studie naznačují, že velká část rozmanitosti psů v rané Americe byla ztracena po evropském kontaktu (Castroviejo-Fisher et al. 2011). Široký vzorek vesnických psů v Americe ukázal, že téměř všechny identifikované haplotypy byly sdíleny se psi zavlečenými do Ameriky prostřednictvím evropské kolonizace. Například karolínský pes a aljašský malamut, vykazují stálost se starými vzorky a zachovávají si velkou část své původní rozmanitosti s maximálně 30% evropskou příměsí (van Asch et al. 2013).

Aby však tento vztah vydržel a rozvinul se do takové míry, musel oběma přinášet značné výhody, které pravděpodobně souvisely s příjmem potravy. Byla provedena i studie o úspěšnosti lovu losů dnešních lidí za přítomnosti a nepřítomnosti psů (Ruusila & Pesonen 2004). Výsledky jasně ukázaly, že za přítomnosti psů byl lov úspěšnější i tam, kde byla hustota losů nižší. Úloha psů spočívá především v zastavení kořisti, což umožňuje jednomu lovcovi zvíře sestřelit a dalším lovcům zvířeti odříznout únikovou cestu. Je tedy zcela pravděpodobné, že podobný vzorec se vyskytoval i v minulosti a oba druhy pravděpodobně profitovaly ze společného lovu (Kaminski & Marshall-Pescini 2014).

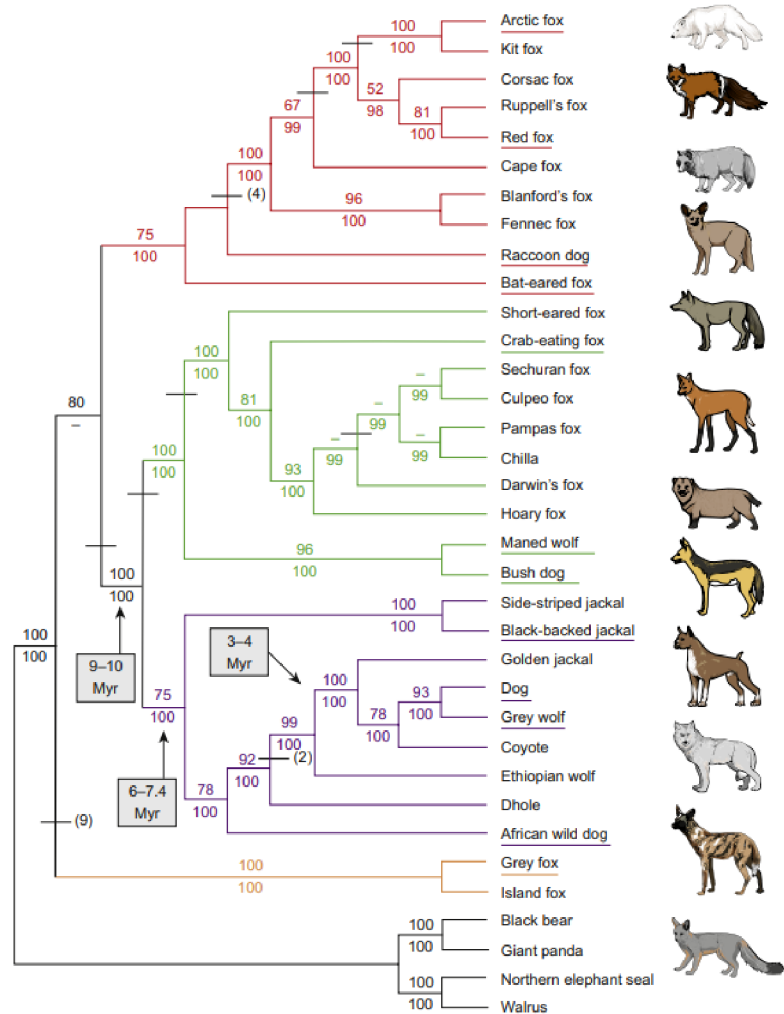
K další vlně domestikace došlo nejspíše později, když se lidé usadili a začali provozovat zemědělství. To, že změny v době zemědělství skutečně vyvolaly další selekční tlaky na psy, podporují i nedávné práce, které naznačují, že psi se specificky přizpůsobili stravě bohaté na škrob, která je typická pro moderní zemědělství. Některé studie například zkoumaly, jak se geny řídící trávení škrobu liší mezi vlkem a psem. Vzhledem k tomu, že psi byli domestikováni před příchodem zemědělství, bylo pro ně důležité, aby se přizpůsobili změnám a byli efektivnější při trávení škrobových plodin. Zejména jeden gen, který kóduje enzym alfa – 2B – amyláza (AMY2B), má u vlků dvě kopie, ale až 30 kopií u některých plemen psů (Axelsson et al. 2013; Arendt et al. 2014; Corsato Alvarenga et al. 2021). Nedávné důkazy naznačují, že vlivem zemědělství však dochází ke snižování hloubky vzájemnosti mezi psem a člověkem, jelikož psi pomalu ztrácí význam jako lovečtí společníci. (Perri 2016; Morey & Jeger 2017; Chambers et al. 2020).

Hlavní hypotézou o domestikaci je, že první fáze domestikace byla založena na selekci proti agresi nebo strachu, což znamená, že to nebylo záměrné a lidé si aktivně nevybírali určité jedince na základě toho, že je vnímali jako méně agresivní, ale selekční výhodu měli spíše vlci, kteří byli méně agresivní nebo méně bojácní (Zeuner 1967; Hare et al. 2012). Důvodem, proč mohli mít selekční výhodu, mohlo být to, že méně agresivní a méně bázlívní jedinci vůči lidem dostali možnost žít v jejich blízkosti, a tedy i možnost využívat nové a potenciálně spolehlivější zdroje potravy (Zeuner 1967). Vědci však nyní zjišťují, že domestikace psů nebyla jen výsledkem výběru méně agresivních nebo bázlívných jedinců. Předpokládá se, že domestikace byla komplexní interakce mezi psi a lidmi, která se odehrávala po dlouhou dobu (Larson et al. 2012; Frantz et al. 2020). Domestikace psů pravděpodobně zahrnovala mnoho faktorů, včetně sociální interakce, výživy a genetických změn (Gácsi et al. 2005; Udell et al. 2008). Zatímco psi se učí spolupracovat s lidmi a snadno se přizpůsobují lidským společenským normám, vlci zůstávají přirozenější a méně ovlivněni lidským vlivem (Gácsi et al. 2005; Hare et al. 2005; Udell et al. 2008; Range & Virányi 2011a). Celkově lze říci, že proces domestikace byl velmi komplexní a zahrnoval spoustu faktorů. Jednou ze studií, která ukazuje, jak silně

může selekce proti agresivitě a strachu ovlivnit chování a morfologii druhu, jsou slavné pokusy s chovem lišek stříbrných prováděné na Sibiři (Kaminski & Marshall-Pescini 2014).

Tuto experimentální studii zahájil ruský evoluční biolog Dimitrij Běljajev. V této dlouhodobé studii vědci simulovali selekční předpoklady při domestikaci výběrem skupiny stříbrných lišek na krotkost a proti agresivitě vůči člověku. Lišky byly rozděleny do různých skupin podle toho, jak reagovaly na ruku člověka sahajícího do klece. Ty, které vykazovaly známky agrese a bážlivosti, patřily do skupiny nedomestikovatelných a ty, které zůstaly klidné a nechovaly vůči ruce žádné znaky agrese, byly přesunuty do přechodné skupiny a ty které vykazovaly jasné známky přátelství vůči člověku byly ve skupině domestikovatelných (Belyaev et al. 1985; Trut et al. 2009). Po několika generacích selekce založené na ochočování, začala první skupina vykazovat jasné známky změny chování, jako je kňučení, vrtění ocasem, projevování známek jasné podřízenosti vůči člověku a přibližování se k člověku (Trut et al. 2004, 2009). V porovnání s nevybranými liškami došlo také ke změnám v morfologii, jako je například klapouchost, zkroucení ocasu nebo barevné skvrny v srsti (Trut et al. 2009). Tento experiment tedy podporuje hypotézu, že selekce proti agresivě nebo strachu vůči člověku může vést k behaviorálním a morfologickým změnám u psovitých šelem a vytvořit něco jako "proto – psa", který byl podle vědců typem psa, jenž vznikl v rámci této první vlny domestikace (Zeuner 1967; Coppinger & Coppinger 2001; Hare & Tomasello 2005).

I přes mnoho pokroků v objasnění genetického základu fenotypových vlastností a rostoucí dostupností genomických dat pro psy a další divoké psovitě šelmy (Obrázek 1.), zůstávají i nadále otázky týkající se načasování, geografického původu a ekologického kontextu domestikace psů stále sporné (Freedman & Wayne 2017). Jedním z důvodů probíhající debaty je fakt, že rozdíly mezi moderními vlčími populacemi a psy vznikly velmi rychle (Lindblad-Toh et al. 2005; Freedman et al. 2014), což komplikuje určení přesného časového bodu dávného větvení mezi těmito druhy. Analýza je v současné době značně komplikovaná především kvůli dvěma faktorům. Prvním zdrojem problémů je neúplné třídění rodokmenu, což není v souladu mezi fylogenezí populace a individuálními lokusy v důsledku koalescence (což je proces, kdy se genetická variabilita v populaci postupně snižuje a genetická informace u jedinců se stává stále více podobná, protože geny zděděné od společného předka se sjednotí) (Maddison 1997; Degnan & Rosenberg 2009; Rogers & Gibbs 2014). Za druhé představuje komplikaci i post – divergenční tok genů (proces, kdy se geny šíří mezi dvěma druhy, které se již dříve oddělily od společného předka a divergovaly) mezi psy a vlky a v jejich případě to může hrát roli při vysvětlování určitých druhových rozdílů genetické výbavy (Maddison 1997; Degnan & Rosenberg 2009; Rogers & Gibbs 2014). S ohledem na relativně nedávný původ domestikovaných psů není překvapivé, že se vyskytuje neúplně tříděný rodokmen mezi psy a vlky (Freedman et al. 2014). Protože domestikace psů se odehrála relativně nedávno (to znamená před několika desítkami tisíc let), je počet fylogeneticky informativních substitucí, tedy těch, které se vyskytly specificky u psů nebo specificky u vlků, omezený. To znamená, že určení přesného datování domestikace psů nebo určení, který druh byl jejich nejbližším příbuzným, může být složité a kontroverzní, protože genetické rozdíly mezi psy a vlky jsou poměrně malé a jsou ovlivněny několika faktory, jako je koalescence a post divergenční tok genů (Freedman & Wayne 2017).



Obrázek 1 – Kladogram popisující větvení různých druhů psovitých šelem (Kaminski & Marshall-Pescini 2014).

V posledních letech začaly být prováděny studie využívající celogenomové sekvenční data k odhalení historie domestikace psů. Přestože technologie sekvenování postupuje rychle vpřed a náklady na sekvenování se zároveň snižují, začaly tyto studie až v posledních letech a první z nich byla práce Wang et al. (2013). Při odvozování evolučního procesu vzorců polymorfismu se obvykle nevyužívá deduktivního přístupu. Místo toho se spoléhá na přenášející přístup, kdy se pozorované vzorce hodnotí podle modelu neutrální evoluce. Tyto modely jsou zjednodušenými přiblíženími biologické reality, které by měly zachytit základní biologické charakteristiky systému (Freedman & Wayne 2017). Při těchto analýzách se obvykle počítá s řadou předpokladů o realitě, které však mohou být různě platné. V případě psů je realita velmi komplikovaná, protože se v průběhu historie domestikace a formování plemen vyskytuje efekt hrdla láhve, kdy dochází k expanzi a nahrazování populací příměsí u psů a vlků (Freedman & Wayne 2017).

3.1.1 Feralizace

Feralizace si zaslouží zvláštní pozornost, protože její jedinci se jedinečným způsobem odlišují od ostatních živočichů. Biologové již dlouho oceňují, jak domestikace formuje divoké organismy prostřednictvím jak zaměřeného umělého výběru člověkem, tak nezamýšleného účinku (Darwin 1868). Feralizace vyžaduje několik výhrad. Zaprvé, některé zdivočelé populace stále dostávají omezenou, přesto záměrnou podporu od lidí (např. divoké kočky a koně jsou někdy zásobovány potravou, přesto zůstávají ve srovnání se svými domácími protějšky vysoce soběstační a neplní uměle vybraný užitek). Některé taxonomické skupiny navíc kolísají mezi stavy divokého a domácího zvířete (McTavish et al. 2013). V neposlední řadě feralizace nemusí znamenat návrat ke skutečnému divokému stavu. Endoferalita může nastat, když jedinci z domácí populace uniknou do místního prostředí, ve kterém mohou přežít a rozmnožovat se. Právě to si většina lidí představí pod pojmem feralizace. Endoferalita může být také důsledkem záměrného vypouštění organismů za účelem založení ferálních jedinců. Tomuto procesu říkáme de-domestikace (Christian et al. 2010).

Ačkoliv proces feralizace vzbudil zájem výzkumníků, dosud existuje pouze omezené množství výzkumů zaměřeného na genetické mechanismy, které se týkají tohoto procesu. Hlavní překážkou pro takové studie je, že ve většině případů nejsou feralizované populace izolovány od divokých nebo domestikovaných předků. To znamená, že je obtížné rozlišit genetické změny způsobené feralizací od změn způsobené křížením populací předků (Zhang et al. 2020).

Zhang et al. (2020) se v jejich studii zaměřili na proces feralizace na genomické úrovni, a to s využitím dinga jako modelového organismu. Díky analýze populace a demografie potvrdili, že dingo je ideálním modelem pro studii feralizace, protože jeho proces zdivočení začal již před 8000 lety a od té doby byl izolován od jeho divokých a domestikovaných předků až do posledních 200 let. Díky této izolaci se dingo stal jedinečný pro identifikaci genomických oblastí, které byly pod pozitivní selekcí během procesu feralizace. To této studii umožnilo studovat proces feralizace, aniž by došlo k záměně s hybridizací na původní populace. Krom analýzy fylogeneze, struktury populací a demografie pracovali rovněž na selekční analýze, která ukazuje, že dingo je geneticky odlišná populace a jasně se liší od domácího psa. Také bylo ukázáno, že 8000 let feralizace ovlivnilo mnoho genů spojených například s neurovývojem, metabolismem a reprodukcí. Identifikovali domorodé psy z jižní Číny a indonéské vesnické psy jako populaci psů, kteří jsou nejbliže příbuzní dingům. Genomická a mitochondriální data potvrzují, že dingo pochází z domestikovaných psů jihovýchodní Asie. Toto zjištění vyvrací to, že by dingové pocházeli z Indie (Kirch 1987; Corbett 1995). Zjištění, že dingové migrovali do Austrálie již před 8300 lety vyvrací i teorii, že byli zavlečeni do Austrálie s austronéskou expanzí, která dorazila na Novou Guineu asi před 3600 lety (Xu et al. 2012; Chang et al. 2015). Díky analýze identifikovali nadměrné zastoupení genů korelujících zejména s trávením, metabolismem a reprodukcí. To podle nich naznačuje adaptaci na nové prostředí ve formě stravy a také to vedlo ke změně sexuálních a reprodukčních mechanismů.

3.2 Vliv domestikace na sociální chování

Vývoj chování u zvířat procházejících domestikací je spíše kvantitativní než kvalitativní povahy. Je předpokládána ztráta určitých denních vzorců chování (Price 1999). Pes je jeden z mála druhů masožravců, kterým lidé dovolují být v jejich tělesné blízkosti, přestože by dokázali člověka výrazně poškodit (nebo zabít). Během koevoluce s lidmi si psi vyvinuli schopnost přilákat jejich pozornost (pomoc), když čelí problémům při řešení úkolů (Persson et al. 2015). Jedním z důvodů může být, že domestikace a selekční tlak změnili psy natolik, že formovali jejich kognitivní schopnosti a sociální chování (Kaminski & Marshall-Pescini 2014).

Jednou z klíčových otázek je, do jaké míry ovlivnila domestikace chování psů, konkrétně sociální chování. Je zřejmé, že morfologie byla domestikací ovlivněna, paralelním způsobem s jinými domestikovanými druhy (Kaminski & Marshall-Pescini 2014). Ve srovnání s vlky mají psi například menší lebku, menší špičáky a taky mají velkou rozmanitost v barvě srsti. Psi vykazují změny i ve svém chování jako je například více hravého chování u psů než u vlků (Bekoff 1974; Topál et al. 2005). Jeden ze selekčních tlaků, který byl klíčový, byla selekce proti agresivitě (Trut et al. 2009). I přes tento fakt není úplně jasné, zda jsou psi v současné době méně agresivnější než vlci, zejména v jejich vnitrodruhové interakci (Feddersen-Petersen 2007).

Pokud jde o to, jak domestikace ovlivnila sociální chování psů, existují důkazy, že psi, pokud žijí v podmínkách, v nichž jsou schopni vytvářet sociální skupiny se svými druhy, vytvářejí stabilní, hierarchické skupiny, jejichž sociální struktura se nejspíše podobá sociální struktuře žijících vlků (Kaminski & Marshall-Pescini 2014). Existuje však řada rozdílů ve vnitrodruhovém sociálním chování vlků a psů. Mezi nejvýraznější rozdíly patří absence párové vazby u psů jako primární reprodukční strategie (Lord et al. 2013), rozdílná investice do rodičovské péče, kdy se u psů méně zapojují do výchovy mláďat otcové a další členové smečky (Pal 2005a; Lord et al. 2013), menší kooperativní strategie lovu psů (Boitani & Ciucci 1995; Boitani et al. 2007) a menší stabilita či závislost na sociální skupině (Boitani & Ciucci 1995; Coppinger & Coppinger 2001). U psů se také snížená organizace v rámci psích sociálních skupin (Boitani & Ciucci 1995; Boitani et al. 2007).

Existuje již mnoho prokázaných informací o možném vlivu domestikace na sociální chování psů vůči lidem. Když psi žijí s lidmi, projevují chování, které u vlků chovaných v podobných podmínkách nenajdeme. Důkazem toho, že pouto mezi psem a člověkem je neobvyklé, ukazuje výzkum, že psi si k lidem vytvářejí vazbu, která může být srovnatelná s vazbou mezi dítětem a rodičem (Kaminski & Marshall-Pescini 2014). Tato vazba nebyla zjištěna u vlků chovaných podobným způsobem jako byli psi (Topál et al. 2005). V řadě studií navíc podobně vychovaní vlci pomaleji nebo neochotně navazovali oční kontakt s lidským partnerem (Gácsi et al. 2005, 2009; Virányi et al. 2008) a zdálo se, že méně přizpůsobují své chování v souladu se změnou postoje člověka z ohrožujícího na přátelský (Gácsi et al. 2013). Provedená studie byla však se psy v zájmových chovech, nikoli se psy vychovávanými a žijícími stejným způsobem jako testovaní vlci (Kaminski & Marshall-Pescini 2014). Není tedy úplně jasné, zda to, že se psi přizpůsobili změnám chování lidských partnerů, bylo způsobeno zkušeností, nebo skutečně důsledkem procesu domestikace. Studie srovnávající

stejně vycvorené vlky a psy totiž ukazují, že vlci přijímají lidi, s nimiž byli vycvorení, jako sociální partnery, neboť je ochotně využívají jako zdroj informací (Range & Virányi 2011a) a učí se od nich při různých úkolech (Range & Virányi 2013; Bonanni et al. 2014).

Hierarchická sociální struktura je společným průvodním jevem života v sociálních skupinách. Poslední výzkumy ukazují, že psi žijí ve společenství s ostatními psy a interakce mezi nimi jsou složité a různorodé. Zvyklosti a preference jednotlivých psů se mohou lišit a role jedince v sociální skupině se může měnit v závislosti na situaci. Je důležité si uvědomit, že používání slova dominance k popisu vztahů mezi psy je kontroverzní. Tento termín je často používán chybně a může vést k nedorozumění a nevhodnému chování ze strany majitelů psů (Wynne 2021). Někteří jedinci slovo dominance používají jako zástěrku pro bolestivé a regresivní formy výcviku zvířat (Bradshaw et al. 2009; McGreevy et al. 2012). Tato kontroverze má jen málo společného s použitím sociální dominance v přísném etologickém smyslu. V etologii pojem dominance odkazuje na tendenci určitých jedinců v sociální skupině preferovat omezené zdroje, jako jsou například přístřeší, jídlo a sexuální partneři. Tyto preference mohou být alespoň částečně konzistentní a mohou být vyjádřeny pomocí různých chování, jako je například získání přístupu ke zdrojům před ostatními jedinci v sociální skupině. Jedinci s konzistentním přístupem k omezeným zdrojům jsou známí jako dominantní a ti, kteří mají trvale menší přístup ke zdrojům, jsou podřízení. Dříve byl koncept dominance spojován s agresivními interakcemi a násilím, kdy se dominantní jedinci snažili uplatňovat své přednosti nad ostatními pomocí agresivních taktik. Nicméně, v současné době etologové uznávají, že sociální hierarchie mohou být udržovány pomocí subtilnějších signálů nadřazeného a podřízeného, jako je například formování dominance a signály podřízenosti. Tyto signály mohou být vyjádřeny prostřednictvím různých chování, jako jsou například pohledy, tělesné pozice a hlasové projevy (Peterson et al. 2002). Tyto signály nejsou samy o sobě agresivní nebo ohrožující, ale jsou chápány jako sociální interakce. Bradshaw et al. (2009) ve své práci tvrdili, že psi tvoří sociální hierarchie a předložili data ze skupiny kastrovaných samců, u kterých podle nich nelze pozorovat žádnou celkovou sociální strukturu. Bez ohledu na toto tvrzení a prezentované údaje bylo viditelné, že při nejmenším někteří psi tvořili lineární hierarchický status dominance. Cafazzo et al. (2014b) toto tvrzení komentovali tím, že v případě skupiny sterilizovaných zvířat stejného pohlaví může být situace taková, že nemají žádné zdroje, o které by mohla soutěžit. V takovém případě se nedá očekávat, že budou vykazovat výraznou sociální hierarchii, jelikož neexistuje potřeba omezovat přístup k omezeným zdrojům, jako je jídlo nebo sexuální partneři.

Podle novějších studií se ukazuje, že u psů může být sociální hierarchie smrtelnější než u vlků. Studie provedená Dale et al. (2017) porovnává skupinu psů a vlků, kteří byli vycvorení a žili v konspicivních skupinách. V této studii byla skupina zvířat krmena jatečně upravenými těly. Dominantní psi se ukázali být schopni monopolizovat tělo na úkor svých podřízených jedinců. U vlků bylo pozorováno, že se podřízení jedinci mohou krmit na podobné úrovni jako jejich dominantní jedinci. Range et al. (2015) nabídli podobně vycvoreným psům a vlkům potravu, která byla dostatečně velká, aby byla sdílena, ale dostatečně malá, aby byla monopolizována dominantními jedinci, pokud by se tak rozhodli. U vlků bylo zaznamenáno, že dominantní jedinci tolerovali své podřízené a dělili se s nimi o potravu. V kontrastu s tím

u psů se ukázalo, že dominantní jedinci neumožnili svým podřízeným přístup ke zdroji potravy a podřízení jedinci se ani neodvážili přiblížit k místu, kde se potrava nacházela.

Vedle strmé sociální hierarchie projevují psi také zvýšenou úroveň konkurence a mají obtíže s kooperací s jedinci svého druhu při řešení úkolů. Marshall-Pescini et al. (2017b) dali párům psů a vlků z podobně chovaných skupin úkol, ve kterém musela obě zvířata současně tahat za provázek, aby jedno z nich získalo odměnu. Vlci byli v tomto úkolu úspěšnější. Žádný ze psů nedokázal tento úkol přivést k úspěchu. Ostojic & Clayton (2014) prokázali určitý úspěch psů v tomto úkolu rozsáhlým předběžným výcvikem psů. Testování psi však byli domácí mazlíčci žijící společně v lidských domácnostech, kde lidský zásah mohl zavést úroveň tolerance (Marshall-Pescini et al. 2017b).

Sociální struktura psů je mnohem flexibilnější než u vlků. Skupiny psů se mohou lišit velikostí od samotářů až po více než dva tucty a zároveň mohou vykazovat známky extrémní sociální hierarchie. Tato flexibilita ve velikosti sociálních skupin pravděpodobně odráží rozmanitost zdrojů potravy a různé úrovně nebezpečí, kterým se psi v různých částech světa musí vypořádat (může to být také dáno různými studijními metodami) (Wynne 2021).

Strmější sociální hierarchie u psů než u vlků je překvapivá a dokonce kontraintuitivní. To může souviset s tím, že psi mají jinou strategii při hledání potravy, kde spolupráce není tak často potřebná a dost často je dokonce nevýhodná. Zdá se, že neexistují žádné studie, které by se zaměřovaly na genetickou příbuznost psů v rámci skupiny a které by se mohly zabývat možnostmi příbuzenského výběru pro altruistické a kooperativní chování (Wynne 2021).

Nedávný výzkum provedený Jean-Joseph et al. (2022) ve Wolf Science Center v Rakouském Ernstbrunnu porovnává denní vzorce vlků a psů chovaných stejným způsobem. Zabývají se hledáním potenciálních změn, které souvisejí s domestikací. Celý rok sledovali sedm vlčích a čtyři psí smečky. Jak se dalo očekávat, vlci a psi se od sebe lišili ve svých aktivitách, ale ne tak markantně, jak by se dalo očekávat. Vlci více spali, chodili a vokalizovali než psi a psi více jedli, seděli a manipulovali s předměty. Lidská přítomnost zvýšila aktivitu obou, ale psi byli v této situaci aktivnější. To naznačuje, že lidé jsou důležitější jako sociální Zeitgeber (tj. environmentální činitel nebo událost, která poskytuje podnět, který synchronizuje biologické rytmy organismu) pro psy než pro stejně socializované vlky. Přestože jsou vlci v zajetí, měli by přizpůsobovat své chování ročnímu období. Předpokládá se tedy, že mají větší aktivitu v zimě, jelikož jsou k tomu přizpůsobeni a také kvůli větší dostupnosti kořisti (Price 1999). Během zimních měsíců mají také jedno období říje, které zajišťuje, že se mláďata rodí brzy na jaře při špičkové dostupnosti kořisti (Mech & Boitani 2003b). V závěru výzkumu bylo zjištěno, že účinky domestikace na cirkadiánní aktivitu nejsou až tak velké, jak se předpokládá. Zaprvé, domestikace zjevně neovlivnila denní režim, protože výsledky ukázaly, že úroveň aktivity u vlků a u psů se téměř nelišila. Zadruhé, nebyly nalezeny žádné důkazy o celkovém snížení efektivity chování (psi strávili 78,5 % svého času nečinností a vlci 75 %). V nepřítomnosti lidí nebyli psi aktivnější než vlci, ale byla jasně viditelná změna zvýšené aktivity za přítomnosti lidí, z čehož lze pravděpodobně předpokládat, že se psi více zajímají o interakci s lidmi než vlci a mají z toho větší radost, jelikož došlo ke zvýšení hladiny kortizolu. Očekával se zřetelný rozdíl v časových aktivitách, ale byly zjištěny jen nepatrné rozdíly, které se týkaly odlišného chování. Tyto rozdíly se však zvýšily za přítomnosti lidí, kdy psi byli

aktivnější (z 16,1 % na 31,2 %). Aktivita vlků byla také zvýšena, ale nejednalo se o takový rozdíl jako u psů (z 22,5 % na 29,8 %). Tyto výsledky podporují, že domestikace posunula zaměření psů na reakci na člověka.

Na úrovni chování se předpokládá, že domestikovaná zvířata se méně bojí a jsou sociálně tolerantnější ke svému druhu a tyto změny jsou považovány za syndrom domestikace. Nedávná studie Range & Marshall-Pescini (2022) však přezkoumává rozdíly mezi vlkem a psem a došla k závěru, že psi nevykazují zvýšené sociálně-kognitivní dovednosti a nejsou méně agresivnější než vlci. Spíše se ve srovnání s vlky snaží vyhnout konfliktům s výše postavenými jedinci a lidmi. Pravděpodobně mají i zvýšený sklon k dodržování pravidel (zvládání základní poslušnosti, udržení určité míry sebeovládání), což z nich dělá sociální partnery. Ve srovnání s vlky mají psi zvýšenou motivaci k hledání sociálního kontaktu nezávisle na známosti (Bentosela et al. 2016; VonHoldt et al. 2017).

Vzhledem k relativní plachosti, kterou vlci projevují vůči cizím lidem, ve srovnání s povahou psů, může být rozšíření sociálního vztahu k cizím lidem u vlků méně pravděpodobné. Na navazování partnerských vztahů mezi člověkem a psem jak vůči majiteli, tak vůči cizím lidem, se může podílet oxytocin (Kis et al. 2014).

Ačkoli na srovnávací výzkumy vlků a psů na jejich interakci s lidmi stále roste počet studií, skutečné výsledky se zdají být obtížně vysvětlené pouze na základě lidsky orientovaného pohledu na domestikaci, zatímco přímá selekce pro krotkost by předpokládala vyšší toleranci a tím i vyšší kooperativní schopnosti u psů ve srovnání s vlky (Hare et al. 2012). U psů, kteří žijí ve smečce, je zaznamenána menší míra tolerance vůči blízkosti během krmení monopolizovatelného zdroje potravy. Namísto používání komunikace k vyjednávání o přístup k potravě mají tendenci se vyhnout konfliktu udržováním vzdálenosti. Vlci na druhé straně používají komunikaci k vyjednávání o přístup k potravě a vykazují větší míru tolerance vůči blízkosti během krmení (Range et al. 2015; Dale et al. 2017). Marshall-Pescini et al. (2017a) ve své práci uvádějí, že při pozorování sociálních interakcí zvířat ve sledované populaci zjistili, že agresivní setkání s nízkou intenzitou (neobsahující fyzický kontakt) byla častější u vlků, zatímco konflikty s vyšší intenzitou (včetně fyzického kontaktu) byly častější u psů. Po konfliktech se psi navzájem vyhýbali omezením svých interakcí. Z těchto výsledků vyplývá, že psi mají tendenci využívat strategie vyhýbání se konfliktům, což se však nerovná toleranci, protože pokud jde o potravu, tak dominantní psi monopolizují zdroj potravy úspěšněji než dominantní vlci (Range et al. 2015).

Podle studie, která srovnávala skupinu vlků a psů, bez ohledu na plemeno, psi vykazovali větší tendenci eskalovat konflikty a zapojit se do vážných bojů než vlci (Feddersen-Petersen 2014). Navíc vývojová studie ukázala, že frekvence agonistického chování u psů byla podobnější samotářsky žijícím mrchožravým šakalům nežli vlkům (Feddersen-Petersen 1991). Na základě těchto pozorování bylo zjištěno (Feddersen-Petersen 2007), že psi spolupracují méně než vlci, dokonce i na základní úrovni synchronizace chování s ostatními jedinci svého druhu. Při porovnávání stejně chovaných psů a vlků žijících ve smečce vykazovali tyto jedinci sníženou schopnost napodobovat učení ostatních jedinců svého druhu a byli méně úspěšní v kooperativních úkolech mezi sebou (Range & Virányi 2014).

Dosud největší důkaz o tom, jak selekční tlaky během domestikace mohly ovlivnit sociální chování psů, pochází z výzkumu, který ukazuje, že psi zřejmě mají mimořádné schopnosti porozumět lidským formám komunikace (Kaminski & Nitzschner 2013). Zdá se, že psi vynikají v živočišné říši tím, jak citlivě vnímají lidskou komunikaci. Jednou z předpokládaných hypotéz je, že díky selekčním tlakům během domestikace se u psů vyvinuly zvláštní sociální kognitivní dovednosti, které jsou v některých oblastech funkčně rovnocenné s lidskými (Hare et al. 2002; Miklósi et al. 2003).

Že selekční tlak během domestikace značně ovlivnil schopnost psů v ohledu lidské komunikace, nám dokazuje několik skutečností. První je, že psi překonávají ostatní druhy, z hlediska porozumění kooperativních komunikačních signálů, jako jsou například lidská gesta a ukazování (Kaminski & Marshall-Pescini 2014), kde překonávají dokonce i nejbližší žijící příbuzné člověka, šimpanze (Hare et al. 2002; Bräuer et al. 2006; Kirchhofer et al. 2012) a také svého nejbližšího žijícího příbuzného, vlka, pokud jde o čtení jemných komunikačních signálů, a to, aniž by prošli nějakým speciálním výcvikem (Hare et al. 2002, 2010; Miklósi et al. 2003; Virányi et al. 2008; Udell et al. 2008). I psi štěňata už od útlého věku, následují lidská gesta, aniž by prošla nějakým výcvikem, což naznačuje, že tato komunikační doména nepatří do učení během ontogeneze a nelze je nijak vysvětlit (Riedel et al. 2008; Virányi et al. 2008). Ačkoli existují důkazy o tom, že selekce během domestikace ovlivnila dovednosti psů v komunikační oblasti, existuje několik hypotéz, jak a do jaké míry k tomu mohlo dojít. Tyto hypotézy lze shrnout do čtyř hlavních kategorií:

1. Kategorie, která by předpokládala předpovídání obecně pokročilé sociální kognitivní schopnosti psů ve srovnání s jinými druhy (Hare & Tomasello 2005).
2. Kategorie, která předpokládá odlišné možná pokročilejší sociální kognitivní schopnosti v některých oblastech sociálního poznání psů jako zvláštní adaptaci na život s lidmi (Gácsi et al. 2009; Miklósi & Topál 2013; Kaminski & Nitzschner 2013).
3. Kategorie, která předpokládá že sociálně-kognitivní chování psů jsou sdílené s vlky, dost možná i s dalšími psovitými, a jedinečnost psů spočívá v jejich schopnosti se snadněji zaměřit na lidské sociální parametry (Riedel et al. 2008; Virányi et al. 2008).
4. Kategorie, která nepředpokládá žádné rozdíly mezi kognitivními dovednostmi psů a jejich nejbližšího žijícího příbuzného vlka, a to ani v případě, že jsou zaměřeny na člověka (Udell et al. 2008).

Již zmínění vědci z poslední kategorie nevyklučují vliv domestikace na psy, ale větší váhu v případných rozdílech mezi druhy přisuzují spíše vlivu prostředí a odlišnostem ve vývoji psů a vlků. Všechny hypotézy však uznávají určitý vliv domestikace na chování a poznávání psů. Diskutuje se tedy spíše o tom, které druhy chování mohly být ovlivněny a jakým způsobem mohlo k takovému ovlivnění dojít (Kaminski & Marshall-Pescini 2014).

Hypotéza vytvořena Udell et al. (2010) porovnávající chování ručně odchovaných vlků s chováním běžných domácích psů a bývalých pouličních psů, ukázala, že ve skutečnosti

ručně odchovaní vlci předčili chování bývalých pouličních psů. To naznačuje, že ontogeneze mohla ovlivnit jedince více než případná selekce během domestikace. V této studii je však zásadní rozdíl oproti všem ostatním dřívějším studiím zabývajících se psy a vlky v porozumění lidskému gestu ukazování. Soubor předpokladů, který většina výzkumníků používá, je takzvané objects choice paradigm (Anderson et al. 1995). V tomto výzkumu jsou zvířeti předloženy dvě nebo více misek, z nichž jedna obsahuje jídlo. Při chybějící přímé informaci o poloze potravy je následně předložena sociální informace, například ukazování, kde je potrava ukryta. Po obdržení informace je zvíře vyzváno, aby se rozhodlo mezi připravenými nádobami. Když zvíře zvolí správně a následuje gesto, najde potravu. Nesprávná volba je jakákoliv jiná volba misky, na kterou člověk neukázal, a která tedy neobsahuje odměnu. Udell et al. (2008) do výzkumu zahrnuli i jako nesprávnou volbu to, když jedinci nezvolili ani jednu misku. Opětná analýza dat s vyloučením pokusů, během nichž subjekty neprovedly žádnou volbu, výsledky zcela změnila, což naznačuje, že vliv ontogeneze nebyl tak silný, jak autoři předpokládali (Hare et al. 2010). Zásadním problémem je také ve srovnávané populaci vlků a psů, aby byly do souboru subjektů zahrnuty rozmanitější populace psů a vlků chovaných v zajetí či divokých vlků.

Vlci, kteří se zúčastnili studie Udell et al. (2008), byli nejen ručně vychováni lidmi, ale také prošli specifickým a přísným výcvikem, aby mohli komunikovat s lidmi. Jednou z používaných výcvikových metod byl takzvaný klikr trénink. Vlci byli při správném chování odměňováni zvukem klikru. Že to mohlo do značné míry ovlivnit chování vlků, dokládá studie od Pongrácz et al. (2013), která ukázala, že trénink klikrem silně a pozitivně ovlivnil reakce psů na lidská gesta. Vzhledem k tomu, že výkony vlků v těchto úlohách byly porovnávány se psy bez zkušeností s takovým výcvikem, není asi překvapivé, že si vlci vedli lépe než psi. V případech, kdy byli testováni stejně chovaní vlci a psi, totiž výsledky ukázaly podstatně menší rozdíly, než se očekávalo (Range & Virányi 2013).

Je však zajímavé si uvědomit, že i když bylo dosaženo u psů přijetí člověka jako sociálního partnera, rozdíly mezi vlky a psy v chápání sociálních podmětů a spolupráci s lidmi jsou menší, než bylo původně myšleno. Ve Wolf Science Center jsou psi a vlci podobně socializováni s lidmi a vlci skutečně vykazují schopnost sociálně se učit od lidí (Range & Virányi 2013). Ve skutečnosti jsou vlci stejně dobří, ne-li dokonce lepší, v následování lidských pohledů na vzdálené věci a překážky (Range & Virányi 2011b; Werhahn et al. 2016). Pravděpodobně také využívají střídání pohledů, aby získali pomoc od lidí za účelem získání odměn, které jsou pro ně jinak nedosažitelné (Heberlein et al. 2016).

Dnešní vlci jsou od společného předka vlka a psa vzdáleni mnoho generací, a proto se zdá, že je nutná určitá opatrnost při vyvozování závěrů, že domestikace je přímo zodpovědná za všechny potenciální rozdíly porovnávané mezi těmito dvěma druhy (Kaminski & Marshall-Pescini 2014). Vzhledem k historii silného pronásledování vlků je totiž docela pravděpodobné, že jejich současná plachost vůči lidem mohla být nepřímo selektována vyhubením odvážnějších vlků, kteří se drželi nedaleko lidských sídel. Závažná genetická zúžení (neboli efekt hrdla láhve) a postupné ztráty genetické variability jsou podporovány důkazy, k nimž došlo v populacích vlka obecného v Evropě i Severní Americe, kde docházelo k intenzivnímu lovu a ztrátě přirozeného prostředí, což vedlo k výrazné redukci jejich populace (Leonard et al. 2005; Sastre et al. 2011). Pokud totiž vyhubení vlčích populací člověkem vedlo k přežití plachých zvířat,

je možné, že rozdíly mezi dnešními vlky a psy jsou výsledkem opačných selekčních tlaků, jednoho na zvýšenou plachost a druhého na zvýšenou toleranci vůči člověku (Kaminski & Marshall-Pescini 2014). Navíc přibývá důkazů z genetických studií, že psi mohli ve skutečnosti pocházet z dnes již vyhynulého poddruhu (Thalmann, et al. 2013). Vzhledem k výše uvedenému se zdá být o to důležitější rozšířit zaměření studií tak, aby zahrnovaly co nejvíce poddruhů vlka. Ačkoli to může být obtížné, pokud jde o experimentální studie, srovnání poddruhů v oblasti jejich vnitrodruhového sociálního chování již může vysvětlit potenciální variabilitu v rámci druhu (Kaminski & Marshall-Pescini 2014).

Ačkoli je o sociálním chování vlků obecných známo mnohem více než o jiných druzích psovitého šelma, je počet studovaných populací ve skutečnosti relativně malý a vzhledem k vysoké vnitrodruhové proměnlivosti, kterou vykazují mnohé psovité šelmy v závislosti na ekologických faktorech (Macdonald & Sillero-Zubiri 2004a; Macdonald & Loveridge 2010). Je docela pravděpodobné, že s větším počtem studovaných populací se mezi vlčími populacemi objeví větší sociální flexibilita (jsou schopni vybudovat odlišné sociální struktury, jako například více rodinných skupin nebo početnější smečky) a mohou se lišit ve svém chování, včetně způsobu komunikace, kooperace nebo koexistence s jinými vlky. Úplně stejně ne-li více to platí pro volně žijící divoké psy (Kaminski & Marshall-Pescini 2014).

Jak již bylo zmíněno, mimořádné schopnosti psů se nejprve objevily u jejich porozumění lidským gestům, kde se zdají být psi v živočišné říši výjimeční (Hare et al. 2002). Později se ukázalo, že psi jsou i velmi vnímaví na pozornost člověka (Call et al. 2003) v tom smyslu, že dokáží poznat, kdy se na ně člověk dívá, a tím pádem se vyhnou například krádeži potravy (Call et al. 2003; Schwab & Huber 2006). Na základě těchto tvrzení, že tohle propracované chápání stavu pozornosti člověka může být také výsledkem procesů probíhajících během domestikace, vedlo k hypotéze, že se u psů vyvinuly nejen dovednosti v citlivosti na lidská gesta, ale že se u nich vyvinuly obecně propracované dovednosti ve všech oblastech sociálního chování (Hare & Tomasello 2005).

Širší studie však nakonec ukázala, že ve skutečnosti mnoho různých sociálně žijících savců (primáti, koně, kočky, fretky a kozy) chápe, kdy jsou nebo nejsou ostatní pozorní, a v mnoha případech nejen u jedinců svého druhu, ale i lidí (McKinley & Sambrook 2000; Kaminski et al. 2005; Miklósi et al. 2005; Maros et al. 2008; Rosati & Hare 2009; Hernádi et al. 2012; Kaminski & Nitzschner 2013). Studie tedy naznačují, že ve skutečnosti je tato schopnost v živočišné říši rozšířená a musí být následkem evoluční funkce (Emery 2000). Studie zahrnující širší škálu ukazují, že přinejmenším chápání stavů pozornosti není u psa zdaleka jedinečné, což zpochybňuje tvrzení, že domestikace nějakým způsobem umožnila psům vyvinout soubor sociálně kognitivních dovedností. Pozdější důkazy totiž také ukázaly, že vlci se chovají velmi podobně při testech zaměřených na porozumění lidských stavů pozornosti (Udell et al. 2011).

Jak už zde bylo řečeno, psi mají ve srovnání s vlky a také s různými druhy primátů lepší schopnosti chápat lidské komunikační signály, jako je ukazování. Každopádně jen jedna studie se zabývá také tím, zda psi mohou chováním jiných psů vnímat jako referenční gesta (Hare & Tomasello 1999). V této studii autoři porovnávali, zda psi využívají signály od jedinců stejného druhu, kteří naznačují umístění ukryté potravy, stejně dobře jako signály od lidí.

Výsledky ukázaly, že psi skutečně dokázali najít potravu v prostředí stejně úspěšně bez ohledu na druh, který s nimi komunikoval (Hare & Tomasello 1999; Kundera et al. 2012, 2014; Flom & Gartman 2016). Jelikož bylo zjištěno, že vlci chápou gesta od jedinců svého druhu, jako je například otáčení hlavy, jedinečnost psů může spočívat spíše v jejich schopnosti snadno zobecnit své konspicifické chování na člověka, než že by se po procesu domestikace objevila nějaká nová schopnost (Kaminski & Marshall-Pescini 2014).

3.2.1 Lovecké a obranné strategie psovitých šelem

Strategie lovu psovitých šelem se liší od druhu, který žije převážně samotářky a živí se rybami a hmyzem, jako je pes ušatý (Sillero-Zubiri et al. 2004), až po druhy hypermasožravců, kteří loví ve smečkách, jako je pes hyenový (*Lycan pictus*), oportunitní masožravec jako je vlk obecný (*Canis lupus*) a převážní masožravci jako je pes pralesní (*Speothos venaticus*), a dhoul (*Cuon alpinus*) (Venkataraman et al. 1995; Creel & Creel 2002; Mech & Boitani 2003b; Sillero-Zubiri et al. 2004). Techniky lovu jsou u psovitých šelem úzce spjaty s úrovní sociality, protože druhy, které loví kooperativně, jsou zároveň popisovány jako nejvíce sociální. Řada autorů skutečně naznačuje, že lov ve smečce může být hlavní silou, která stojí za socialitou psovitých šelem (Alexander 1974; Clark & Mangel 1986; Muro et al. 2011; Luo et al. 2021). Skupinový lov umožňuje ulovení větší kořisti. Příčina a důsledek takového tvrzení však vyvolává otázku, zda žijí některé druhy psovitých šelem ve větších skupinách, protože tak mohou lovit větší kořist, nebo je dostupnost převážně větší kořisti nutí žít ve skupinách? Macdonald & Sillero-Zubiri (2004b) ve své studii naznačují, že v současné době nelze tyto dvě alternativy od sebe oddělit, ačkoli metody úspěšnosti lovu mohou naznačovat, že přinejmenším u psů hyenových, s ohledem na více faktorů (energetické výdaje, četnost lovu a hlídání mláďat), má optimální loveckou skupinu okolo 10-15 zvířat, ale pokud je skupina větší zvyšují se náklady na lov a přestanou být stabilní životaschopnou skupinou (Creel & Creel 1995, 2002; Courchamp et al. 2002; Macdonald & Sillero-Zubiri 2004b). Vlci jsou skupinoví lovci a jejich stravu tvoří hlavně kopytníci. Jejich úspěšnost lovu je okolo 10-49 % (Range & Marshall-Pescini 2022). Studie zkoumající více smeček, které se od sebe liší velikostí a složením, došla k závěru, že skupiny větší než čtyři dospělí jedinci mají výrazně sníženou úspěšnost lovu v důsledku nárůstu jedinců, kteří jsou přítomni během lovu. Jedinci se vyhýbají rizikovějším částem lovu, jako je napadení a usmrcení kořisti, jsou to takzvaní free-riders (MacNulty et al. 2012). Největší tendenci stát se free-ridery mají členové smečky, kteří nemají potomky, což naznačuje, že chovný pár je zodpovědný za vedení skupinového lovu (MacNulty et al. 2012).

Zatímco domácí psi jsou zcela závislí na lidech a vedou podle nich svůj životní styl, volně žijící psi jsou schopni se přizpůsobit a najít si zdroje potravy nezávisle na lidské přítomnosti. Tito psi nejsou pod přímým lidským dohledem, ale spoléhají na lidské odpadky jako zdroj potravy (Pal et al. 1998b; Vanak et al. 2009; Sen Majumder et al. 2016).

Dalším důležitým aspektem, který se objevil při hodnocení přínosu početnosti v potravních strategiích, je totiž přítomnost mrchožroutů (Kaminski & Marshall-Pescini 2014). U vlků se ukazuje, že v případě nepřítomnosti mrchožroutů (většinou krkavci) je lov v párech produktivnější než ve velkých skupinách. Když však do rovnice dosadíme i krkavce, tak se optimální velikost smečky zvyšuje (Vucetich et al. 2004). Ochrana kořisti před

vnitrodruhovými i mezidruhovými konkurenty se totiž zdá být hlavním faktorem, který může vychýlit rovnováhu ve prospěch skupinového lovu, a to nejen u vlků, ale také u psa hyenového, kteří brání kořist před hyenami (Malcolm et al. 1982; Creel & Creel 1995; Carbone et al. 1997, 2005). Celkově lze říct, že vliv velikosti skupiny na úspěšnost lovu sám o sobě stačí k tomu, aby se u psovitých šelem vytvářely a udržovaly velké skupiny, je však nepochybné, že u mnoha druhů je lov pravděpodobně společenskou záležitostí (Kaminski & Marshall-Pescini 2014).

Stejně tak obrana území je v mnoha případech skupinovou činností, kde záleží na počtu jedinců. Tak například u kojotů, domácích psů, lišek obecných a polárních, ale i u etiopských vlčků a afrických divokých psů střety mezi smečkami vždy vyústí v to, že větší smečka zažene menší (Wells & Bekoff 1982; Voigt & Macdonald 1984; Creel & Creel 1998; Frommolt et al. 2003; Sillero-Zubiri et al. 2004; Bonanni et al. 2011).

3.2.2 Divocí psi

Divocí psi se v Eurasii pravděpodobně vyskytovali již brzy po počátku domestikace psů, a to v důsledku vysokého působení mezolitických lidských kultur ve spojení s přírodním prostředím a mnoha příležitostmi, které psi měli k pohybu v lidských sídlech a mimo ně (Boitani & Ciucci 1995). Také na severoamerickém kontinentu se předpokládá, že divocí psi existovali již dlouho před kontaktem s Evropou (McKnight 1964; Witt et al. 2015; Ní Leathlobhair et al. 2018; Ameen et al. 2019). Existují přinejmenším dva pozoruhodné příklady, které ukazují, že proces feralizace probíhal již před několika tisíci lety, a to dingo v Austrálii a jeho pravděpodobný předchůdce pes pardálový v celé jižní Eurasii (Zeuner 1963; Brisbin I. L. 1974, 1977; Ballard & Wilson 2019). Podnebí a dostatek potravních zdrojů pravděpodobně podpořili existenci psích populací v okolí vesnic a měst, kteří se přesunuli z domácích na toulavé a později divoké. Především středomořský životní styl a přírodní podmínky se zdají být velmi příznivé pro toulavé a divoké psí populace (drobná zvěř, volně se pasoucí hospodářská zvířata, skládky odpadů) (Boitani & Fabbri M. 1983; Range & Marshall-Pescini 2022). Divocí psi vytvářejí volná společenstva, přičemž velikost skupiny pravděpodobně závisí na hojnosti potravy, chovném stavu samice a ročním období (Range & Marshall-Pescini 2022). Smečka se většinou skládá z jednoho samce a mnoha samic s promiskuitním systémem páření. Na rozdíl od vlků jsou tyto skupiny volnější a někteří jedinci dokonce přebíhají mezi smečkami. Mláďata jsou vychovávána převážně svými matkami. Mláďata jsou většinou odstavena ve věku 10-11 týdnů a matky se o ně již nestarají (Marshall-Pescini et al. 2017a; Range & Marshall-Pescini 2022).

V poslední době se zvýšilo porovnávání mezi divokými psy a psy, jelikož představují lepší náhled na změnu selektivních znaků během domestikace, jelikož přímý předek psa je už vyhynulý (Freedman et al. 2014; Bergström et al. 2020). Proto žádný poddruh vlka nemůže být považován za úplně ideálního kandidáta k porovnávání. V průběhu domestikace došlo ke změnám i u vlků (Vonholdt et al. 2010; Pilot et al. 2014). Tyto změny jsou částečně způsobeny lidským pronásledováním, což naznačuje, že některé populace vlků jsou výsledkem extrémního selekčního tlaku pro plachost (ti, kteří byli schopni uniknout lidským lovcům) (Lucchini et al. 2004; Pilot et al. 2010; Dufresnes et al. 2018).

Divocí psi nejsou homogenní skupina zvířat. Jedním z kritických problémů, s nimiž se při výzkumu divokých psů vědci setkávají, je určení skutečného statusu zkoumaného psa (Causey & Cude 1980; Boitani & Fabbri M. 1983; Daniels & Bekoff 1989a, 1989b). Kategorie psů byly klasifikovány na základě behaviorálních nebo ekologických znaků (Scott & Causey 1973; Causey & Cude 1980), původu psa (Daniels & Bekoff 1989a, 1989b) a typ výskytu psa, což znamená jestli má venkovský nebo městský volný výběh (Berman' & Dunbar 1983). Dále kategorie zahrnuje druh a stupeň závislosti psa na člověku (Organization 1988). Causey & Cude (1980) definovali zdivočelé psy jako ty, kteří žijí volně a svobodně, bez přímé potravy a přístřeší záměrně dodávaných člověkem, a kteří nevykazují žádné známky socializace s člověkem (Daniels & Bekoff 1989b; Boitani et al. 2017; Contreras-Abarca et al. 2022), ale spíše se silně a trvale vyhýbají kontaktu s člověkem.

Většina autorů se shoduje na tom, že psi domácí, toulaví a divocí nejsou uzavřené kategorie a že psi mohou svůj status měnit v průběhu jejich života (Scott & Causey 1973; Nesbitt 1975; Hirata et al. 1987; Daniels 1988; Daniels & Bekoff 1989b; Contreras-Abarca et al. 2022), což podporuje názor Daniels & Bekoff (1989c), že feralizace je ontogenetický proces chování, který se někdy odehrává během života jedince. Změna podmínek může psa přinutit ke změně. Cestu zpět lze pozorovat v případě, pokud je toulavý pes adoptován člověkem. Další krok je z divokého psa do toulavého nebo dokonce domácího a je obecně nepravděpodobný, jelikož doposud shromážděné důkazy naznačují, že pokud divocí psi žijí v sociálně nezávislých jednotkách (sociálně vázání s jinými psy) a při absenci zásahů člověka je velmi nepravděpodobné, že by svůj status ztratili. Z tohoto pohledu odpovídá definice divokých psů názoru Daniels & Bekoff (1989c), že k feralizaci dochází prostřednictvím rozvoje strachu na člověka a nemusí nutně zahrnovat významnou genetickou odchylku od jejich domácích předků (Boitani & Ciucci 1995).

V dnešní době existuje plno důkazů o tom, že volně žijící psi a psi chováni mimo lidskou kontrolu jsou geneticky odlišní od čistokrevných linií, které jsou uměle selektovány lidmi (Gompper 2013; Pilot et al. 2015, 2016; Shannon et al. 2015; Bonanni et al. 2017). Navzdory tomu, že v dnešní době je čím dál tím víc volně žijících psů (Hughes & Macdonald 2013; Lord et al. 2013; Bonanni & Cafazzo 2014; Smuts 2014; Udell et al. 2014), je málo výzkumů o tom, jak funguje jejich sociální chování ve srovnání s vlky. U vlků je znám jejich flexibilní sociální systém, skládající se buď to z života v jednodušších rodinách, které zahrnují monogamní chovný pár a jejich potomky, nebo ze složitější sociální skupiny, ve kterých je více sexuálně zralých jedinců i nepříbuzných členů (Mech 1999; Packard 2003; VonHoldt et al. 2008). Volně žijící psi jsou v některých studiích popisováni jako polosamotářská zvířata (Beck 1973; Daniels 1983; Berman & Dunbar 1983; Ortolani et al. 2009) nebo žijících v sociálních skupinách nepříbuzných členů, kteří nemají hierarchickou sociální strukturu ovlivňující skupinové aktivity (Boitani & Ciucci 1995; van Kerkhove 2004; Boitani et al. 2007, 2016; Bradshaw et al. 2009), což bylo odvozeno z přítomnosti více reprodukčně aktivních jedinců v psích skupinách, a to naznačuje nekontrolovatelnost nad reprodukcí. Cafazzo et al. (2010) provedli podrobnou analýzu sociálních interakcí, která zjistila lineární hierarchii dominance ve velké smečce volně žijících psů v Itálii. Sociální struktura analyzované smečky se dost podobala té vlčí a to, že dominance pozitivně souvisela jak s vedením smečky (Bonanni et al. 2010b, 2010a; Cafazzo et al. 2010), tak i s reprodukcí (Cafazzo et al. 2014b). Starší psi

dominovali mladším a samci měli tendenci dominovat samicím stejného věku (Bonanni et al. 2017). Stejná lineární hierarchie byla zjištěna i u volně žijících psů v Indii (Pal et al. 1998a; Bonanni & Cafazzo 2014) a i u psů chovaných lidmi (Borg et al. 2015; Trisko & Smuts 2015).

3.2.3 Sociální chování divokých psů

V případě divokých psů se zdá, že sociální struktura je v podstatě spojování monogamních chovných párů a jejich společníků (mláďat nebo příbuzných jedinců člena páru) (Boitani & Ciucci 1995). Agonistické chování, které bylo pozorováno v ritualizovaných formách podobných těm vlčím, zřejmě nepřesahuje individuální úroveň a nezdá se, že by se promítalo do vyšší sociální struktury, která by zahrnovala všechny jedince a uplatňovala formy sociální kontroly skupinové činnosti (Boitani & Ciucci 1995). Není jasné, zda ztráta vyšší sociální organizace souvisí s povahou, intenzitou a četností agonistických střetů mezi jedinci ve skupině divokých psů, nebo je to tím, že pes nemá stejnou sociální vnímavost, která se zdá rozhodující ve vlčí komunitě, nebo se vším dohromady. V případě divokých psů totiž můžeme pozorovat vnitrodruhové chování, které se odráží od vlivu kontaktu s lidmi v jeho raných fázích života (Scott & Fuller 1965). Je také zapotřebí pečlivě zvážit, do jaké míry je ovlivněno sociální chování různých plemen.

Některé studie uvádí mnohem vyšší míru potenciálně škodlivé agrese u některých plemen psů než u vlků (Frank & Frank 1982; Feddersen-Petersen 1991, 2007; Virányi & Range 2014), a že u psů je více pravděpodobné, že se nebudou dělit o potravu se submisivními jedinci, což naznačuje, že psi mohou mít smrtelnější hierarchii než vlci (Range et al. 2015). Nejsou však publikované žádné studie o frekvenci agresivní eskalace a strmosti hierarchie u volně žijících psů.

Nesbitt (1975) ve své pětileté studii divokých psů v Illinois zjistil, že průměrná velikost skupiny je pět až šest jedinců. Boitani & Racana (1984) uvádí, že divocí psi v Basilicátě byli pozorováni většinou v párech. Je možné, že menší velikost skupiny ve městech je způsobena menší výhodou, kterou přináší skupinový život při nedostatku potravy (Beck 1973; Daniels & Bekoff 1989a), případně tím, že ve městech je potravních zdrojů dostatek a společný lov tak není výhodou (Berman' & Dunbar 1983). Bohužel ani jedna z těchto teorií není podložena přesnými odhady potravních zdrojů, a to jak z hlediska prostorového, tak z hlediska časového. Množství a distribuce potravních zdrojů jsou často prvotními příčinami vzniku sociálních skupin a také určují její velikost (Macdonald 1983; Von Schantz 1984; Macdonald & Carr 1989).

Lze tedy předpokládat, že chybějící sociální struktury a sociální vazby, které jsou typické pro vlčí smečku, představují horní hranici počtu divokých psů, kteří mohou účinně spolupracovat jako funkční celek při lovu, obraně území a péči o potomstvo. Tím lze i částečně vysvětlit menší velikost skupin divokých psů (Scott & Causey 1973; Nesbitt 1975; Causey & Cude 1980; Daniels & Bekoff 1989b; Boitani & Ciucci 1995) ve srovnání s vlčími smečkami. Konkrétní odhad hustoty divokých psů studovaných na základě intenzivního terénního výzkumu Boitani & Ciucci (1995) představuje 1,3-2,0 divokých psů/100 km², což je blízko k hustotě vlků v Itálii (Zimen 1976).

Využívání prostoru u divokých psů se od většiny ostatních volně žijících psovitých šelem neliší v tom, že pro své životní aktivity využívají určité a tradiční oblasti, které v různé míře, intenzitě a variabilitě obvykle brání proti vetřelcům (Scott & Causey 1973; Causey & Cude 1980; Gipson 1983; Daniels & Bekoff 1989b; Boitani & Ciucci 1995). Boitani & Ciucci (1995) zjistili, že skupina divokých psů využívá vždy menší části a mění jádrové oblasti v reakci na několik faktorů, jako např.: nález nových potravních zdrojů, rušení člověkem, aktivity při norování, nepředvídatelné kolísání potravy na skládkách, možné rušení vlky. Tyto faktory neměly žádnou sezónní předvídatelnost a v historii skupiny se objevovaly náhodně. Daniels & Bekoff (1989b) zaznamenali u jedné ze dvou sledovaných skupin sezónní změny související s přítomností mláďat, zatímco druhá skupina v této oblasti nevykazovala žádné změny. Jako možný důvod chování obou skupin byly naznačeny rozdílné energické nároky na přežití (Daniels & Bekoff 1989b).

Bonanni et al. (2017) ve své studii zkoumají sociální dominanci u pěti stabilních smeček kříženců (čtyři volně žijící a jedna žijící v polopřirozených podmínkách). Snažili se zjistit, jak běžné jsou hierarchie dominance u psů. Předpověděli, že pokud si psi zachovali schopnost vlků vytvářet strukturované sociální skupiny, pak by jejich struktura měla odpovídat lineární hierarchii. Pořadí dominance by mělo být spojeno s věkem a samci by měli dominovat samicím podobného věku. Následně by měli vykazovat formální ukazatele sociálního postavení jako spolupracující masožravci (Daniels & Bekoff 1989c; Macdonald & Carr 1995; Pal 2005b, 2015; Bonanni & Cafazzo 2014; Paul et al. 2014b). Volně se pohybující psi by měli být méně kooperativní než vlci v lovu a chovu (Range et al. 2015). Vzhledem k tomu, že volně žijící psi se živí hlavně odpadky člověka, vynaloží méně energie na získání potravy než vlci při získávání kořisti (Coppinger & Coppinger 2016), mohou tedy tuto energii přenést do reprodukce a umožnit rozmnožování i podřízeným jedincům ve větší míře než vlci (Bonanni et al. 2017). Práce Bonanni et al. (2017) poskytla přesvědčivé důkazy, že volně se pohybující psi mají schopnost vytvářet dobře strukturované sociální skupiny a tyto struktury můžou být popsány jako věkově odstupňovaná hierarchie podobná té vlčí. Vnitrodruhové agonistické interakce u volně žijících psů jsou obvykle charakterizovány agresivitou s nízkou intenzitou, což je v souladu s tím, že se jedná o spolupracující masožravce. Navíc jejich práce odporuje názoru, že domestikace snížila sociální toleranci u psů ve srovnání s vlky.

3.2.4 Sociální chování psa Dingo

Dingo představuje ideální a unikátní model pro studium evolučních a genomických mechanismů feralizace. Je dána dvěma klíčovými faktory. Za prvé, populace dinga má delší historii zdivočení než jakékoliv jiné zvíře (Savolainen et al. 2004). Za druhé, dingové byli izolováni od svých domácích i divokých předků. Díky poloze Austrálie byli dingové mimo přirozený rozsah vlků, byli izolováni až do příchodu Evropanů, a proto nebyli do populace dinga vnášeny nové geny z vlčích populací. Tím byla zajištěna relativní genetická stabilita dingů a tím pádem i větší možnosti pro zkoumání genomických mechanismů feralizace (Zhang et al. 2020). Dnes se dingo a evropská plemena hybridizují, zejména na jihovýchodě Austrálie, ale ve většině ostatních regionech je hybridizace omezená (Stephens et al. 2015; Cairns et al. 2018).

Dingo je stejně jako vlci a divocí psi společenské zvíře. Jeho vzhled je podobný domestikovaným psům, ale v jeho chování jsou značné rozdíly (Johnston et al. 2017a). Tam, kde jsou pro ně příznivé podmínky, se vytvářejí stabilní smečky, které si udržují oddělená teritoria, která se překrývají jen nepatrně se sousedními teritorii (Thomson 1992). Jsou patrné i rozdíly, které odrážejí flexibilitu sociální struktury dingů (Green & Catling 1977; Newsome et al. 1983; Corbett & Newsome 1987; Bird 1994). Tato flexibilita není překvapivá vzhledem k velké rozmanitosti biotopů, druhu kořisti, klimatických podmínek a úrovni zásahu a využívání plochy člověkem. Studie Robertshaw & Harden (1986), Corbett & Newsome (1987) a Thomson (1992) podporují názor, že rostoucí zaměření na velké kořisti, jako jsou valaši a klokani, vede v rostoucí socialitě a vytváření větších skupin. Stejně jako vlk, je i dingo převážně masožravec a postrádá expanzi alfa-amylázového lokusu, což zlepšuje trávení škrobů v psích liniích, které jsou spojeny s rozvojem zemědělství (Corbett 1995; Axelsson et al. 2013; Freedman et al. 2014), což odlišuje dingy a vlky od domácích psů. Dospělí dingové se často sdružují do stálých skupin, zatímco mladí jedinci jsou často samotáři (Zhang et al. 2020). Smečky se skládají z dominantního alfa páru a potomků různého věku. Hranice území jsou stabilní a střety mezi různými smečkami jsou tedy vzácné (Williams et al. 1995). Každá smečka se liší svou velikostí a v průměru má smečka 3-12 jedinců. Menší smečky se většinou vyskytují v místech chudších na potravu, ale obsazují větší teritorium. Tak jako u vlčích smeček, tak i u dingů členové smečky spolupracují při lovu kořisti a účastní se společných aktivit jako je krmení, odpočinek, výchova mláďat (Williams et al. 1995). Obecně platí, že dingové vykazují stejné smečkové a teritoriální chování, jako jiné divoké psovitě šelmy, z nich některé nejsou běžné u domácího psa (Smith et al. 2019). Skupinky tvoří dominantní nebo primární alfa pár a jejich potomci různého věku v rozmezí tří až 12 jedinců a nepřibuzným je jen zřídka dovoleno připojit se ke smečce. Ve srovnání mají divocí psi tendenci žít ve velkých skupinách, ale ve většině případů netvoří párová pouta, nemají definované území a jsou závislí na potravě ze skládek než lovu kořisti (Boitani et al. 2007). Sociální chování dingů je flexibilní a je podobná sociálnímu chování kojotů a vlků obecných (Zhang et al. 2020).

Hlasová komunikace je pro psy dingo důležitá, protože jsou často prostorově oddělení. Psi dingo neštěkají tak jako domácí psi (Corbett 1995), ale dorozumívají se vytím, tak jako vlci. Vytí se totiž šíří na velké vzdálenosti a slouží k lokalizaci jiných divokých psů, k přilákání smečky nebo k odrazení a odhánění vetřelce z teritoria dané smečky (Williams et al. 1995). Dingové štěkají jen z důvodu hrozby (Clarke & Déaux 2013), v afiliativních situacích neštěkají, i když je vzrušení vysoké, jako například během her (Byosiere et al. 2018), což je rozdíl oproti psům, kteří štěkají ve všech situacích (během agonistického chování, když jsou vystrašení, v době krmení, sociální izolace, aj.) (Lord et al. 2009; Smith et al. 2019).

Psi dingo se od psů a vlků liší ve svém přístupu k řešení problémů. Smith & Litchfield (2010) v jejich práci prokázali, že dingové při řešení prostorových problémů dokončili úkol mnohem úspěšněji než psi, vykazovali méně chyb a žádné známky frustrace nebo zmatku. Bylo zdokumentováno, že reagují na smrt svého druhu způsobem, který byl dříve pozorován u druhů jako jsou primáti, někteří kytovci a sloni (Appleby et al. 2013).

Johnston et al. (2017b) zkoumali oční kontakt u dingů jakožto mezibod v domestikaci psovitých šelem. Použili stejnou metodu jako se dříve používala u psů a vlků. Na rozdíl již od dříve testovaných vlků (Kis et al. 2014), dingo navázal oční kontakt s člověkem, ale na kratší

dobu než psi a měli tendenci se delšímu očnímu kontaktu vyhýbat. Johnston et al. (2017b) naznačují, že vzhledem k tomu, že dingo sdílí pouze ranou historii domestikace se psy, mohla se motivace k zahájení očního kontaktu s lidmi vyvinout relativně brzy v domestikaci. Tendence na udržení dlouhodobého očního kontaktu se pravděpodobně objevila až později. Jejich výsledky vrhají nové světlo na evoluční kroky, kterými lidé a psi vyvinuli své jedinečné sociální pouto.

Ve studii Byosiere et al. (2018) se zaměřili na význam play bows (hravých úklon) u štěňat vlků, psů a dingů. Jedná se o gesta, které používají jako signál pro započítí hraní. Tento signál je často spojován s výzvou ke hře a snižuje tak pravděpodobnost konfliktu mezi jednotlivci. Došli k závěru, že mají pro všechny tři druhy stejnou funkci. Tento výsledek podporuje teorii, že některé signály a chování mezi psy jsou univerzální a mohou být spojeny s evolučním původem. Také zaznamenali drobné rozdíly mezi jednotlivými druhy. Například dingové používají tyto gesta méně často než vlci a psi. To může být způsobeno kulturními rozdíly mezi jednotlivými druhy, jako je odlišné využívání sociálních signálů během interakce.

3.3 Sexuální chování

Reprodukce hraje klíčovou roli v ochraně a řízení druhu (Wildt & Wemmer 1999). Konkrétně se jedná o pokrok v chápání reprodukční biologie druhu, což může umožnit rozvoj reprodukčních technologií, které jsou užitečné pro zajištění genetické a demografické životaschopnosti populací volně se pohybujících živočichů v *ex situ*. Tyto znalosti mohou taky pomoci při kontrole přemnožení určitých druhů (Wildt & Wemmer 1999).

Psovité šelmy jsou jedny z nejrozšířenějších skupin šelem – na každém kontinentu nalezneme alespoň jeden druh (Sillero et al. 2004). Řada druhů je monogamní, což je u savců vzácný rys, ale u psovitých šelem je vcelku běžný (Kleiman 1973, 2011). Existují však i mezidruhové rozdíly v párových systémech. Studie Spiering et al. (2010) využila genetické analýzy k určení rodičovství napříč populacemi u psů hyenových. Zjistili, že při reprodukci hrají významnou roli jak beta samice, tak beta samci, což naznačuje promiskuitnější strategii.

Domestikace výrazně změnila sociální a reprodukční chování mnoha domácích zvířat žijících jako lidský komenzálové v antropogenním prostředí (Hulme-Beaman et al. 2018). K takovým změnám došlo i u psů, kteří žijí v sociálních skupinách sestávající z více chovných samců a samic, ve srovnání s divokými členy rodu *Canis*, kteří obvykle vykazují sociální monogamii s rozšířenou rodičovskou péčí (Marshall-Pescini et al. 2017a; Natoli et al. 2021). Zdá se, že si domácí psi stále zachovali svůj původní instinkt ke stavění nor, ale kvůli jejich domestikaci přesunuli své preference do blízkosti lidí (Sen Majumder et al. 2016). Domácí psi se rozmnožují v lidských obydlích a jejich okolí a na rozdíl od svých divočejších žijících příbuzných se nevyhýbají lidskému kontaktu během výchovy svých mláďat (Paul et al. 2014a). Ale na druhé straně dochází k vysoké úrovni úmrtnosti mláďat u volně žijících psů způsobené lidskou činností v raném stádiu jejich života (Paul et al. 2016). To znamená, že lidé představují pro mláďata potencionální hrozbu.

U zvířat žijících ve smíšených sociálních skupinách je páření a reprodukční výsledek často určován současným působením různých mechanismů, jako je vnitropohlavní kompetice, preference při páření a sexuální nátlak. Výzkumníci, kteří se zabývají faktory, které ovlivňují

páření a reprodukční úspěch, se často zaměřují na samčí vnitropohlavní konkurenci (Fedigan 1983; Ellis 1995). Bylo prokázáno, že u některých druhů primátů a šelem, jako například u šimpanzů (*Pan troglodytes*), rypoušů severních (*Mirounga angustirostris*) a psů hyenových (*Lycan pictus*) mají dominantní samci vyšší úspěšnost páření než submisivní (Haley et al. 1994; Girman et al. 1997; Wroblewski et al. 2009), i když vztah mezi postavením a úspěšností páření je velmi složitý a může se lišit mezi různými druhy, sociálními strukturami a systémem páření (Ellis 1995; Takahata et al. 1999; Spritzer et al. 2006)

Páření a reprodukční výsledek je často určován současným působením různých mechanismů, jako je intrasexuální kompetice, preference páření a sexuální nátlak. Studie Cafazzo et al. (2014b) zkoumali sociální proměnné ovlivňující výsledek páření u smečky volně žijících psů, jelikož se předpokládá, že ztratili většinu rysů sociálního systému vlků během domestikace. Studovali psí skupinu, která patřila k populaci asi 100 dospělých zvířat. I když smečka žila především z potravy poskytované lidmi, jedinci nebyli socializovaní a závislí na lidské interakci a mohli se tak volně pohybovat a množit. Jedinci, kteří měli stabilní sociální vztahy, projevovali přátelskou interakci mimo období rozmnožování a trávili většinu času společně ve stejné oblasti, byli považováni za členy smečky. Tito jedinci cestovali, krmili se a bránili své zdroje společně. Jejich výsledky naznačují, že ve sledované smečce volně žijících psů byl jak kopulační úspěch samců, tak reprodukční úspěch samic silně ovlivněn individuálním sociálním postavením, přičemž vysoce postavení psi, kteří obvykle vedli pohyb smečky, byli úspěšnější. Získané údaje v této studii také naznačují, že výsledek páření může být způsoben interakcí mezi přímou kompeticí v rámci pohlaví a preferencemi partnerů u vysoce postavených jedinců.

Podle studie Lord et al. (2013) se ukazuje, že tito psi mohou tvořit nejpočetnější kategorii domácích psů na světě. V oblastech, kde jsou volně žijící psi vystaveni dostatečnému množství potravních zdrojů, buď přímo, nebo nepřímo od lidí, mohou vytvářet smečky, které zahrnují více dospělých chovných jedinců obou pohlaví (Bonanni et al. 2010a, 2011; Cafazzo et al. 2010, 2012). Existuje tvrzení, že kvůli účinkům domestikace na jejich chování nejsou volně žijící psi schopni vytvářet strukturovanou sociální skupinu a zachovali si jen velmi málo ze sociální organizace vlků, jakožto nejbližších žijících příbuzných (Bradshaw et al. 2009). Zejména přítomnost více chovných psů se zdá být v ostrém kontrastu se strukturou vlčích smeček, které obvykle tvoří jeden chovný pár a řada podřízených nechovných jedinců (Mech 1999) a vede tak výzkumníky k závěru, že domácí psi postrádají jakoukoliv sociální regulaci reprodukčních aktivit (Bradshaw et al. 2009).

Práce Bonanni et al. (2010a) a Cafarzo et al. (2010) však ukazují, že volně žijící psi vykazují komplexní sociální organizaci charakterizovanou hierarchií dominance odstupňovanou podle věku a stejně jako u vlků starší dominantní jedinci obvykle vedou kolektivní pohyby smečky (Bonanni et al. 2010a). Na rozdíl od vlků, většina volně žijících psů vykazuje promiskuitní systém páření, ve kterém se samci a samice páří s více partnery (Pal et al. 1999; Pal 2011). Vzhledem k rozdílným nákladům na reprodukci u promiskuitních druhů by se samice měly přednostně pářit s vysoce kvalitními samci, zatímco samci by se měli snažit pářit s co největším počtem samic (Hoffman et al. 2008). Feny si tak vybírají určité samce, se kterými jsou svolné se pářit a jiné zase odmítají (Pal et al. 1999; Pal 2011). Zároveň jsou

samci spíše přitahováni k samicím v jejich druhém nebo následujícím estrálním období než k samicím v první estrální periodě (Ghosh et al. 1984; Cafazzo et al. 2014b).

Domácí psi se liší od ostatních psovitých šelem tím, že dosahují poměrně rychle pohlavní dospělosti. Jsou schopni být reprodukčně aktivní již v prvním roce života. Jsou považováni za nejvíce variabilní druh psovitých šelem. V populacích volně žijících psů je pozoruhodná uniformita velikostí, což naznačuje přítomnost přírodního výběru. Jejich populace jsou relativně stabilní (Lord et al. 2013).

U zvířat hraje semiochemická¹ komunikace významnou roli v reprodukčním chování. Kromě vizuálních podmětů jsou chemické signály zodpovědné za vyvolání sexuálního zájmu u samců psa (Woszczyło et al. 2021). Projev vzrušení je doprovázen specifickým chováním, které zahrnuje sledování, přibližování se, intenzivní očichávání, olizování, slinění a vokalizace (Dzięcioł et al. 2012; Jezierski et al. 2019). Čichání je zaměřeno hlavně na vaginální oblast, ale v oblasti zájmu je i tlama, uši a jiné prostory těla (Pageat & Gaultier 2003).

Studie Woszczyło et al. (2020) se zabývala zkoumáním moče a jejích sloučenin, které jsou velmi důležité v rozhodování, zda se samec bude s danou samicí pářit. V moči samic jsou obsaženy těkavé sloučeniny, které přitahují samce. Samice, která se nachází v estrálním cyklu, má v moči obsaženo méně těkavých sloučenin. Tyto sloučeniny se shromažďují lízáním moči nebo vulvy a přenášejí se do vomeronasálního orgánu. Dospěli k závěru, že zápach moči se nepoužívá pro dálkovou komunikaci, ale spíše se jedná o signalizaci na krátkou vzdálenost.

Věk a sezónnost hraje hlavní roli v reprodukčním cyklu u druhů *Canis*. V prvním roce života jsou schopni reprodukce pouze psi a šakal pruhovaný (*Lupulella adustus*). U ostatních druhů se nástup pohlavní dospělosti liší v závislosti na dostupnost potravy, jako na příklad u kojota préríjního (*Canis latrans*) nebo u vlků, kteří jsou poměrně velkým druhem a obvykle dosahují pohlavní dospělosti v druhé sezóně páření, a to ve věku 22 měsíců (Lord et al. 2013).

Pes domácí vykazuje nesezónní reprodukci. Samci produkují spermie celoročně a samice vstupují do estru jednou či dvakrát ročně (Concannon 2009). Většina volně žijících psovitých šelem má však sezónní reprodukční aktivitu (Asa & Valdespino 1998). Vlci se potřebují rozmnožovat sezónně, kvůli sezónní dostupnosti jejich kořistí, takže sezónní reprodukční změny lze nalézt jak u samic, tak i u samce (Wynne 2021). U samic dochází k reprodukční změně v souvislosti přibývajícím světelným dnem, kdy se v krvi zvyšuje hladina pohlavních hormonů. U samců dochází v krvi k nárůstu testosteronu. Samci dinga nevykazují žádnou reprodukční sezónnost (Catling et al. 1992; Ballard & Wilson 2019), zatímco samice mají zřetelné období rozmnožování mezi březnem a červnem (Catling 1979; Appleby et al. 2013; Ballard & Wilson 2019).

Páření a sociální chování u vlků a psů je flexibilní. Nejčastěji vlčí smečku tvoří rozmnožující se pár a jejich potomci, v některých smečkách se vyskytují i nepříbuzní podřízení samci (Lehman et al. 1992; Jędrzejewski et al. 2005). Příležitostně je hlášeno v takových smečkách větší množství reprodukčně aktivních samic (Mech & Boitani 2003b; Ausband 2018,

¹ Semiochemické látky se podílejí na vnitrodruhové a mezidruhové komunikaci. Jedinci je uvolňují a podněcují u jiných jedinců fyziologické a behaviorální reakce. Semiochemické látky, které jsou používány v mezidruhové komunikaci se nazývají alelochemická a ve vnitrodruhové komunikaci to jsou feromony.

2019; Sidorovich & Rotenko 2019), které jsou však regulovány v závislosti na dostupnosti potravy a na strategii jejího hledání (Macdonald et al. 2019).

3.3.1 Rodičovské chování

Rodičovská péče je klíčovým prvkem vývoje savčích druhů, kde samice kojí svá mláďata. Po odstavení zůstávají mláďata často s matkou a ta jim stále poskytuje jídlo a úkryt. Většina matek poskytuje péči svým mláďatům pouze po určité době a po odstavení se mláďata stávají nezávislá na svých matkách (Paul et al. 2014a).

Moderní psi mají výrazně volnější reprodukční chování ve srovnání s vlky. Tam, kde vlci vytvářejí párové vazby, nejsou sexuálně aktivní před druhým rokem věku, mají danou reprodukční sezónu a produkují jen jeden vrh mláďat za rok (Haase 2000; Mech 2002). Naproti tomu jsou psi sexuálně aktivní již v prvním roce (Boitani & Ciucci 1995; Lord et al. 2013) a obvykle vystřídají více partnerů při jednom reprodukčním cyklu, mají-li možnost (Pal et al. 1999; Cafazzo et al. 2014b). Obecně platí, že samci neprojevují péči vůči svým sexuálním partnerkám anebo potomkům (Lord et al. 2013). Asi okolo 75 % celosvětové populace psů je volně žijící a je tak neomezena ve výběru partnera (Gompper 2013). Populace volně žijících psů představují odlišnou a geneticky starší skupinu oproti psům drženým v domácnostech (Pilot et al. 2015; Shannon et al. 2015).

Studie provedená Sen Majumder et al. (2016) se zabývala volně žijícími psy v Indii. Snažili se charakterizovat místa volně žijících psů v městských a poloměstských lokalitách a porozumět denningovým² preferencím březích fen. Volně se pohybující psi často vyhledávají oblasti s vysokou lidskou aktivitou, jakými jsou trhy, nádraží a obytné budovy, aby se dostali co nejčastěji k potravě. Vlci a kojoti se v tomto liší, protože se snaží vyhledávat místa, která jsou co nejvíce vzdálená od lidských sídel. Psovité obvykle preferují denní aktivitu v blízkosti vodních zdrojů (Habib & Kumar 2007; Person & Russell 2009), a to platí i pro volně se pohybující psy, kteří si vybírají úkryt poblíž různých zdrojů vody, včetně kohoutků a přírodních vodních útvarů. Sen Majumder et al. (2016) tedy došli k závěru, že i přes vysokou úmrtnost štěňat způsobenou člověkem se zdá, že schopnost psů využívat lidi jako zdroj potravy a úkrytu je adaptivní chování, které jim pomáhá přežít v prostředí měst.

Vlčí smečka se skládá z jednoho sexuálně aktivního páru (alfa pár) a jejich potomků z více sezón (Natoli et al. 2021). Alfa pár spolupracuje na výchově mláďat, která mohou opustit smečku až ve druhém roce svého života (Rausch 1967; Peterson et al. 1984; Wynne 2021). Naproti tomu smečky volně žijících psů mohou zahrnovat více chovných jedinců obou pohlaví (Daniels 1983; Boitani & Ciucci 1995; Pal 2011; Boitani et al. 2016). Psí štěňata jsou kojena svou matkou do 5 až 11 týdnů a poté musí přežít sama (Scott & Fuller 1965; Pal 2001, 2008). Behaviorální studie volně žijících psů ukazují na jejich promiskuitní systém páření, našly se však i monogamní páry (Daniels 1983; Gipson 1983; Pal 2005a, 2011; Cafazzo et al. 2014b) a samci se liší v míře rodičovské investice (Pal 2005a; Paul & Bhadra 2018). Natoli et al. (2021) v jejich práci detekovali jako první geneticky zdokumentovaný případ u volně žijících psů

² Denning je popis chování, zejména savců, kteří tráví většinu svého času v norách nebo podobných úkrytech, které slouží jako jejich domov a obvykle se vyskytuje u zvířat, která jsou teritoriální a využívají to jako ochranu před predátory, povětrnostními podmínkami a k udržení tělesné teploty

vícečetné otcovství, kdy jeden pes zplodil šest z osmi štěňat vrhu. Tento výsledek ukazuje, že samčí kopulační úspěch nemusí nutně odpovídat reprodukčnímu úspěchu, protože může být ovlivněn soupeřivostí spermií, kdy se samice páří s více samci v jednom estrálním období (Hulme-Beaman et al. 2018).

Otcovská péče u psovitých šelem je závislá na dostupnosti potravních zdrojů. Pokud jsou zdroje hojné, dokáží samice vychovávat mláďata s menším příspěvkem samce (Macdonald et al. 2019). Je-li však nalézání zdrojů vzácné nebo obtížné, je otcovská péče nezbytná pro úspěšný odchov vrhu a nemůže být tedy sdílena mezi více vrhy, což upřednostňuje monogamii (Natoli et al. 2021). V antropogenním prostředí, které je typické pro volně žijící psy, je dostupnost zdrojů dostatečná k tomu, aby matkám poskytla snadněji pokryt vysoké energetické náklady na reprodukci, a to i při páření s polygynními samci, kteří mají sníženou nebo žádnou otcovskou péči (Lord et al. 2013; Coppinger & Coppinger 2016). Přístup k potravě získané od lidí vede k tomu, že se smečky mohou skládat z více chovných párů (Cafazzo et al. 2014b; Bonanni et al. 2017). Snížená otcovská péče činí polygamii výhodnou jak pro samce, tak pro samice prostřednictvím zvýšené genetické rozmanitosti potomků (Neff & Pitcher 2005). I v antropogenním prostředí však může nastat situace, kdy se zdroje potravy stanou vzácnými a může být vyžadována pomoc členů smečky při výchově štěňat (Pal 2005a; Paul & Bhadra 2018). Proto lze předpokládat, že sociální organizace a systém páření psů, stejně jako u divokých psovitých šelem, jsou formovány hojností a typem potravních zdrojů (Macdonald & Carr 1995). U volně žijících psů mohou členové smečky spolupracovat i při obraně štěňat proti predátorům (Pal 2005a; Paul & Bhadra 2018), a tak může hrát roli ve spolupráci smečky i množství potencionálních predátorů nacházejících se v blízkosti jejich území (Natoli et al. 2021).

Výsledky práce Pongrácz & Sztruhala (2019) ukazují, že alopentální (to je péče o mláďata, která nejsou jejich vlastními potomky) pečovatelské chování je rozšířené mezi psy, kteří jsou chováni hobby chovateli. Tento druh péče má pevné kořeny v ekologii druhů, jako jsou druhy z čeledi *Canidae* s vysokou mírou společenské organizace. Mimo jiné jsou uvedeny faktory, které by mohly být klíčové pro vývoj rodičovské péče jako jsou:

1. Investice dlouhodobého času nebo vysoké energie do péče o potomstvo.
2. Malé skupiny s pevnými rodinnými vazbami.
3. Vysoce sociální nebo kooperativní skupinové faktory.

Tyto faktory se často vyskytují u divokých psovitých šelem. Interpretace těchto faktorů v případě společenských nebo volně žijících psů však může být obtížná. Pokud se zaměříme na druhou možnost, je důležité si uvědomit, že změna v ekologii krmení, která znamená být převážně mrchožroutem namísto lovcem velké kořisti, může být hlavním faktorem ovlivňující reprodukční a rodičovské chování u většiny psů (Boitani et al. 2007; Coppinger & Coppinger 2016). Úklid kořisti nevyžaduje, aby dospělí jednali kooperativně – ani během lovu, ani při zásobování kojící matky a mláďat. Navíc u volně se pohybujících psů se čerstvě odstavená mláďata stávají často konkurencí pro dospělé jedince (Coppinger & Coppinger 2016), což omezuje nebo dokonce vylučuje jejich schopnost být pomocníky pro další generaci. Výsledky Pongrácz & Sztruhala (2019) ukazují, stejně jako v dřívější studii od Malm (1995), značně častý

výskyt alloparentálního chování u společenských psů. Rozdíl mezi tímto chováním u domácích a volně žijících psů by mohl být výsledkem různých faktorů, jako je potravní konkurence na různých úrovních, lidské zásahy a hustota zvířat kolem chovné matky a štěňat (Paul et al. 2014b; Paul & Bhadra 2018). Tyto faktory by mohly mít komplexní interakce, které ovlivňují možnosti a pravděpodobnosti výskytu aloparentálního chování u volně žijících psů.

Na základě výzkumu Pongrácz & Sztruhala (2019) lze předpokládat, že schopnost péče o potomstvo je vrozenou schopností psa domácího a přetrvává i v populaci domácích mazlíčků a pracovních psů, kde jsou podmínky pro chov a péči o mláďata vysloveně umělé. Ukazují také, že mezi dospělými psy a mladými štěňaty dochází k složitým interakcím, přičemž dominuje alloparentální chování a přátelské interakce dospělých psů. Tyto interakce mohou mít příznivý vliv na snížení stresu u štěňat v případě poplašného štěkání dospělých psů. Role interakce mezi psy během prvních dvou měsíců života může být klíčovým faktorem pro správnou socializaci a později bezproblémové chování.

U vlků skupinový život zvyšuje individuální zdatnost prostřednictvím výhod vyplývajících z kooperativního chovu, kolektivní obrany doupat v rámci jejich teritoria a kooperativního lovu velkých kořistí (Stahler et al. 2013; MacNulty et al. 2014; Smith et al. 2015). Ve vlčích smečkách je účast starších sourozenců z důvodu zvýšení inkluzivní zdatnosti, což může vysvětlovat, proč se vlčí smečky obvykle skládají z blízkých příbuzných (Natoli et al. 2021). U volně žijících psů nebyl dosud zkoumán fitness důsledek seskupování, ale bylo navrženo, že jeden z nejdůležitějších přínosů může být možnost kolektivní obrany zdrojů (Macdonald & Carr 1995; Bonanni & Cafazzo 2014). To, že psi smečky zahrnují i své příbuzné, naznačuje, že tato zvířata jsou více kooperativní, než se obvykle předpokládá (Bonanni et al. 2017; Paul & Bhadra 2018).

Některé studie naznačují, že kvůli účinkům domestikace mají volně žijící psi omezené schopnosti vytvářet strukturované sociální skupiny a zachovali si jen málo ze sociální organizace vlků (*Canis lupus*), kteří jsou jejich nejbližšími příbuznými (Boitani et al. 2007; Bradshaw et al. 2009). Vědci zjistili, že přítomnost více reprodukčně aktivních jedinců v psích skupinách je v ostrém kontrastu s typickou strukturou vlčích rodinných skupin, které se obvykle skládají z dominantního chovného páru a několika nechovných jedinců (Derix et al. 1993; Mech 1999; VonHoldt et al. 2008). Tento rozdíl vedl výzkumníky k závěru, že domácí psi nedodržují žádnou sociální regulaci reprodukčních aktivit (Bradshaw et al. 2009). Studie Bonanni et al. (2010a), Cafazzo et al. (2010) a Bonanni & Cafazzo (2014) však ukázaly, že volně žijící psi mají komplexní sociální organizaci, která se vyznačuje hierarchií dominance a je řízena věkem jedinců. Samci mají tendenci být dominantní nad samicemi stejného věku, zatímco samice převládají nad mladšími samci. Hierarchie dominance se projevuje nejen v soubojích mezi jedinci a starší a dominantnější jedinci často udávají pohyb smečky (Bonanni et al. 2010a; Cafazzo et al. 2010; Bonanni & Cafazzo 2014) a tento druh sociální organizace u psů je podobný tomu, který je pozorován u vlků (Peterson et al. 2002). Je třeba však zdůraznit, že většina psů se řídí promiskuitním systémem páření, což znamená, že jak samice, tak samci se páří s více partnery. Z toho plyne, že dominantní vztahy u psů nemusí vést ke kontrole reprodukce v rámci skupiny, jak bylo pozorováno u vlků (Daniels 1983; Pal et al. 1999; Pal 2011; Cafazzo et al. 2014b). Vzhledem k rozdílným nákladům na reprodukci se očekává, že samice budou preferovat vysoce kvalitní samce a budou se snažit s nimi pářit (Soltis et al. 1997;

Hoffman et al. 2008; Longpre et al. 2011). Na druhé straně samci mají tendenci se pářit s co nejvyšším počtem samic (Cafazzo et al. 2014b).

Strategie páření mohou být do určité míry flexibilní. Bylo pozorováno, že ve smečce divokých psů na Aljašce se nachází jen jedna sexuálně aktivní samice a více se pářících samců ve skupině vlků (Mech & Boitani 2003a). U mnoha druhů psovitých šelem se zdá, že strategie páření jsou závislé na dostupnosti a distribuci zdrojů potravy, což ukazuje na silné spojení mezi potravní ekologií a sociální organizací těchto druhů (Tallents et al. 2012; Macdonald & Johnson 2015). Pravděpodobně tomu tak je i v případě vlků obecných a psů (Marshall-Pescini et al. 2017a). Volně se pohybující psi se přizpůsobili přísunu potravin od lidí a tento předvídatelný a bezpečný zdroj potravy pravděpodobně ovlivnil všechny aspekty jejich společenského života. Párová vazba už není nutná, protože kojící samice se mohou přiblížit ke zdroji potravy (Sen Majumder et al. 2016) a mohou nechat mláďata o samotě na krátkou dobu, aby se nasýtila. To snižuje potřebu rodičovské investice, protože mláďata jsou schopná se o sebe rychle postarat (Lord et al. 2013; Coppinger & Coppinger 2016). V důsledku toho je závislost psů na členech smečky mnohem nižší ve srovnání s vlky (Marshall-Pescini et al. 2017a). Rodičovská péče savců je ve většině případů poskytována samicí, která mláďatům poskytuje potravu, teplo a ochranu před predátory a napomáhají k jejich přežití a jejich duševní a fyzické pohodě (Cushing & Kramer 2005; Pal 2005b; Cafazzo et al. 2014a; Dulac et al. 2014; Lévy 2016; Bales 2017). U fen psa domácího zahrnuje ošetřování, kontakt, olizování, hru, trest, termoregulaci a pohyb (Foyer et al. 2014, 2016; Lezama-García et al. 2019).

Domácí psi jsou altriciální zvířata, což znamená, že proces vytváření vazeb mezi matkou a potomstvem může trvat několik dnů nebo dokonce týdnů, než se plně rozvine. Nicméně většinou se při péči o štěňata projevuje budování hnízda, olizování, kojení a výchova. Oproti volně žijícím psovitým druhům mají domácí psi snížené dispozice k mateřskému chování, což občas vyžaduje zásah člověka k zajištění přežití štěňat (Lord et al. 2013; Czerwinski et al. 2016). Fena se během prvních dnů intenzivně stará a ošetřuje štěňata a sotva je opouští (Walker 2010).

Paul et al. (2017) ve své studii sledovali mateřskou péči u 15 skupin volně se pohybujících psích smeček po dobu 15 týdnů. Maximální péče byla pozorována v nejranějších stádiích vývoje štěňat a v méně početném vrhu dostávala štěňata mnohem větší péči. Při odstavu zásobovaly feny štěňata tuhou nebo polotuhou stravou. Na rozdíl od dospělých, štěňata ve fázi odstavu nevykazují silnou potřebu potravin bohaté na bílkoviny. Byla pozorována úzká vazba mezi matkou a mláďaty v prvních několika týdnech, k pomáhání udržování tělesné teploty. Tato úzká vazba se snižuje s přibývajícím věkem. Tyto blízké interakce byly pravděpodobně ještě vyšší během prvních dvou týdnů, kdy matky trávily většinu času uvnitř doupat. Zatímco tato blízká vazba se snížila, hra a ochrana se zvyšuje s přibývajícím věkem štěňat, což ukazuje přechod z aktivní na pasivní rodičovskou péči. V jejich studii vyzorovali tři odlišné fáze v ontogenezi. Do šestého týdne dostávají mláďata dostatečnou aktivní péči od své matky a poté nastává nástup odstavu. Od sedmého až do 13. týdne svým štěňatům vymezuje zóny. Období 13. týdne vyznačili jako konec života štěněte a nastává začátek juvenilní periody. I když mladiství nadále sdílejí prostor a zdroje s matkou. To ustává po nástupu sexuální zralosti.

Přítomnost více plodných jedinců ve smečkách u psů může být vysvětlováno jako adaptivní důsledek procesu domestikace (Cafazzo et al. 2014b). Jak naznačují Lord et al. (2013), populace psů se dokázala adaptovat na čistě lidské odpadky, které jsou běžné a nevykazují výrazné sezonní výkyvy. Tato neustálá dostupnost potravy by mohla být důvodem ztráty sezonního reprodukčního chování a umožnila psům se rozmnožovat již v prvním roce svého života. Navíc díky dostatku zdrojů potravy pro volně žijící psy se pravděpodobně snížila úroveň soutěžení mezi jednotlivými skupinami psů o potravu a také se mohlo snížit potlačení reprodukce podřízených jedinců (Bonanni & Cafazzo 2014). Na rozdíl od psů mají vlci již výše zmíněnou sezonní reprodukci a jen zřídka dosahují pohlavní dospělosti ve svém druhém věku života, kdy se obvykle osamostatňují a opouštějí svou rodinu (Rausch 1967; Peterson et al. 1984; Lord et al. 2013). Vlčí smečky s více reprodukčně aktivními páry se vyskytují, a to v oblastech, kde jsou neobvykle hojné zdroje potravy (Mech 1999; Sands & Creel 2004; Savolainen et al. 2004; VonHoldt et al. 2008; MacNulty et al. 2009, 2012; Stahler et al. 2013). Na druhé straně ve smečce volně se pohybujících psů studovaných v oblasti s drsným počasím a omezenou dostupností potravy rodila během dvou let pouze jedna samice a o odchov mláďat byl zjevně sdílen několika členy skupiny (Gipson 1983; Cafazzo et al. 2014b). Tento příklad naznačuje, že psi mohou tvořit smečky o stejné struktuře jako je ta vlčí. Naznačuje to tedy značnou sociální flexibilitu.

Jelikož víme, že psi projevují preference pro výběr partnera, je pozoruhodné, že výběr partnera může probíhat i uměle, jelikož v lidských chovech psů jsou to právě lidé, kteří vybírají svému psovi partnera, se kterým se mohou pářit (Cafazzo et al. 2014b). Takže lze předpokládat, že buď volba partnera u vlků vznikla přirozeným výběrem a byla zachována u psů, nebo že psi vyvinuli odlišné vzorce preference partnera přirozeným výběrem během procesu domestikace. Porovnání vzorců výběru partnera mezi psy a jejich nejbližšími divokými příbuznými může přispět k lepšímu pochopení evoluce psů. Některé studie vlčích smeček v zajetí naznačuje, že i vlci mají preference při výběru partnera mezi dominantními samci a samicemi, což připomíná vzorec u psů a naznačuje podobnosti mezi těmito dvěma druhy (Rabb et al. 1967; Jenks 2011).

Cafazzo et al. (2014b) ve své práci jako první poskytli první jasný důkaz, že hierarchie dominance ve smečce volně se pohybujících psů ovlivňuje několik aspektů reprodukčních aktivit, jako jsou preference partnera, míra kopulace samců a reprodukční výsledek samic. U obou pohlaví byly zjištěny preference partnera s vysokým postavením, což se projevilo různým rozložením vztahových signálů. Dále se ukázalo, že psi s vyšším postavením obou pohlaví měli vyšší schopnost reprodukce a kopulace. Jejich výsledky celkově naznačují, že sociální organizace volně žijících psů ve smečce se může podobat vlkům ve větší míře, než se myslelo.

3.3.2 Sexuální chování dinga

Reprodukční sezónnost jasně odlišuje dingy od psů (Lord et al. 2013). Stejně jako všechny volně žijící psovitě šelmy se samice dinga řídí sezonním reprodukčním vzorem (jeden vrh za rok), který souvisí s fotoperiodou, ale není jí zcela určený (Lord et al. 2013; Cursino et al. 2017). U dingů se období rozmnožování vyskytuje v období od února do června. Pokud však samice porodí v zimě tak je to od června do srpna (Smith et al. 2019). Dingové pohlavně

dospívají už v prvním roce života, jako je tomu u psů, ale většina fen rodí mláďata až ve druhém roce života (Wallach et al. 2009). Obvykle mají v jednom vrhu čtyři až pět mláďat (Catling et al. 1992).

Stejně jako u většiny psovitých šelem vykazují samice a samci dinga dlouhodobé párové vazby. Společně udržují a brání své území, kooperativně pečují o mláďata a sezonně se rozmnožují, jak už bylo zmíněno výše (Lord et al. 2013; Smith 2015). U dinga byl pozorován jak v divočině, tak v zajetí takzvaný “alloparenting“ (péče o mláďata jinými jedinci než biologickými rodiči), které začíná 15 dní po porodu (Corbett 1995).

3.4 Dosud neobjasněné aspekty chování vlků a psů

Navzdory dlouhodobým výzkumům vlků a psů stále existuje několik nezodpovězených otázek a nejasností týkající se rozdílů mezi těmito druhy.

Například se stále přesně neví, jak se liší jejich komunikační signály a jaký je význam jednotlivých zvuků a pohybů v kontextu interakce mezi jednotlivci a skupinami. Stejně tak není úplně jasné, jak se liší sociální struktura a organizace mezi vlky a psy, i když se obecně ví, že vlci jsou společensky organizovanější a mají stabilnější hierarchii. Existuje také omezený počet studií (Heberlein et al. 2016; Range & Marshall-Pescini 2022; Jean-Joseph et al. 2022), které se zaměřují na porovnání fyziologie a chování vlků a psů, což by mohlo poskytnout další informace o rozdílech mezi těmito druhy. Stále se neví, jak se liší jejich procesy učení a kognice mezi těmito druhy. Není také úplně jasný jejich rozdíl v preferenci a vnímání sensorických podmětů. Interakce mezi vlky a psy v přírodě a v zajetí se stále zkoumá a není ještě zcela odhalena.

4 Závěr

Cílem bakalářské práce bylo nalézt rozdíly v sociálním a sexuálním chování psa domácího (*Canis familiaris*), které bylo ovlivněno v průběhu domestikace. Jako srovnávací modely v tomto chování byli použiti jejich nejbližší žijící příbuzní vlk obecný (*Canis lupus*) a feralizovaný pes dingo (*Canis dingo*), který se od psa oddělil v začátcích domestikace.

Psi se od vlků a dingů liší v několika aspektech, jako je například sociální hierarchie, spolupráce ve smečce, výchova mláďat, lovecká strategie a komunikace. Během domestikace se u psů vyvinula mimořádná schopnost porozumět lidské formě komunikace. Tuto schopnost mají výrazně vyšší u psů než u vlků. Dokážou snadno rozpoznat lidské emoce a signály. Toto přizpůsobení se lidské komunikaci umožnilo psům snadnou spolupráci s lidmi a v průběhu domestikace jim umožnilo snadnější učení se novým věcem. Domestikace také ovlivnila sociální hierarchii psa. Vedla totiž k větší individualizaci a menší spolupráci mezi jedinci, což pravděpodobně ovlivnilo hierarchii psích smeček. Z tohoto důvodu mohou být psi více zaměřeni na prosazování vlastních zájmů a na získávání pozornosti majitelů, zatímco vlci jsou více zaměřeni na spolupráci a vzájemnou pomoc. Domestikace také ovlivnila toleranci mezi psy, což by také mohlo ovlivnit způsob, jaký psi vyvíjí své vztahy a hierarchii v psí smečce. Nicméně, i přestože domestikace může mít vliv na sociální chování a hierarchii psů, stále existují podobnosti mezi sociální strukturou psů a vlků, které jsou založené na jejich společné evoluční historii.

V průběhu domestikace se u psů začalo lišit jejich reprodukční chování. Vlci jsou monoestrický druh, takže se u nich vyskytuje říje jen jednou do roka. I samci jsou plodní jen v období říje samic a mezi samcem a samicí je pevné párové pouto, takže málokdy dochází k páření s jinými jedinci mezi sebou. V důsledku domestikace a selekcí pro určité genetické vlastnosti, které vedly k hormonálním změnám, mají feny říjí dvakrát ročně a psi jsou schopni se pářit celoročně. Psi domácí jsou známi svou promiskuitou a netvoří tak pevné párové vazby, což je také značně odlišuje od vlků a dingů.

Závěrem lze říci, že domestikace ovlivnila sociální a sexuální chování psů domácích (*Canis familiaris*), ale nebylo ovlivněno v tak značné míře, jak se dříve předpokládalo. Za nejzákladnější domestikační změnu lze považovat větší ochotu spolupráce s lidmi.

Literatura

- Alexander RD. 1974. The evolution of social behavior. *Annu. Rev. Ecol. Syst* **5**:325–383.
- Ameen C et al. 2019. Specialized sledge dogs accompanied Inuit dispersal across the North American Arctic. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **286**:20191929. Royal Society.
- Anderson JR, Sallaberry P, Barbier H. 1995. Use of experimenter-given cues during object-choice tasks by capuchin monkeys. *Animal Behaviour* **49**:201–208.
- Anderson K. 1997. A walk on the wild side: A critical geography of domestication. *Progress in Human Geography* **21**:463–485. Arnold.
- Appleby R, Smith B, Jones D. 2013. Observations of a free-ranging adult female dingo (*Canis dingo*) and littermates' responses to the death of a pup. *Behavioural Processes* **96**:42–46.
- Arendt M, Fall T, Lindblad-Toh K, Axelsson E. 2014. Amylase activity is associated with AMY2B copy numbers in dog: implications for dog domestication, diet and diabetes. *Animal Genetics* **45**:716–722.
- Asa CS, Valdespino C. 1998. Canid Reproductive Biology: an Integration of Proximate Mechanisms and Ultimate Causes1. *American Zoologist* **38**:251–259.
- Ausband DE. 2018. Multiple breeding individuals within groups in a social carnivore. *Journal of Mammalogy* **99**:836–844.
- Ausband DE. 2019. Pair bonds, reproductive success, and rise of alternate mating strategies in a social carnivore. *Behavioral Ecology* **30**:1618–1623.
- Axelsson E, Ratnakumar A, Arendt ML, Maqbool K, Webster MT, Perloski M, Liberg O, Arnemo JM, Hedhammar Å, Lindblad-Toh K. 2013. The genomic signature of dog domestication reveals adaptation to a starch-rich diet. *Nature* **495**:360–364.
- Bales KL. 2017. Parenting in animals. *Current Opinion in Psychology* **15**:93–98.
- Ballard JWO, Wilson LAB. 2019. The Australian dingo: untamed or feral? *Frontiers in Zoology* **16**:2.
- Beck AM. 1973. *The ecology of stray dogs: a study of free-ranging urban animals*. Baltimore: York Press.
- Bekoff M. 1974. Social play in coyotes, wolves, and dogs. *Bioscience* **24**:225–230.
- Belyaev DK, Plyusnina IZ, Trut LN. 1985. Domestication in the silver fox (*Vulpes fulvus* Desm): Changes in physiological boundaries of the sensitive period of primary socialization. *Applied Animal Behaviour Science* **13**:359–370.
- Bentosela M, Wynne CDL, D'Orazio M, Elgier A, Udell MAR. 2016. Sociability and gazing toward humans in dogs and wolves: Simple behaviors with broad implications. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior* **105**:68–75.
- Bergström A et al. 2020. Origins and genetic legacy of prehistoric dogs. *Science* **370**:557–564. American Association for the Advancement of Science.
- Bergström A et al. 2022. Grey wolf genomic history reveals a dual ancestry of dogs. *Nature* **607**:313–320. Nature Publishing Group.
- Berman M, Dunbar I. 1983. THE SOCIAL BEHAVIOUR OF FREERANGING SUBURBAN DOGS. Pages 5–17 *Applied Animal Ethology*.
- Berman M, Dunbar I. 1983. The social behaviour of free-ranging suburban dogs. *Applied Animal Ethology* **10**:5–17.
- Bird P. 1994. Improved electric fences and baiting techniques — a behavioural approach to integrated dingo control. Unpublished Final Report on Project DAS 39 to the Wool Research and Development Corporation.
- Boitani L, Ciucci P. 1995. Comparative social ecology of feral dogs and wolves. *Ethology Ecology and Evolution* **7**:49–72.
- Boitani L, Ciucci P, Ortolani A. 2007. Behaviour and social ecology of free-ranging dogs. Pages 145–165 *The Behavioural Biology of Dogs*. CAB International, Wallingford.
- Boitani L, Fabbri M. L. 1983. Censimento dei cani in Italia con particolare riguardo al fenomeno del randagismo. *Ricerche di Biologia della Selvaggina, INBS, Bologna* **73**:1–51.
- Boitani L, Francisci F, Ciucci P, Andreoli G. 2016. The ecology and behavior of feral dogs: a case study from central Italy. Pages 342–368 *The domestic dog: its evolution, behaviour and interactions with people*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Boitani L, Francisci P, Andreoli G. 2017. The ecology and behavior of feral dogs: a case study from Central Italy. Pages 342–368 *The Domestic Dog: Its Evolution, Behavior, and Interactions With People* Cambridge University Press. Cambridge.
- Boitani L, Racana A. 1984. Indagine eco-etologica sulla popolazione di cani domestici e randagi di due comuni della Basilicata. *Silva Lucana, Bari* **3**:1–86.
- Bonanni R et al. 2014. Contributors. Pages xiii–xiv in Kaminski J, Marshall-Pescini S, editors. *The Social Dog*. Academic Press, San Diego. Available from <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780124078185010020> (accessed October 30, 2022).
- Bonanni R, Cafazzo S. 2014. The social organization of a population of free-ranging dogs in a suburban area of Rome: a reassessment of the effects of domestication on dog behaviour. Pages 65–104 *The social dog: behaviour and cognition*. Elsevier, New York.
- Bonanni R, Cafazzo S, Abis A, Barillari E, Valsecchi P, Natoli E. 2017. Age-graded dominance hierarchies and social tolerance in packs of free-ranging dogs. *Behavioral Ecology* **28**:1004–1020.
- Bonanni R, Cafazzo S, Valsecchi P, Natoli E. 2010a. Effect of affiliative and agonistic relationships on leadership behaviour in free-ranging dogs. *Animal Behaviour* **79**:981–991.
- Bonanni R, Natoli E, Cafazzo S, Valsecchi P. 2011. Free-ranging dogs assess the quantity of opponents in intergroup conflicts. *Animal Cognition* **14**:103–115. Springer Verlag.
- Bonanni R, Valsecchi P, Natoli E. 2010b. Pattern of individual participation and cheating in conflicts between groups of free-ranging dogs. *Animal Behaviour* **79**:957–968.
- Borg JAM van der, Schilder MBH, Vinke CM, Vries H de. 2015. Dominance in Domestic Dogs: A Quantitative Analysis of Its Behavioural Measures. *PLOS ONE* **10**:e0133978. Public Library of Science.
- Bower J. 1990. The Walking Larder: Patterns of Domestication, Pastoralism, and Predation. JULIET CLUTTON-BROCK, ed. *American Ethnologist* **17**:802–803.
- Bradshaw JWS, Blackwell EJ, Casey RA. 2009. Dominance in domestic dogs—useful construct or bad habit? *Journal of Veterinary Behavior* **4**:135–144.
- Bräuer J, Kaminski J, Riedel J, Call J, Tomasello M. 2006. Making inferences about the location of hidden food: Social dog, causal ape. *Journal of Comparative Psychology* **120**:38–47.
- Brisbin I. L. J. 1974. The ecology of animal domestication: its relevance to man's environmental crises - past, present and future. *Association of Southeastern Biologists Bulletin* **21**:3–8.
- Brisbin I. L. J. 1977. The pariah. Its ecology and importance to the origin, development and study of pure-bred dogs. *Pure-bred Dogs American Kennel Gazette* **94**:22–29.
- Brubaker L, Udell MAR. 2023. Does Pet Parenting Style predict the social and problem-solving behavior of pet dogs (*Canis lupus familiaris*)? *Animal Cognition* **26**:345–356.
- Byosiere S-E, Espinosa J, Smith BP. 2018. The function of play bows in *Canis lupus* and its variants: a comparison of dingo (*Canis lupus dingo*), dog (*Canis lupus familiaris*) and wolf puppies (*Canis lupus*). *Behaviour* **155**:369–388. Brill.
- Cafazzo S et al. 2014a. Behavioural and physiological indicators of shelter dogs' welfare: Reflections on the no-kill policy on free-ranging dogs in Italy revisited on the basis of 15 years of implementation. *Physiology & Behavior* **133**:223–229.
- Cafazzo S, Bonanni R, Valsecchi P, Natoli E. 2014b. Social Variables Affecting Mate Preferences, Copulation and Reproductive Outcome in a Pack of Free-Ranging Dogs. *PLOS ONE* **9**:e98594. Public Library of Science.
- Cafazzo S, Natoli E, Valsecchi P. 2012. Scent-Marking Behaviour in a Pack of Free-Ranging Domestic Dogs. *Ethology* **118**:955–966.
- Cafazzo S, Valsecchi P, Bonanni R, Natoli E. 2010. Dominance in relation to age, sex, and competitive contexts in a group of free-ranging domestic dogs. *Behavioral Ecology* **21**:443–455.
- Cairns KM, Shannon LM, Koler-Matznick J, Ballard JWO, Boyko AR. 2018. Elucidating biogeographical patterns in Australian native canids using genome wide SNPs. *PLOS ONE* **13**:e0198754. Public Library of Science.
- Call J, Bräuer J, Kaminski J, Tomasello M. 2003. Domestic Dogs (*Canis familiaris*) Are Sensitive to the Attentional State of Humans. *Journal of Comparative Psychology* **117**:257–263.

- Carbone C, Frame L, Frame G, Malcolm J, Fanshawe J, FitzGibbon C, Schaller G, Gordon IJ, Rowcliffe JM, Toit JTD. 2005. Feeding success of African wild dogs (*Lycaon pictus*) in the Serengeti: The effects of group size and kleptoparasitism. *Journal of Zoology* **266**:153–161.
- Carbone C, Toit JTD, Gordon IJ, Toit JTD, Gordont IJ. 1997. Feeding success in African wild dogs: does kleptoparasitism by spotted hyenas influence hunting group size? Pages 318–326 *AM All use subject to JSTOR Terms and Conditions Journal of Animal Ecology*.
- Castroviejo-Fisher S, Skoglund P, Valadez R, Vil C, Leonard JA. 2011. Vanishing native American dog lineages. *BMC Evolutionary Biology* **11**.
- Catling PC. 1979. Seasonal variation in plasma testosterone and the testis in captive male dingoes, *Canis familiaris* dingo. *Australian Journal of Zoology* **27**:939–944. CSIRO PUBLISHING.
- Catling PC, Corbett LK, Newsome AE. 1992. Reproduction in captive and wild dingoes (*Canis familiaris* dingo) in temperate and arid environments of Australia. *Wildlife Research* **19**:195–209. CSIRO PUBLISHING.
- Causey MK, Cude CA. 1980. Feral dog and white-tailed deer interactions in Alabama. *Journal of Wildlife Management* **44**:481–484.
- Chambers J, Quinlan MB, Evans A, Quinlan RJ. 2020. Dog-Human Coevolution: Cross-Cultural Analysis of Multiple Hypotheses. *Journal of Ethnobiology* **40**:414–433. Society of Ethnobiology.
- Chang C-S, Liu H-L, Moncada X, Seelenfreund A, Seelenfreund D, Chung K-F. 2015. A holistic picture of Austronesian migrations revealed by phylogeography of Pacific paper mulberry. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **112**:13537–13542. *Proceedings of the National Academy of Sciences*.
- Christian G, Bart G, Christiansen SB, Peter S. 2010. De-domestication: Ethics at the intersection of landscape restoration and animal welfare. *Environmental Values* **19**:57–78.
- Clark CW, Mangel M. 1986. The Evolutionary Advantages of Group Foraging. Pages 45–75 *POPULATION BIOLOGY*.
- Clarke JA, Déaux ÉC. 2013. Dingo (*Canis lupus dingo*) acoustic repertoire: form and contexts. *Behaviour* **150**:75–101. Brill.
- Clutton-Brock J. 1995. Origins of the dog: domestication and early history. In: Serpell J., Edit. *The dog: its ecology, behaviour and evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Concannon P. 2009. Endocrinologic Control of Normal Canine Ovarian Function. *Reproduction in Domestic Animals* **44**:3–15.
- Contreras-Abarca R, Crespín SJ, Moreira-Arce D, Simonetti JA. 2022. Redefining feral dogs in biodiversity conservation. *Biological Conservation* **265**:109434.
- Coppinger R, Coppinger L. 2001. *Dogs: A Startling New Understanding of Canine Origin, Behavior & Evolution*. Simon and Schuster.
- Coppinger R, Coppinger L. 2016. *What is a dog?* Chicago University Press, Chicago.
- Corbett L. 1995. *The Dingo in Australia and Asia*. University of New South Wales Press Ltd, Sydney.
- Corbett LK, Newsome AE. 1987. The feeding ecology of the dingo. III. Dietary relationships with widely fluctuating prey populations in arid Australia: an hypothesis of alternation of predation. *Oecologia* **74**:215–227.
- Corsato Alvarenga I, Aldrich CG, Shi Y-C. 2021. Factors affecting digestibility of starches and their implications on adult dog health. *Animal Feed Science and Technology* **282**:115134.
- Courchamp F, Rasmussen GSA, Macdonald DW. 2002. Small pack size imposes a trade-off between hunting and pup-guarding in the painted hunting dog *Lycaon pictus*. *Behavioral Ecology* **13**:20–27. Oxford University Press.
- Creel S, Creel NM. 1995. Communal hunting and pack size in African wild dogs, *Lycaon pictus*. *Animal Behaviour* **50**:1325–1339.
- Creel S, Creel NM. 1998. Six ecological factors that may limit African wild dogs, *Lycaon pictus*. *Animal Conservation* **1**:1–9. Wiley.
- Creel S, Creel NM. 2002. *The African wild dog: behavior, ecology and conservation*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Cunningham-Smith P, Emery K. 2020. Dogs and People: Exploring the Human-Dog Connection. *Journal of Ethnobiology* **40**:409–413. Society of Ethnobiology.

- Cursino MS, Harriott L, Allen BL, Gentle M, Leung LK-P, Cursino MS, Harriott L, Allen BL, Gentle M, Leung LK-P. 2017. Do female dingo–dog hybrids breed like dingoes or dogs? *Australian Journal of Zoology* **65**:112–119. CSIRO PUBLISHING.
- Cushing BS, Kramer KM. 2005. Mechanisms underlying epigenetic effects of early social experience: The role of neuropeptides and steroids. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* **29**:1089–1105.
- Czerwinski VH, Smith BP, Hynd PI, Hazel SJ. 2016. The influence of maternal care on stress-related behaviors in domestic dogs: What can we learn from the rodent literature? *Journal of Veterinary Behavior* **14**:52–59.
- Dale R, Range F, Stott L, Kotrschal K, Marshall-Pescini S. 2017. The influence of social relationship on food tolerance in wolves and dogs. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **71**:107.
- Daniels TJ. 1983. The social organization of free-ranging urban dogs: I. Non-estrous social behaviour. *Applied Animal Ethology* **10**:341–363.
- Daniels TJ. 1988. Down in the dumps. *Natural History* **97**:8–12.
- Daniels TJ, Bekoff M. 1989a. Population and social biology of free-ranging dogs, *Canis familiaris*. *Journal of Mammalogy* **70**:754–762.
- Daniels TJ, Bekoff M. 1989b. Spatial and temporal resource use by feral and abandoned dogs. *Ethology* **81**:300–312.
- Daniels TJ, Bekoff M. 1989c. Feralization: the making of wild domestic animals. *Behavioural Processes* **19**:79–94.
- Darwin C. 1868. *The variation of animals and plants under domestication*. John Murray, London.
- Degnan JH, Rosenberg NA. 2009. Gene tree discordance, phylogenetic inference and the multispecies coalescent. *Trends in Ecology & Evolution* **24**:332–340.
- Derix R, Wensing J, Vries HD, Hooff JV. 1993. Male and Female Mating Competition in Wolves: Female Suppression Vs. Male Intervention. *Behaviour* **127**:141–174. Brill.
- DPhil AR. 2020, May 30. LETTER FROM THE PRESIDENT-Global Dog Populations. Available from <https://wellbeingintl.org/global-dog-populations-2/> (accessed February 25, 2023).
- Driscoll CA, Macdonald DW, O'Brien SJ. 2009. From wild animals to domestic pets, an evolutionary view of domestication. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **106 Suppl 1**:9971–9978.
- Dufresnes C, Miquel C, Remollino N, Biollaz F, Salamin N, Taberlet P, Fumagalli L. 2018. Howling from the past: Historical phylogeography and diversity losses in European grey wolves. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **285**.
- Dulac C, O'Connell LA, Wu Z. 2014. Neural control of maternal and paternal behaviors. *Science* **345**:765–770. American Association for the Advancement of Science.
- Dzięcioł M, Nizański W, Ochota M, Kozdrowski R, Stańczyk E. 2012. Observation on Possibility to Identify by the Stud Dogs the Signs of the Fertile Period in Bitches:962–967.
- Ellis L. 1995. Dominance and reproductive success among nonhuman animals: A cross-species comparison. *Ethology and Sociobiology* **16**:257–333.
- Emery NJ. 2000. The eyes have it: the neuroethology, function and evolution of social gaze. *Neurosci. Biobehav. Rev.* **24**:581–604.
- Feddersen-Petersen DD. 2014. *Hundepsychologie: Sozialverhalten und Wesen - Emotionen und Individualität*. Kosmos.
- Feddersen-Petersen DU. 1991. The ontogeny of social play and agonistic behavior in selected canine species:97–114.
- Feddersen-Petersen DU. 2007. *Social behaviour of dogs and related canids. The Behavioural Biology of Dogs*:105–119. CABI Publishing.
- Fedigan LM. 1983. Dominance and reproductive success in primates. *American Journal of Physical Anthropology* **26**:91–129.
- Flom R, Gartman P. 2016. Does affective information influence domestic dogs' (*Canis lupus familiaris*) point-following behavior? *Animal Cognition* **19**:317–327.
- Foyer P, Bjällerhag N, Wilsson E, Jensen P. 2014. Behaviour and experiences of dogs during the first year of life predict the outcome in a later temperament test. *Applied Animal Behaviour Science* **155**:93–100.

- Foyer P, Wilsson E, Jensen P. 2016. Levels of maternal care in dogs affect adult offspring temperament. *Scientific Reports* **6**:19253. Nature Publishing Group.
- Frank H, Frank MG. 1982. On the effects of domestication on canine social development and behavior. *Applied Animal Ethology* **8**:507–525.
- Frantz LAF, Bradley DG, Larson G, Orlando L. 2020. Animal domestication in the era of ancient genomics. *Nature Reviews Genetics* **21**:449–460. Nature Publishing Group.
- Freedman AH et al. 2014. Genome Sequencing Highlights the Dynamic Early History of Dogs. *PLoS Genetics* **10**.
- Freedman AH, Wayne RK. 2017. Deciphering the Origin of Dogs: From Fossils to Genomes. *Annual Review of Animal Biosciences* **5**:281–307.
- Frommolt KH, Goltsman ME, Macdonald DW. 2003. Barking foxes, *Alopex lagopus*: Field experiments in individual recognition in a territorial mammal. *Animal Behaviour* **65**:509–518. Academic Press.
- Gácsi M, Györi B, Miklósi Á, Virányi Z, Kubinyi E, Topál J, Csányi V. 2005. Species-specific differences and similarities in the behavior of hand-raised dog and wolf pups in social situations with humans. *Developmental Psychobiology* **47**:111–122.
- Gácsi M, Györi B, Virányi Z, Kubinyi E, Range F, Belényi B, Miklósi Á. 2009. Explaining dog wolf differences in utilizing human pointing gestures: Selection for synergistic shifts in the development of some social skills. *PLoS ONE* **4**.
- Gácsi M, Vas J, Topál J, Miklósi Á. 2013. Wolves do not join the dance: Sophisticated aggression control by adjusting to human social signals in dogs. *Applied Animal Behaviour Science* **145**:109–122.
- Galeta P, Lázničková-Galetová M, Sablin M, Germonpré M. 2021. Morphological evidence for early dog domestication in the European Pleistocene: New evidence from a randomization approach to group differences. *The Anatomical Record* **304**:42–62.
- Galibert F, Quignon P, Hitte C, André C. 2011. Toward understanding dog evolutionary and domestication history. *Comptes Rendus Biologies* **334**:190–196.
- Germonpré M, Lázničková-Galetová M, Sablin MV, Bocherens H. 2018. Self-domestication or human control? The Upper Palaeolithic domestication of the wolf. *Page Hybrid Communities*. Routledge.
- Germonpré M, Sablin MV, Stevens RE, Hedges REM, Hofreiter M, Stiller M, Després VR. 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**:473–490.
- Ghosh B, Choudhuri DK, Pal B. 1984. Some aspects of the sexual behaviour of stray dogs, *canis familiaris*. *Applied Animal Behaviour Science* **13**:113–127.
- Gipson PS. 1983. Evaluation and control implications of behaviour of feral dogs in Interior Alaska. Kaukeinen D.E., Edit. *Vertebrate pest control and management materials: 4th Symposium*. Philadelphia: ASTM Special Technical Publication:78–92.
- Girman DJ, Mills MGL, Geffen E, Wayne RK. 1997. A molecular genetic analysis of social structure, dispersal, and interpack relationships of the African wild dog (*Lycaon pictus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **40**:187–198.
- Gompper ME. 2013. *Free-Ranging Dogs and Wildlife Conservation*. OUP Oxford.
- Green B, Catling PC. 1977. The biology of the dingo. Pages 51–60 *Australian Animals and their Environment*. Shakespeare Head Press, Sydney.
- Haase E. 2000. Comparison of reproductive biological parameters in male wolves and domestic dogs. *Zeitschrift für Säugetierkunde* **65**:257–270. Blackwell Wissenschafts-Verlag GmbH.
- Habib B, Kumar S. 2007. Den shifting by wolves in semi-wild landscapes in the Deccan Plateau, Maharashtra, India. *Journal of Zoology* **272**:259–265.
- Haley MP, Deutsch CJ, Le Boeuf BJ. 1994. Size, dominance and copulatory success in male northern elephant seals, *Mirounga angustirostris*. *Animal Behaviour* **48**:1249–1260.
- Hare B, Brown M, Williamson C, Tomasello M. 2002. The domestication of social cognition in dogs. *Science* **298**:1634–1636.
- Hare B, Plyusnina I, Ignacio N, Schepina O, Stepika A, Wrangham R, Trut L. 2005. Social Cognitive Evolution in Captive Foxes Is a Correlated By-Product of Experimental Domestication. *Current Biology* **15**:226–230.

- Hare B, Rosati A, Kaminski J, Bräuer J, Call J, Tomasello M. 2010. The domestication hypothesis for dogs' skills with human communication: a response to Udell et al. (2008) and Wynne et al. (2008). *Animal Behaviour* **79**.
- Hare B, Tomasello M. 1999. Domestic dogs (*Canis familiaris*) use human and conspecific social cues to locate hidden food. *Journal of Comparative Psychology* **113**:173–177. American Psychological Association, US.
- Hare B, Tomasello M. 2005. Human-like social skills in dogs? *Trends in Cognitive Sciences* **9**:439–444.
- Hare B, Wobber V, Wrangham R. 2012. The self-domestication hypothesis: evolution of bonobo psychology is due to selection against aggression. *Animal Behaviour*:13.
- Heberlein MTE, Turner DC, Range F, Virányi Z. 2016. A comparison between wolves, *Canis lupus*, and dogs, *Canis familiaris*, in showing behaviour towards humans. *Animal Behaviour* **122**:59–66. Academic Press.
- Hernádi A, Kis A, Turcsán B, Topál J. 2012. Man's underground best friend: Domestic ferrets, unlike the wild forms, show evidence of dog-like social-cognitive skills. *PLoS ONE* **7**.
- Hirata H, Okuzaki M, Obara H. 1987. Relationships between men and dogs in urban ecosystem. Obara H., Edit. *Integrated studies in urban ecosystems as the basis of urban planning, II. Special research project on environmental science (B334- R15-3)*. Tokyo: Ministry of Education:113–120.
- Hoffman CL, Ruiz-Lambides AV, Davila E, Maldonado E, Gerald MS, Maestripieri D. 2008. Sex differences in survival costs of reproduction in a promiscuous primate. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **62**:1711–1718.
- Hughes J, Macdonald DW. 2013. A review of the interactions between free-roaming domestic dogs and wildlife. *Biological Conservation* **157**:341–351.
- Hulme-Beaman A, Searle JB, Stockley P. 2018. Sperm competition as an under-appreciated factor in domestication. *Biology Letters* **14**:20180043. Royal Society.
- Janssens L, Perri A, Crombé P, Van Dongen S, Lawler D. 2019. An evaluation of classical morphologic and morphometric parameters reported to distinguish wolves and dogs. *Journal of Archaeological Science: Reports* **23**:501–533.
- Jean-Joseph H, Doezy G, Kotschal K. 2022. Diurnal activity patterns of equally socialized and kept wolves, *Canis lupus*, and dogs, *Canis lupus familiaris*. *Animal Behaviour* **190**:41–52. Academic Press.
- Jędrzejewski W et al. 2005. Genetic diversity and relatedness within packs in an intensely hunted population of wolves *Canis lupus*. *Acta Theriologica* **50**:3–22.
- Jenks SM. 2011. A Longitudinal Study of the Sociosexual Dynamics in a Captive Family Group of Wolves: The University of Connecticut Wolf Project. *Behavior Genetics* **41**:810–829.
- Jeziński T, Dzięcioł M, Szumny A, Nizański W, Woszczyło M, Pieczewska B, Godzińska EJ. 2019. Discrimination of estrus odor in urine by male dogs in different experimental settings. *Journal of Veterinary Behavior* **29**:25–30.
- Johnston AM, Holden PC, Santos LR. 2017a. Exploring the evolutionary origins of overimitation: a comparison across domesticated and non-domesticated canids. *Developmental Science* **20**:e12460.
- Johnston AM, Turrin C, Watson L, Arre AM, Santos LR. 2017b. Uncovering the origins of dog–human eye contact: dingoes establish eye contact more than wolves, but less than dogs. *Animal Behaviour* **133**:123–129.
- Kaminski J, Marshall-Pescini S. 2014. *The Social Dog: Behavior and Cognition*. Elsevier.
- Kaminski J, Nitzschner M. 2013. Do dogs get the point? A review of dog-human communication ability. *Learning and Motivation* **44**:294–302.
- Kaminski J, Riedel J, Call J, Tomasello M. 2005. Domestic goats, *Capra hircus*, follow gaze direction and use social cues in an object choice task. *Animal Behaviour* **69**:11–18.
- Kirch PV. 1987. Archeology. *American Anthropologist* **89**:199–200.
- Kirchhofer KC, Zimmermann F, Kaminski J, Tomasello M. 2012. Dogs (*canis familiaris*), but not chimpanzees (*pan troglodytes*), understand imperative pointing. *PLoS ONE* **7**.
- Kis A et al. 2014. Oxytocin receptor gene polymorphisms are associated with human directed social behavior in dogs (*Canis familiaris*). *PLoS ONE* **9**. Public Library of Science.

- Kleiman DG. 1973. COMPARISONS OF CANID AND FELID SOCIAL SYSTEMS FROM AN EVOLUTIONARY PERSPECTIVE. Pages 637–659 *Anim. Behav.*
- Kleiman DG. 2011. Canid Mating Systems, Social Behavior, Parental Care and Ontogeny: Are they Flexible? *Behavior Genetics* **41**:803–809.
- Kundey SMA, Delise J, De Los Reyes A, Ford K, Starnes B, Dennen W. 2014. Domestic dogs' (*Canis familiaris*) choices in reference to information provided by human and artificial hands. *Animal Cognition* **17**:259–266.
- Kundey SMA, German R, De Los Reyes A, Monnier B, Swift P, Delise J, Tomlin M. 2012. Domestic dogs' (*Canis familiaris*) choices in reference to agreement among human informants on location of food. *Animal Cognition* **15**:991–997.
- Larson G et al. 2012. Rethinking dog domestication by integrating genetics, archeology, and biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **109**:8878–8883.
- Lehman N, Clarkson P, Mech LD, Meier TJ, Wayne RK. 1992. A study of the genetic relationships within and among wolf packs using DNA fingerprinting and mitochondrial DNA. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **30**:83–94.
- Leonard JA, Vilà C, Wayne RK. 2005. Legacy lost: Genetic variability and population size of extirpated US grey wolves (*Canis lupus*). *Molecular Ecology* **14**:9–17.
- Lévy F. 2016. Neuroendocrine control of maternal behavior in non-human and human mammals. *Annales d'Endocrinologie* **77**:114–125.
- Lezama-García K, Mariti C, Mota-Rojas D, Martínez-Burnes J, Barrios-García H, Gazzano A. 2019. Maternal behaviour in domestic dogs. *International Journal of Veterinary Science and Medicine* **7**:20–30. Taylor and Francis Ltd.
- Lindblad-Toh K et al. 2005. Genome sequence, comparative analysis and haplotype structure of the domestic dog. *Nature* **438**:803–819. Nature Publishing Group.
- Longpre KM, Koepfinger ME, Katz LS. 2011. Female goats use courtship display as an honest indicator of male quality. *Hormones and Behavior* **60**:505–511.
- Lord K, Feinstein M, Coppinger R. 2009. Barking and mobbing. *Behavioural Processes* **81**:358–368.
- Lord K, Feinstein M, Smith B, Coppinger R. 2013. Variation in reproductive traits of members of the genus *Canis* with special attention to the domestic dog (*Canis familiaris*). *Behavioural Processes* **92**:131–142.
- Lucchini V, Galov A, Randi E. 2004. Evidence of genetic distinction and long-term population decline in wolves (*Canis lupus*) in the Italian Apennines. *Molecular Ecology* **13**:523–536.
- Luo Q, Li Z, Du W, Liu X. 2021. UAV Task Allocation Based on Behavioral Mechanisms of Wolf-Pack Hunting Strategies. Pages 179–183 2021 7th International Conference on Control, Automation and Robotics (ICCAR).
- Macdonald D, Loveridge A. 2010. *The Biology and Conservation of Wild Felids*. Oxford University Press.
- Macdonald DW. 1983. The ecology of carnivore social behaviour. *Nature* **301**:379–384.
- Macdonald DW, Campbell LAD, Kamler JF, Marino J, Werhahn G, Sillero-Zubiri C. 2019. Monogamy: Cause, Consequence, or Corollary of Success in Wild Canids? *Frontiers in Ecology and Evolution* **7**. Available from <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fevo.2019.00341> (accessed February 25, 2023).
- Macdonald DW, Carr GM. 1989. Food security and the rewards of tolerance. Standen V. & Foley R.A., Edits. *Comparative socioecology: the behavioural ecology of humans and other mammals*. Oxford: Blackwell Scientific Publications:75–99.
- Macdonald DW, Carr GM. 1995. Variation in dog society: between resource dispersion and social flux. Pages 199–216 *The domestic dog: its evolution, behaviour and interactions with people*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Macdonald DW, Johnson DDP. 2015. Patchwork planet: the resource dispersion hypothesis, society, and the ecology of life. *Journal of Zoology* **295**:75–107.
- Macdonald DW, Sillero-Zubiri C. 2004a. *Dramatis personae*. In: Macdonald, D.W., Sillero-Zubiri, C. (Eds.), *Biology and conservation of wild canids*. Oxford University Press, New York:3–36.
- Macdonald DW, Sillero-Zubiri C. 2004b. *Biology and conservation of wild canids*. Oxford University Press, New York:85–106.

- MacNulty DR, Smith DW, Mech LD, Vucetich JA, Packer C. 2012. Nonlinear effects of group size on the success of wolves hunting elk. *Behavioral Ecology* **23**:75–82.
- MacNulty DR, Smith DW, Vucetich JA, Mech LD, Stahler DR, Packer C. 2009. Predatory senescence in ageing wolves. *Ecology Letters* **12**:1347–1356.
- MacNulty DR, Tallian A, Stahler DR, Smith DW. 2014. Influence of Group Size on the Success of Wolves Hunting Bison. *PLOS ONE* **9**:e112884. Public Library of Science.
- Maddison WP. 1997. Gene Trees in Species Trees. *Systematic Biology* **46**:523–536.
- Malcolm JR, Marten K, Springer-Verlag T, Malcolm' JR, Marten2 K. 1982. Natural Selection and the Communal Rearing of Pups in African Wild Dogs (*Lycaon pictus*) Behavioral Ecology and Sociobiology Natural Selection and the Communal Rearing of Pups in African Wild Dogs (*Lycaon pictus*) *. Pages 1–13 Source: Behavioral Ecology and Sociobiology.
- Malm K. 1995. Regurgitation in relation to weaning in the domestic dog: a questionnaire study. *Applied Animal Behaviour Science* **43**:111–122.
- Maros K, Gácsi M, Miklósi Á. 2008. Comprehension of human pointing gestures in horses (*Equus caballus*). *Animal Cognition* **11**:457–466.
- Marshall-Pescini S, Cafazzo S, Virányi Z, Range F. 2017a. Integrating social ecology in explanations of wolf–dog behavioral differences. *Current Opinion in Behavioral Sciences* **16**:80–86. Elsevier Ltd.
- Marshall-Pescini S, Schwarz JFL, Kostelník I, Virányi Z, řada F. 2017b. Importance of a species' socioecology: Wolves outperform dogs in a conspecific cooperation task. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **114**:11793–11798. *Proceedings of the National Academy of Sciences*.
- McGreevy PD, Starling M, Branson NJ, Cobb ML, Calnon D. 2012. An overview of the dog–human dyad and ethograms within it. *Journal of Veterinary Behavior* **7**:103–117.
- McKinley J, Sambrook TD. 2000. Use of human-given cues by domestic dogs (*Canis familiaris*) and horses (*Equus caballus*). *Animal Cognition* **3**:13–22.
- McKnight T. 1964. *Feral livestock in Anglo-America*. Berkeley: University of California Press.
- McTavish EJ, Decker JE, Schnabel RD, Taylor JF, Hillis DM. 2013. New World cattle show ancestry from multiple independent domestication events. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **110**.
- Mech L, Boitani L. 2003a. *Wolf Social Ecology*. USGS Northern Prairie Wildlife Research Center. Available from <https://digitalcommons.unl.edu/usgsnpwrc/318>.
- Mech LD. 1999. Alpha status, dominance, and division of labor in wolf packs. *Canadian Journal of Zoology* **77**:1196–1203. NRC Research Press.
- Mech LD. 2002. Breeding season of wolves, *Canis lupus*, in relation to latitude. *Canadian Field-Naturalist* **116**:139.
- Mech LD, Boitani L. 2003b. *Wolves: behaviour, ecology, and conservation*. University of Chicago Press, Chicago.
- Miklósi Á, Kubinyi E, Topál 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**:763–766. Cell Press.
- Miklósi Á, Pongrácz P, Lakatos G, Topál J, Csányi V. 2005. A comparative study of the use of visual communicative signals in interactions between dogs (*Canis familiaris*) and humans and cats (*Felis catus*) and humans. *Journal of Comparative Psychology* **119**:179–186.
- Miklósi Á, Topál J. 2013. What does it take to become 'best friends'? Evolutionary changes in canine social competence. *Trends in Cognitive Sciences* **17**:287–294.
- Morey DF, Jeger R. 2017. From wolf to dog: Late Pleistocene ecological dynamics, altered trophic strategies, and shifting human perceptions. *Historical Biology* **29**:895–903. Taylor & Francis.
- Muro C, Escobedo R, Spector L, Coppinger RP. 2011. Wolf-pack (*Canis lupus*) hunting strategies emerge from simple rules in computational simulations. *Behavioural Processes* **88**:192–197.
- Natoli E, Bonanni R, Cafazzo S, Mills DS, Pontier D, Pilot M. 2021. Genetic inference of the mating system of free-ranging domestic dogs. *Behavioral Ecology* **32**:646–656.
- Neff BD, Pitcher TE. 2005. Genetic quality and sexual selection: an integrated framework for good genes and compatible genes. *Molecular Ecology* **14**:19–38.

- Nesbitt WH. 1975. Ecology of a feral dog pack on a wildlife refuge. Fox. M.W., Edit. The wild canids. New York: Van Nostrand Reinhold:391–395.
- Newsome AE, Catling PC, Corbett LK. 1983. The feeding ecology of the dingo II. Dietary and numerical relationships with fluctuating prey populations in south-eastern Australia. *Australian Journal of Ecology* **8**:345–366.
- Ní Leathlobhair M et al. 2018. The evolutionary history of dogs in the Americas. *Science* **361**:81–85. American Association for the Advancement of Science.
- Organization WH. 1988. Report of Who consultation on dog ecology studies related to rabies control. . WHO/Rab. Res./88.25.
- Ortolani A, Vernooij H, Coppinger R. 2009. Ethiopian village dogs: Behavioural responses to a stranger's approach. *Applied Animal Behaviour Science* **119**:210–218.
- Ostojic L, Clayton NS. 2014. Behavioural coordination of dogs in a cooperative problem-solving task with a conspecific and a human partner. *Animal Cognition* **17**:445–459.
- Ostrander EA, Wayne RK. 2005. The canine genome. *Genome Research* **15**:1706–1716. Cold Spring Harbor Laboratory Press.
- Packard JM. 2003. Wolf behavior: reproductive, social, and intelligent. Pages 35–65 *Wolves: behavior, ecology and conservation*. University of Chicago Press, Chicago.
- Pageat P, Gaultier E. 2003. Current research in canine and feline pheromones. *Veterinary Clinics: Small Animal Practice* **33**:187–211. Elsevier.
- Pal SK. 2001. Population ecology of free-ranging urban dogs in West Bengal, India. *Acta Theriologica* **46**:69–78.
- Pal SK. 2005a. Parental care in free-ranging dogs, *Canis familiaris*. *Applied Animal Behaviour Science* **90**:31–47.
- Pal SK. 2005b. Parental care in free-ranging dogs, *Canis familiaris*. *Applied Animal Behaviour Science* **90**:31–47.
- Pal SK. 2008. Maturation and development of social behaviour during early ontogeny in free-ranging dog puppies in West Bengal, India. *Applied Animal Behaviour Science* **111**:95–107.
- Pal SK. 2011. Mating System of Free-Ranging Dogs (*Canis familiaris*). *International Journal of Zoology* **2011**:e314216. Hindawi.
- Pal SK. 2015. Factors influencing intergroup agonistic behaviour in free-ranging domestic dogs (*Canis familiaris*). *acta ethologica* **18**:209–220.
- Pal SK, Ghosh B, Roy S. 1998a. Agonistic behaviour of free-ranging dogs (*Canis familiaris*) in relation to season, sex and age. *Applied Animal Behaviour Science* **59**:331–348.
- Pal SK, Ghosh B, Roy S. 1998b. Dispersal behaviour of free-ranging dogs (*Canis familiaris*) in relation to age, sex, season and dispersal distance. *Applied Animal Behaviour Science* **61**:123–132.
- Pal SK, Ghosh B, Roy S. 1999. Inter- and intra-sexual behaviour of free-ranging dogs (*Canis familiaris*). *Applied Animal Behaviour Science* **62**:267–278.
- Paul M, Bhadra A. 2018. The great Indian joint families of free-ranging dogs. *PLOS ONE* **13**:e0197328. Public Library of Science.
- Paul M, Majumder SS, Bhadra A. 2014a. Selfish mothers? An empirical test of parent-offspring conflict over extended parental care. *Behavioural Processes* **103**:17–22.
- Paul M, Majumder SS, Bhadra A. 2014b. Grandmotherly care: a case study in Indian free-ranging dogs. *Journal of Ethology* **32**:75–82.
- Paul M, Sau S, Nandi AK, Bhadra A. 2017. Clever mothers balance time and effort in parental care: a study on free-ranging dogs. *Royal Society Open Science* **4**:160583. Royal Society.
- Paul M, Sen Majumder S, Sau S, Nandi AK, Bhadra A. 2016. High early life mortality in free-ranging dogs is largely influenced by humans. *Scientific Reports* **6**:19641. Nature Publishing Group.
- Perri A. 2016. A wolf in dog's clothing: Initial dog domestication and Pleistocene wolf variation. *Journal of Archaeological Science* **68**:1–4.
- Person DK, Russell AL. 2009. Reproduction and Den Site Selection by Wolves in a Disturbed Landscape. *Northwest Science* **83**:211–224. Northwest Scientific Association.
- Persson ME, Roth LSV, Johnsson M, Wright D, Jensen P. 2015. Human-directed social behaviour in dogs shows significant heritability. *Genes, Brain and Behavior* **14**:337–344.

- Peterson RO, Jacobs AK, Drummer TD, Mech LD, Smith DW. 2002. Leadership behavior in relation to dominance and reproductive status in gray wolves, *Canis lupus*. *Canadian Journal of Zoology* **80**:1405–1412. NRC Research Press.
- Peterson RO, Woolington JD, Bailey TN. 1984. Wolves of the Kenai Peninsula, Alaska. *Wildlife Monographs*:3–52. [Wiley, Wildlife Society].
- Pilot M et al. 2015. On the origin of mongrels: Evolutionary history of free-breeding dogs in Eurasia. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **282**.
- Pilot M, Branicki W, Jędrzejewski W, Goszczyski J, Jędrzejewska B, Dykyy I, Shkvyrya M, Tsingarska E. 2010. Phylogeographic history of grey wolves in Europe. *BMC Evolutionary Biology* **10**.
- Pilot M, Greco C, Vonholdt BM, Jędrzejewska B, Randi E, Jędrzejewski W, Sidorovich VE, Ostrander EA, Wayne RK. 2014. Genome-wide signatures of population bottlenecks and diversifying selection in European wolves. *Heredity* **112**:428–442.
- Pilot M, Malewski T, Moura AE, Grzybowski T, Oleński K, Kamiński S, Fadel FR, Alagaili AN, Mohammed OB, Bogdanowicz W. 2016. Diversifying selection between pure-breed and free-breeding dogs inferred from genome-wide SNP analysis. *G3: Genes, Genomes, Genetics* **6**:2285–2298.
- Pongrácz P, Gácsi M, Hegedüs D, Péter A, Miklósi Á. 2013. Test sensitivity is important for detecting variability in pointing comprehension in canines. *Animal Cognition* **16**:721–735.
- Pongrácz P, Sztruhala SS. 2019. Forgotten, But Not Lost—Alloparental Behavior and Pup–Adult Interactions in Companion Dogs. *Animals* **9**:1011. Multidisciplinary Digital Publishing Institute.
- Price EO. 1999. Behavioral development in animals undergoing domestication. *Applied Animal Behaviour Science* **65**:245–271. Elsevier.
- Rabb GB, Woolpy JH, Ginsburg BE. 1967. Social Relationships in a Group of Captive Wolves. *American Zoologist* **7**:305–311.
- Range F, Marshall-Pescini S. 2022. Comparing wolves and dogs: current status and implications for human ‘self-domestication.’ *Trends in Cognitive Sciences* **26**:337–349. Elsevier Current Trends.
- Range F, Ritter C, Virányi Z. 2015. Testing the myth: tolerant dogs and aggressive wolves. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **282**:20150220. Royal Society.
- Range F, Virányi Z. 2011a. Development of gaze following abilities in wolves (*canis lupus*). *PLoS ONE* **6**.
- Range F, Virányi Z. 2011b. Development of Gaze Following Abilities in Wolves (*Canis Lupus*). *PLOS ONE* **6**:e16888. Public Library of Science.
- Range F, Virányi Z. 2013. Social learning from humans or conspecifics: Differences and similarities between wolves and dogs. *Frontiers in Psychology* **4**.
- Range F, Virányi Z. 2014. Wolves are better imitators of conspecifics than dogs. *PLoS ONE* **9**. Public Library of Science.
- Rausch RA. 1967. Some Aspects of the Population Ecology of Wolves, Alaska. *American Zoologist* **7**:253–265.
- Riedel J, Schumann K, Kaminski J, Call J, Tomasello M. 2008. The early ontogeny of human-dog communication. *Animal Behaviour* **75**:1003–1014.
- Robertshaw JD, Harden RH. 1986. Ecology of the dingo in north-eastern New South Wales. IV. Prey selection by dingoes and its effect on the major prey species, the swamp wallaby (*Wallabia bicolor* Desmarest). *Australian Wildlife Research* **13**:141–163.
- Rogers J, Gibbs RA. 2014. Comparative primate genomics: emerging patterns of genome content and dynamics. *Nature Reviews Genetics* **15**:347–359. Nature Publishing Group.
- Rosati AG, Hare B. 2009. Looking past the model species: diversity in gaze-following skills across primates. *Current Opinion in Neurobiology* **19**:45–51.
- Ruusila V, Pesonen M. 2004. Finnish Zoological and Botanical Publishing Board Interspecific cooperation in human (*Homo sapiens*) hunting: the benefits of a barking dog. Pages 545–549 *Annales Zoologici Fennici*.
- Sands J, Creel S. 2004. Social dominance, aggression and faecal glucocorticoid levels in a wild population of wolves, *Canis lupus*. *Animal Behaviour* **67**:387–396.

- Sastre N, Vilà C, Salinas M, Bologov VV, Urios V, Sánchez A, Francino O, Ramírez O. 2011. Signatures of demographic bottlenecks in European wolf populations. *Conservation Genetics* **12**:701–712.
- Savolainen P, Leitner T, Wilton AN, Matisoo-Smith E, Lundeberg J. 2004. A detailed picture of the origin of the Australian dingo, obtained from the study of mitochondrial DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **101**:12387–12390. *Proceedings of the National Academy of Sciences*.
- Schwab C, Huber L. 2006. Obey or not obey? Dogs (*canis familiaris*) behave differently in response to attentional states of their owners. *Journal of Comparative Psychology* **120**:169–175.
- Scott MD, Causey K. 1973. Ecology of Feral Dogs in. Pages 253–265 Source: *The Journal of Wildlife Management*. Available from <http://www.jstor.org> URL: <http://www.jstor.org/stable/3800116> <http://www.jstor.org/page/info/about/policies/terms.jsp>.
- Scott S, Fuller JM. 1965. . *Genetics and the social behaviour of the dog*. Chicago: University of Chicago Press.
- Sen Majumder S, Paul M, Sau S, Bhadra A. 2016. Denning habits of free-ranging dogs reveal preference for human proximity. *Scientific Reports* **6**:32014.
- Shannon LM et al. 2015. Genetic structure in village dogs reveals a Central Asian domestication origin. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **112**:13639–13644. *Proceedings of the National Academy of Sciences*.
- Sidorovich V, Rotenko I. 2019. Reproduction biology in grey wolves *Canis lupus* in Belarus: Common beliefs versus reality. CHATYRY CHVERCI.
- Sillero C, Hoffmann M, Macdonald D. 2004. *Canids: Foxes, Wolves, Jackals and Dogs*. Status Survey and Conservation Action Plan.
- Sillero-Zubiri C, Hoffman M, Macdonald DW. 2004. 2004. *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs*. Status Survey and Conservation Action Plan. IUCN, Gland, Switzerland, and Cambridge, UK.
- Smith B. 2015. *The Dingo Debate: Origins, Behaviour and Conservation*. CSIRO Publishing.
- Smith BP et al. 2019. Taxonomic status of the Australian dingo: The case for *Canis dingo* Meyer, 1793. *Zootaxa* **4564**:173–197. Magnolia Press.
- Smith BP, Litchfield CA. 2010. How well do dingoes, *Canis dingo*, perform on the detour task? *Animal Behaviour* **80**:155–162.
- Smith DW, Metz MC, Cassidy KA, Stahler EE, McIntyre RT, Almberg ES, Stahler DR. 2015. Infanticide in wolves: seasonality of mortalities and attacks at dens support evolution of territoriality. *Journal of Mammalogy* **96**:1174–1183.
- Smuts BB. 2014. Social behavior in companion dogs with an emphasis on play. Pages 105–130 *The social dog: behavior and cognition*. Elsevier, New York.
- Soltis J, Mitsunaga F, Shimizu K, Nozaki M, Yanagihara Y, Domingo-roura X, Takenaka O. 1997. Sexual selection in Japanese macaques II: female mate choice and male–male competition. *Animal Behaviour* **54**:737–746.
- Spiering PA, Somers MJ, Maldonado JE, Wildt DE, Gunther MS. 2010. Reproductive sharing and proximate factors mediating cooperative breeding in the African wild dog (*Lycaon pictus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **64**:583–592.
- Spritzer MD, Solomon NG, Meikle DB. 2006. Social Dominance among Male Meadow Voles is Inversely Related to Reproductive Success. *Ethology* **112**:1027–1037.
- Stahler DR, MacNulty DR, Wayne RK, vonHoldt B, Smith DW. 2013. The adaptive value of morphological, behavioural and life-history traits in reproductive female wolves. *Journal of Animal Ecology* **82**:222–234.
- Stephens D, Wilton AN, Fleming PJS, Berry O. 2015. Death by sex in an Australian icon: a continent-wide survey reveals extensive hybridization between dingoes and domestic dogs. *Molecular Ecology* **24**:5643–5656.
- Takahata Y, Huffman MA, Suzuki S, Koyama N, Yamagiwa J. 1999. Why dominants do not consistently attain high mating and reproductive success: A review of longitudinal Japanese macaque studies. *Primates* **40**:143–158.
- Tallents LA, Randall DA, Williams SD, Macdonald DW. 2012. Territory quality determines social group composition in Ethiopian wolves *Canis simensis*. *Journal of Animal Ecology* **81**:24–35.

- Thalmann. O, Shapiro B, Cui P, Schuenemann VJ, Sawyer SK, Greenfield DL. 2013. Complete mitochondrial genomes of ancient canids suggest a European origin of domestic dogs. *Science* **342**:871–874.
- Thomson PC. 1992. The behavioural ecology of dingoes in north-western Australia. IV. Social and spatial organisation, and movements. *Wildlife Research* **19**:543–564.
- Topál J, Gácsi M, Miklósi Á, Virányi Z, Kubinyi E, Csányi V. 2005. Attachment to humans: a comparative study on hand-reared wolves and differently socialized dog puppies. *Animal Behaviour* **70**:1367–1375. Academic Press.
- Trisko RK, Smuts BB. 2015. Dominance relationships in a group of domestic dogs (*Canis lupus familiaris*). *Behaviour* **152**:677–704. Brill.
- Trut L, Oskina I, Kharlamova A. 2009. Animal evolution during domestication: the domesticated fox as a model. *BioEssays* **31**:349–360.
- Trut LN, Plyusnina IZ, Oskina IN. 2004. An experiment on fox domestication and debatable issues of evolution of the dog. *Russ. J. Genet*:644–655.
- Udell MAR, Dorey NR, Wynne CDL. 2008. Wolves outperform dogs in following human social cues. *Animal Behaviour* **76**:1767–1773.
- Udell MAR, Dorey NR, Wynne CDL. 2010. What did domestication do to dogs? A new account of dogs' sensitivity to human actions. *Biological Reviews* **85**:327–345.
- Udell MAR, Dorey NR, Wynne CDL. 2011. Can your dog read your mind? Understanding the causes of canine perspective taking. *Learning & Behavior* **39**:289–302.
- Udell MAR, Lord K, Feuerbacher EN, Wynne CDL. 2014. A dog's-eye view of canine cognition. Pages 221–240 *Domestic dog cognition and behaviour*. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag.
- van Asch B, Zhang A, Oskarsson MCR, Klütsch CFC, Amorim A, Savolainen P. 2013. Pre-Columbian origins of Native American dog breeds, with only limited replacement by European dogs, confirmed by mtDNA analysis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **280**:20131142. Royal Society.
- van Kerkhove W. 2004. A Fresh Look at the Wolf-Pack Theory of Companion-Animal Dog Social Behavior. *Journal of Applied Animal Welfare Science* **7**:279–285. Routledge.
- Vanak AT, Thaker M, Gompper ME. 2009. Experimental examination of behavioural interactions between free-ranging wild and domestic canids. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **64**:279–287.
- Venkataraman AB, Arumugam R, Sukumar R. 1995. The foraging ecology of dhole (*Cuon alpinus*) in Mudumalai Sanctuary, southern India. Pages 543–561 *J. Zool.*
- Vilà C, Savolainen P, Maldonado JE, Amorim IR, Rice JE, Honeycutt RL, Crandall KA, Lundeberg J, Wayne RK. 1997. Multiple and ancient origins of the domestic dog. *Science* **276**:1687–1689.
- Virányi Z, Gácsi M, Kubinyi E, Topál J, Belényi B, Ujfalussy D, Miklósi Á. 2008. Comprehension of human pointing gestures in young human-reared wolves (*Canis lupus*) and dogs (*Canis familiaris*). *Animal Cognition* **11**:373–387.
- Virányi Z, Range F. 2014. Chapter 2 - On the Way to a Better Understanding of Dog Domestication: Aggression and Cooperativeness in Dogs and Wolves. Pages 35–62 in Kaminski J, Marshall-Pescini S, editors. *The Social Dog*. Academic Press, San Diego. Available from <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780124078185000024> (accessed November 11, 2022).
- Voigt DR, Macdonald DW. 1984. Variation in the spatial and social behaviour of the red fox, *Vulpes vulpes*. *Acta Zoologica Fennica* **171**:261–265.
- Von Schantz T. 1984. Carnivore social behaviour: does it need patches? *Nature* **307**:389.
- Vonholdt BM et al. 2010. Genome-wide SNP and haplotype analyses reveal a rich history underlying dog domestication. *Nature* **464**:898–902.
- VonHoldt BM et al. 2017. Structural variants in genes associated with human Williams-Beuren syndrome underlie stereotypical hypersociability in domestic dogs. *Science Advances* **3**.
- VonHoldt BM, Stahler DR, Smith DW, Earl DA, Pollinger JP, Wayne RK. 2008. The genealogy and genetic viability of reintroduced Yellowstone grey wolves. *Mol Ecol* **17**:252–274.
- Vucetich JA, Peterson RO, Waite TA. 2004. Raven scavenging favours group foraging in wolves. *Animal Behaviour* **67**:1117–1126.

- Walker C-D. 2010. Maternal touch and feed as critical regulators of behavioral and stress responses in the offspring. *Developmental Psychobiology* **52**:638–650.
- Wallach AD, Ritchie EG, Read J, O'Neill AJ. 2009. More than Mere Numbers: The Impact of Lethal Control on the Social Stability of a Top-Order Predator. *PLOS ONE* **4**:e6861. Public Library of Science.
- Wang G et al. 2013. The genomics of selection in dogs and the parallel evolution between dogs and humans. *Nature Communications* **4**:1860. Nature Publishing Group.
- Wayne RK, Geffen E, Girman DJ, Koepfli KP, Lau LM, Marshall CR. 1997. Molecular systematics of the Canidae. *Systematic Biology* **46**:622–646. Taylor and Francis Inc.
- Wells MC, Bekoff M. 1982. Predation by wild coyotes: behavioral and ecological analyses. *Journal of Mammalogy* **63**:118–127.
- Werhahn G, Virányi Z, Barrera G, Sommese A, Range F. 2016. Wolves (*Canis lupus*) and dogs (*Canis familiaris*) differ in following human gaze into distant space but respond similar to their packmates' gaze. *Journal of Comparative Psychology* **130**:288–298. American Psychological Association, US.
- Wildt DE, Wemmer C. 1999. Sex and wildlife: the role of reproductive science in conservation. *Biodiversity and Conservation* **8**:965–976. Springer, Dordrecht.
- Williams K, Industries AD of P, Sciences EB of R, Wildlife C (Australia) D of, Ecology. 1995. *Managing the Impacts of Dingoes and Other Wild Dogs*. Australian Govt. Pub. Service.
- Witt KE, Judd K, Kitchen A, Grier C, Kohler TA, Ortman SG, Kemp BM, Malhi RS. 2015. DNA analysis of ancient dogs of the Americas: Identifying possible founding haplotypes and reconstructing population histories. *Journal of Human Evolution* **79**:105–118.
- Woszczyło M, Jezierski T, Szumny A, Nizański W, Dzieciol M. 2020. The Role of Urine in Semiochemical Communication between Females and Males of Domestic Dog (*Canis familiaris*) during Estrus. *Animals* **10**:2112. Multidisciplinary Digital Publishing Institute.
- Woszczyło M, Szumny A, Łyczko J, Jezierski T, Krzemińska P, Szczerbal I, Świtoński M, Nizański W, Dzieciol M. 2021. The Case of Atypical Sexual Attractiveness in a Male Domestic Dog—A Case Study. *Animals* **11**:3156. Multidisciplinary Digital Publishing Institute.
- Wroblewski EE, Murray CM, Keele BF, Schumacher-Stankey JC, Hahn BH, Pusey AE. 2009. Male dominance rank and reproductive success in chimpanzees, *Pan troglodytes schweinfurthii*. *Animal Behaviour* **77**:873–885.
- Wynne CDL. 2021. The Indispensable Dog. *Frontiers in Psychology* **12**. Available from <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpsyg.2021.656529> (accessed February 25, 2023).
- Xu S, Pugach I, Stoneking M, Kayser M, Jin L, The HUGO Pan-Asian SNP Consortium. 2012. Genetic dating indicates that the Asian–Papuan admixture through Eastern Indonesia corresponds to the Austronesian expansion. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **109**:4574–4579. *Proceedings of the National Academy of Sciences*.
- Zeder MA. 2012. Pathways to Animal Domestication. Page 227 *Biodiversity in Agriculture: Domestication, Evolution, and Sustainability*.
- Zeuner FE. 1963. *A history of domesticated animals*. London: Hutchinson & Co. Publishers.
- Zeuner FE. 1967. *Geschichte der Haustiere*. Bayrischer Landwirtschaftsverlag, München.
- Zhang S et al. 2020. Genomic regions under selection in the feralization of the dingoes. *Nature Communications* **11**:671. Nature Publishing Group.
- Zimen E. 1976. On the regulation of pack size in wolves. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **40**:300–341.