

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra zoologie a rybářství



Domestikace psa – změny v morfologii a chování

Bakalářská práce

Adéla Škodová

Speciální chovy

prof. RNDr. Miroslav Barták, CSc.

© 2020 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Domestikace psa – změny v morfologii a chování" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušila autorská práva třetích osob.

V Praze dne 18.6.2020

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala prof. RNDr. Miroslavu Bartákovi, CSc. za vedení této bakalářské práce, podnětné rady a připomínky. Dále bych ráda poděkovala své rodině za vytrvalou podporu při studiu.

Domestikace psa – změny v morfologii a chování

Souhrn

Cílem bakalářské práce bylo popsat formou rešerše počátky domestikace psa a porovnat rozdíly v morfologii a chování mezi vlkem a psem. V úvodní části práce byla objasněna historie domestikace psa, která započala již před 35 000 lety na území Eurasie. Z porovnání obou druhů vyplývá, že u psů došlo ke zkrácení obličejové části lebky, zmenšení mozku, svěšení uší, změnám zbarvení a struktur srsti. Díky domestikaci a chovům psů vzniklo více než 400 psích plemen. Další důležitou částí práce jsou charakteristické změny chování psa vyjádřeny zejména sníženou agresivitou, zvýšenou pozorností směrem k člověku, změnami ve strukturách smeček a reprodukčních cyklech. Na základě zkoumání vývoje štěňat vlků a psů se ukázalo, že prostředí a sociální uspořádání mají vliv na dobu dosažení pohlavní dospělosti. Psi dosahují pohlavní dospělosti dříve než vlci. Součástí výstupů bakalářské práce je také popis upevňování komunikace mezi člověkem a psem. Bylo potvrzeno, že psi se na rozdíl od vlků v neřešitelných situacích častěji, rychleji a déle obrací na pomoc člověka. Psi jsou také schopni zpracovat mnoho typů lidských gest. Zjištěné informace mohou být podkladem pro nalezení informací o procesu domestikace a podkladem pro další výzkum zejména v oborech archeologie, ekologie, evoluční biologie či etologie psa.

Klíčová slova: pes, domestikace, komunikace, sociální chování

Domestication of dog – changes in morphology and behavior

Summary

The purpose of this bachelor thesis is to describe the beginnings of dog domestication and to compare differences in behaviour of dogs and wolves. The first part deals with the history of dog domestication which started in the area of Eurasia 35 000 years ago. The comparison of the both species shows that the facial part of the dog's skull has been shortened, brain has been reduced, ears drooped, hair colour and structure changed. More than 400 dog breeds have emerged thanks to the dog breeding and domestication. Next important part of the thesis describes typical changes in dogs behaviour expressed by decreased aggression and increased attention towards people, changes in the pack hierarchy and reproductive cycles. Research of the dogs and wolves pups development proved the environment and social organization influence the time of reaching sexual maturity. Dogs reach sexual maturity earlier than wolves. Consolidation of the communication between man and dog is an important part of the conclusion of this thesis. It has been proved that dogs (in contrary to wolves) lean on people in difficult situations more often, faster and for longer period of time. Dogs are also able to understand and proceed many types of people's gestures and body language. Acquired information would serve for further research of the process of dog domestication, especially in the fields such as archeology, ecology, evolutionary biology or dog ethology.

Keywords: dog, domestication, communication, social behavior

Obsah

| | |
|--|-----------|
| 1 Úvod..... | 8 |
| 2 Cíl práce..... | 9 |
| 3 Literární rešerše..... | 10 |
| 3.1 Historie domestikace | 10 |
| 3.1.1 Archeologické nálezy | 10 |
| 3.1.1.1 Belgie | 11 |
| 3.1.1.2 Česká republika..... | 11 |
| 3.2 Domestikační syndrom | 11 |
| 3.3 Změny v morfologii | 13 |
| 3.3.1 Lebka..... | 14 |
| 3.3.1.1 Mozek | 17 |
| 3.3.1.2 Mimické svaly | 18 |
| 3.3.1.3 Vnitřní ucho | 19 |
| 3.3.1.4 Orbitální úhel..... | 20 |
| 3.3.2 Smysly | 21 |
| 3.3.3 Zbarvení | 22 |
| 3.4 Změny v chování | 24 |
| 3.4.1 Sociální a sexuální chování | 24 |
| 3.4.1.1 Vývoj potomků..... | 26 |
| 3.4.1.1.1 Novorozenecké období (0-12 dní věku) | 26 |
| 3.4.1.1.2 Přejídné období (13-21 dní věku) | 27 |
| 3.4.1.1.3 Období socializace (22-84 dní věku)..... | 27 |
| 3.4.1.1.4 Mladistvé období (12 týdnů až 6 měsíců věku) | 28 |
| 3.4.1.2 Vnitrodruhová komunikace | 29 |
| 3.4.1.3 Neofobie | 29 |
| 3.4.1.4 Agresivita | 31 |
| 3.4.1.5 Vokalizace | 32 |
| 3.4.1.6 Hravé chování | 32 |
| 3.4.2 Denní rytmy | 32 |
| 3.5 Neotenie..... | 33 |
| 3.6 Mezidruhová komunikace člověka a psa..... | 35 |
| 3.6.1 Oční kontakt a gestikulace..... | 35 |
| 3.6.2 Učení | 38 |

| | |
|-----------------------------------|-----------|
| 4 Závěr | 40 |
| 5 Literatura..... | 41 |
| 6 Samostatné přílohy | I |

1 Úvod

Pes domácí je zřejmě prvním domestikovaným živočichem a je tak významným druhem pro zkoumání otázek týkajících se domestikace. Psi byli a jsou přítomni ve všech lidských kulturách a zauímají velmi významné místo v lidském životě.

Umělá selekce vedla ke vzniku mnoha plemen psů, které se navzájem liší svým vzhledem a povahovými vlastnostmi. Populace psů, strukturovaná do stovek plemen s typickými fenotypy, představuje jedinečný a velmi účinný model k rozluštění fyziologických a fenotypových vztahů.

Proces domestikace zahrnuje adaptaci na změnu prostředí. Domestikace zvířat je dosaženo kombinací genetických a sociálních změn, ke kterým dochází v průběhu generací a vývojových událostí. Přejít z volného způsobu života do stavu zajetí je často doprovázen změnami přístřeší, prostoru, potravy a sociálního prostředí. Tyto změny tvoří základ pro vývoj určitého fenotypu domácích zvířat.

Proces domestikace často snižuje citlivost zvířat na změny v jejich prostředí, to vede ke změnám míry chování a fyzického vývoje. Ke zdokumentovaným změnám se řadí zkrácené čelisti, menší mozek, zahnutý ocas, svěšené uši, změny reprodukčního cyklu, snížená agresivita nebo zvýšená společenská. Stanovení základních morfologických odlišností napomáhá při identifikaci psů v zooarcheologii.

Porovnávání sociálního chování u domácích psů a vlků je důležité pro identifikaci relativního vlivu domestikace a učení ve vývoji vztahu psa a člověka. Během domestikace se psi stali společensky tolerantnějšími a pozornějšími než vlci. Tyto dvě vlastnosti jsou zásadní pro spolupráci s člověkem. Jednou z nejvýznamnějších adaptací z oblasti chování psů je jejich schopnost číst a používat lidskou komunikaci způsobem, který jiná zvířata nepoužívají.

2 Cíl práce

Cílem práce bylo zpracovat literární rešerši a popsat počátky domestikace psa (*Canis familiaris*) a v jejím důsledku zhodnotit morfologické a behaviorální změny.

Tato práce měla za cíl shrnout základní rozdíly mezi psem a vlkem (*Canis lupus*), které se během domestikace modifikovaly, jako je rozdílná stavba těla, zbarvení nebo rozlišné sociální či sexuální chování.

3 Literární rešerše

3.1 Historie domestikace

Domácí pes (*Canis familiaris* Linnaeus, 1758) je jedním z více než 36 druhů psovitých, patřících do řádu Carnivora, který zahrnuje mimo jiné vlky (*Canis lupus* Linnaeus, 1758), lišky (*Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758), kojoty (*Canis latrans* Say, 1823) a šakaly (*Canis aureus* Linnaeus, 1758) (Jensen 2017).

Počátky domestikace psa se obecně datují na období před 15 000 lety. Až donedávna byly fosilní záznamy poměrně konzistentní. Uvádělo se, že pes byl domestikován kolem konce poslední doby ledové. Několik autorů udává, že se první domestikovaní psi objevili již před 31 700 lety v západní Evropě, jiní uvádí počátek před 33 000 lety ve východní Asii (Germonpré et al. 2009; Ovodov et al. 2011; Ding et al. 2012). Například molekulární datování prehistorických psů naznačuje, že k domestikaci a rozdělení mezi vlky a psy došlo před 18 800 až 32 100 lety. Debaty o geografickém a časovém původu domácího psa budou pravděpodobně pokračovat, ale zdá se, že většina důkazů, které se hromadí, upřednostňuje vícenásobné a na sobě nezávislé domestikací události. K těmto událostem došlo před 14 000 – 33 000 lety (Jensen 2017).

Domestikace psa byla předmětem mnoha studií, z nichž většina se zaměřila na geografický původ, nejčasnější výskyt a způsoby procesu. Mnoho teorií vysvětluje, že pes domácí vznikl z divokého typu psů, kteří jsou poněkud podobní dnešnímu australskému dingovi až po názor, že pes má více předků, mezi něž patří například kojot préríjní a šakal obecný (Jensen 2017). Několik autorů se přiklání k všeobecně známému faktu, že jediným předkem psa je vlk, a že původem psa je Eurasie (Larson & Fuller 2014; Marshall-Pescini et al. 2017; Schnitzler & Patou-Mathis 2017; Pendleton et al. 2018). Darwin spekuloval o původu několika domácích zvířat a navrhl, že vzhledem k velké morfologické variaci napříč četnými plemeny musí mít psi více než jednoho divokého předka. Nedávné genetické studie však podporují názor, že psi pocházejí výhradně z vlka obecného (Larson et al. 2012).

Proces domestikace vznikl přirozeným sdružováním lidí a divokých předků psů. V evolučním pohledu se změnilo chování, fyziologie a morfologie psů od vlků v reakci na selekční tlaky a nové asociace s lidmi (Morey 1994). Zároveň jsou psi jediným domestikovaným domácím zvířetem před příchodem zemědělství (Larson & Fuller 2014).

3.1.1 Archeologické nálezy

Vyjma otázek týkajících se divokého původu, genetici a generace archeologů zkoumali nejen to, jak a proč byli psy domestikováni, ale také kdy, kde a kolikrát k tomu mohlo dojít (Larson et al. 2012). Na základě studií kostí z čeledi psovitých nalezených v lidských archeologických lokalitách, vědci tradičně umístili původ domácích psů na období před 35 000 až 10 000 lety (Cohn 1997). Psi se stali důležitou součástí lidských sídel a byli pohřbíváni do člověkem vytvořených hrobů (Ovodov et al. 2011). Fosilní důkazy ze stovek lidských archeologických nalezišť v Evropě, na Blízkém východě a v Asii naznačují, že se psi vyvinuli

z různých populací vlků na různých místech a v různých časových obdobích. Různé studie naznačují, že psi s větší konstitucí těla mohou pocházet z velkých vlků severní Evropy, zatímco psi malého vzrůstu pocházejí z asijských a jiných východních vlků (Cohn 1997).

První typy moderního psa byly viděny na kresbách, freskách a umění pocházejících z období před 3000-4000 lety. Velcí psi typu mastif v Asii byli nalezeni v babylónských freskách, psi typu greyhound se promítli do umění z Egypta a psi pekingského typu se objevili v umění pocházejícím z Číny. Záznam o vývoji plemene je k dispozici také prostřednictvím historické literatury (Braastad & Bakken 2002).

Nedávné studie uvádějí, že domácí psi byli přítomni již během pozdního pleistocénu v Belgii, České republice a jihozápadní Sibiři (Driscoll et al. 2009; Larson et al. 2012).

3.1.1.1 Belgie

Nejstarší psí lebka vykazující jasné známky odlišení od vlků byla objevena v jeskyni Goyet v Belgii v polovině 19. století (Galibert et al. 2011). Fosilní nález psa z jeskyně v Goyetu v Belgii datovaný na období před 31 700 lety se jasně liší od současných vlků a je identifikován jako paleolitický pes. Morfologie lebky řady vzorků je velmi odlišná od morfologie vlků. Stáří lebky naznačuje, že by mohla být z období mladého paleolitu (Germonpré et al. 2009).

3.1.1.2 Česká republika

Nálezy pocházející z Předmostí u Přerova poukazují na vzorky se stářím 31 000 let (Ovodov et al. 2011). Místo je známé velkým množstvím pozůstatků mamutů od více než 1000 jedinců a je také výjimečným nalezištěm psovitých, kde bylo nalezeno více než 4000 kostí tohoto taxonu. Předmostí poskytuje některé náznaky domestikace vlka, přičemž jako základ používá analýzu dolních čelistí, které byly na místě nalezeny. Byly identifikovány tři lebky evropských paleolitických psů, které se ve srovnání s divokými vlky vyznačovaly krátkými čelistmi, širokými patry a mozkovny. Modifikace lebek psovitých naznačují specifický vztah mezi lidmi a velkými psy. Přítomnost psů v Předmostí potvrzuje hypotézu, že domestikace psa začala dlouho před pozdním glaciálem (tj. před 14 000 – 10 000 lety) (Germonpré et al. 2012).

3.2 Domestikační syndrom

Mezi savci četné důkazy ukazují na fakt, že domestikace způsobuje změny v řadě morfologických a behaviorálních znacích při srovnávání divokých a domácích druhů živočichů. Tento jev se nazývá domestikační syndrom (Wheat et al. 2018). Pojem domestikační syndrom se již také dlouho používá k popisu podobného jevu u plodin a jiných pěstovaných rostlin. Protože termín „syndrom“ v tomto kontextu neodkazuje na konkrétní patologický jev, dává se někdy přednost použití slova „komplex“ (Sánchez-Villagra et al. 2016). Ne všichni domestikovaní savci vykazují souhrn funkcí předvídaných domestikačním syndromem, u psů tomu je však dosaženo v plné míře. Domestikace u savčích druhů obecně zahrnuje současně změny specifických behaviorálních znaků, jako je například snížení reakcí na hrozící nebezpečí, zvýšená společenská schopnost, poslušnost a obratnost při používání lidských podnětů (gesta

a pohledy) a zároveň znaky morfologické a fyziologické, včetně rozdílnosti pigmentace kůže a srsti, svěšených a poddajných uší, posazení a zakřivení ocasu, retencí juvenilních znaků, změnami hladin hormonů, neurotransmiterů a orgánových systémů.

Klíčový předpoklad hypotézy syndromu domestikace spočívá v tom, že výběr vlků člověkem pro zvýšenou krotkost byl charakterizován především sníženou agresivitou a sníženým strachem z neznámého prostředí a jiných podnětů. S výjimkou poklesu strachu a agrese domestikovaný živočich ve srovnání se svými divokými protějšky zvyšuje stupeň společenského chování, jinak zvaného hypersociabilita (Wheat et al. 2018). Obecněji řečeno, domestikovaná zvířata vyjadřují zvýšené úrovně prosociálního chování (společenská a hravost) spolu se sníženými úrovněmi reaktivního chování (strach a agrese). Toto vzájemné působení je definováno jako behaviorální korelace (Wheat et al. 2019).

V souladu se syndromem domestikace byly prokázány behaviorální korelace v prosociálních a reaktivních kategoriích u psů. Korelační síla se však lišila mezi plemeny psů představujícími raná (starověká) a pozdní (moderní) stádia domestikace, přičemž starověká plemena vykazovala odlišné hodnoty ve srovnání s moderními plemeny napříč prosociálním a reaktivním chováním. Starověká plemena jsou malou skupinou psích plemen pocházejících z období před více než 500 lety, která se vyznačují detekovatelnou genetickou příměsí s vlky a představují rané stadium domestikace psa. Moderní plemena, která představují drtivou většinu z více než 400 současných plemen psů, pochází ze striktních chovů, které se odehrály až v posledních 200 letech, což vytváří silné specifické selekční tlaky na behaviorální a morfologické znaky. Síla a směr korelace chování u psů závisí na historii domestikace uvažovaných psích plemen (starověká vs. moderní). Výzkumy naznačují, že tato korelační chování je relativní mezi kategoriemi plemen, a že bylo odděleno jak uvnitř druhu, tak mezi plemeny v evolučním měřítku během domestikace. Snížená korelace mezi prosociálním a reaktivním chováním, která byla pozorována u moderních psích plemen, může být způsobena přísným selektivním šlechtěním pro specifické fenotypy (Wheat et al. 2019). Absence univerzálního vzoru vyvolává otázky, jak se mohou takto rysy oddělit a utvářet změny pozorované během domestikace a původ rozmanitosti mezi plemeny téměř všech domestikovaných forem (Sánchez-Villagra et al. 2016).

Domestikování psi vykazují velké množství fenotypů, které se liší od jejich předků. V procesu zárodečného vývoje jedince působí na jeho začátku geny, které určují jednotlivý fenotyp a vytvářejí rozdíly mezi domestikovanými psy a vlky. Tyto rozdíly lze vysvětlit změnami migrace nebo aktivity buněk neurální lišty neuroektodermu během vývoje. Tento syndrom tedy popisuje jev, ve kterém jsou různé fenotypy sdílené mezi fylogeneticky odlišnými domestikovanými druhy, ale u jejich divokých předků chybí (Pendleton 2018). Prostřednictvím hybridizace a selektivního šlechtění mohou být jednotlivé behaviorální a morfologické znaky přeskupeny, zkráceny, rozšířeny nebo odstraněny. Domestikace tak vedla ke zvýšené fenotypové variabilitě a fenotypové novosti (Sánchez-Villagra et al. 2016). Takové vlastnosti zahrnují kratší čelisti, menší mozek, změny tvaru srsti nebo úplnou ztrátu srsti či častější estrální cykly, zvýšenou plodnost a dřívější pohlavní dospělost (Pendleton 2018). Fenotypické

změny pozorované u domestikovaných živočichů jsou spíše kvantitativní, nepatologické a mají převážně střední význam (Wilkins et al. 2014).

Za další vzorce domestikačního syndromu lze považovat překrývání specifických genů napříč druhy, obohacení genových drah včetně vývoje neurologického a nervového systému. Proces výběru během domestikace může vést k detekovatelným genetickým podpisům, jako jsou změny ve frekvencích alel a vzorce substituce aminokyselin. V řadě domestikovaných živočišných taxonů bylo provedeno mnoho skenů pro výběr genomu a několik genů bylo označeno jako pravděpodobné spojení s domestikačním syndromem. Změny v počtu a funkci buněk neurální lišty mohou ovlivnit chování. Například adrenální funkce nadledvin a hypofyzární systémy, které jsou odvozené od nervových buněk neurální lišty a ovlivňují agresi a jiné behaviorální reakce (Pendleton 2018). Neurální lišta je zdrojem sekrečních buněk a pojivových tkání žláz, jako je například hypofýza, brzlík, štítná žláza, příštítná tělíska nebo nadledviny, které produkují katecholaminy adrenalin, noradrenalin a dopamin. Všechny tyto rozmanité rysy, včetně nadledvin, sdílejí to, že jejich vývoj je úzce spojen s buňkami neurální lišty. Buňky neurální lišty jsou také zdrojem dopaminergních neuronů s obsahem pigmentu. Také všechny kosti, chrupavky a svalové pojivové tkáně jsou ovlivněny buňkami hlavové neurální lišty. Vzhledem k široké škále derivátů neurální lišty napříč systémy mohou být její regulační změny hlavním zdrojem evolučních transformací v chování, celistvosti a kostře těla (Sánchez-Villagra et al. 2016). Ukázalo se, že většina morfologických a behaviorálních změn a vlastností může být příčinně spojena se snížením funkce neurální lišty (Wilkins et al. 2014).

3.3 Změny v morfologii

Pes je vzorem toho, jak může dojít k rychlým morfologickým změnám za přítomnosti člověka. Nabízí také náznaky toho, jak lze u domácích druhů navzdory šlechtění zachovat genetickou vitalitu (Cohn 1997).

Pes byl během domestikace vystaven velkému množství selekčních tlaků, což mělo za následek značnou rozmanitost v morfologii (Svartberg & Forkman 2002). Morfologické a behaviorální změny od divokého po domácí zvíře jsou důsledky šlechtění pro různé účely. Obecně je domestikace nejvýznamnějším experimentem v genetickém ovlivňování zvířat, pokud jde o délku doby, po kterou k ní došlo a o počet zúčastněných jednotlivců a druhů. Dědičnost a poddajnost vlastností organismu je ilustrována domestikovaným zvířetem, které může ukázat extrémní příklady geneticky určených rysů způsobem, který není v přírodě vidět.

Některá plemena domestikovaných druhů jsou ve vzhledu natolik odlišná (např. čivava vs. irský vlkodav), že pokud by byla nalezena ve volné přírodě, byla by taxonomicky popsána jako samostatný druh. Změny vzhledu nebo chování, ke kterým dochází u domestikovaných typů, jsou tedy intraspecifické (mezidruhové) povahy. Nicméně i přes rozdíly v účelu, časovém rámci a druhu se zdá, že všechna domestikovaná plemena sdílejí některé společné vlastnosti, které se velmi liší od charakteristik jejich protějšků ve volné přírodě (Kruska 2005).

Ke změnám velikosti těla došlo v reakci na změny stanoviště, které vyvolaly nové podmínky v dostupnosti potravy a vody, snížení konkurenčních a predátorských tlaků, nízkou druhovou diverzitu, a tedy i nízkou mezidruhovou konkurenci. Tendence ke zmenšení velikosti

těla včetně změny kosterních prvků po domestikaci platí pro většinu savců (Tchernov & Horwitz 1991).

Tyto fenotypové odlišnosti, které dále zahrnují například změny v barvě srsti, změny tvaru lebky a rozmístění zubů, vznik malých a velkých plemen, kratší ocasy a svěšené uši jsou výsledkem úmyslných či neúmyslných selekčních tlaků, jakož i prostředím modifikovaným člověkem (Larson & Fuller 2014).

3.3.1 Lebka

Evoluční změna v morfologických vlastnostech může být velmi rapidní. Variace tvaru lebky u psů domácích zdaleka převyšují odchylky lebek vlků a divokých druhů a je srovnatelná s rozdílností v celém řádu šelem. Největší tvarové odchylky mezi plemeny psů jasně překračují maximální divergenci mezi všemi druhy šelem (Drake & Klingenberg 2010).

Zmenšení velikosti lebky ve srovnání s divokou populací je obecně považováno za první náznak domestikace. Výsledky výzkumů skutečně naznačují, že celková délka lebky paleolitických psů je podstatně kratší než délka lebek vlčích skupin (viz Obrázek 1) (Germonpré et al. 2012). Primární změnou lebky během procesu domestikace je tedy obecná redukce velikosti, se zkrácením tlamy, a tedy relativně širším patrem, širším čelem a přeplněností zubů v tlamě (Mech & Boitani 2003). Některé charakteristiky, jako je délka obličejové části lebky, jsou řízeny hned několika geny (Cohn 1997).



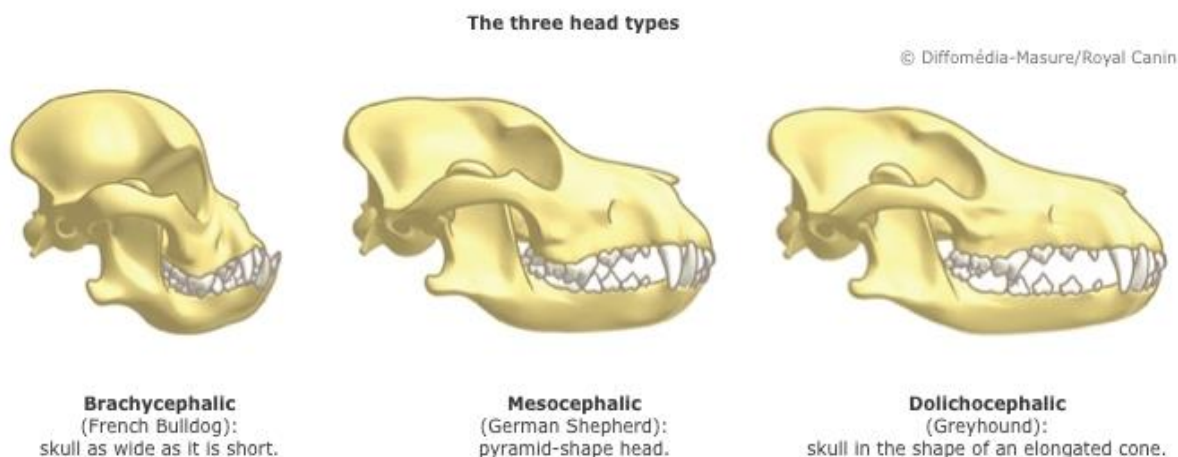
Obrázek 1: Dorzální (1) a ventrální (2) pohled na lebky vlka (a) a psa (b) (Germonpré et al. 2009).

Domestikováním psa a jeho chovem vzniklo přes 350 psích plemen, každé s jedinečně tvarovanou lebkou. Lebky domestikovaných psů jsou mnohem rozmanitější než lebky vlků. Umělý výběr psů vedl ke vzniku plemen, u kterých jsou nerovnoměrné a sobě neodpovídající horní a dolní čelisti nebo jiné čelistní disproporce modulů lebky. Výsledkem je, že lebky psů se od vlčích velmi liší velikostí, délkou rostra, modulací a gracilitou lebky (Curth et al. 2017). Lebky starověkých psů mají kratší a širší čelisti, širší patra a mozkovny než lebky vlků (Germonpré et al. 2012). Některé lebky psů vykazují disproporce mezi čelistí a lebkou a mezi zuby a čelistí (např. předkus a podkus) (Curth et al. 2017). Tyto vzorce integrace a modularity se vztahují na rozdíly mezi jednotlivci a plemeny, ale také na vlky, u kterých se variace vyskytují napříč celým řádem šelem. To naznačuje, že variace u divokých předků existovaly před domestikací psů a nejsou výsledkem selektivního chovu (Drake & Klingenberg 2010).

Většina plemen psů má ve srovnání s vlky fylogeneticky nové tvary lebek. Variace v délce lebky jsou také spojeny s rozdíly v rozdělení gangliových buněk sítnice, což je potenciální vysvětlení zvýšené schopnosti soustředit se v centrálním zorném poli spíše na periferii, a tedy reagovat na lidská gesta. Porozumění morfologické rozmanitosti mezi plemeny může přispět

k posouzení specifických behaviorálních tendencí psů a může pomoci vysvětlit chování, které se očekává u psů s danou morfologií lebky (Georgevsky et al. 2014).

Na Obrázku 2 je znázorněné dělení psů do tří skupin na základě jejich lebečních proporcí: brachycefalický (krátký a široký), dolichocefalický (dlouhý a úzký) a mezocefalický (středně velkých proporcí). Ve srovnání s brachycefalickými psy mohou být dolichocefalickí a mezocefalickí psi seskupeni a označováni jako normocefalickí.



Obrázek 2: Typy psích lebek: brachycefalická (francouzský buldoček), mezocefalická (německý ovčák), dolichocefalická (greyhound) (Harvey 2018).

Obecněji se ukázalo, že zkrácená délka lebky u masožravců koreluje se snížením velikosti čichových laloků, pravděpodobně v důsledku omezeného vývoje frontální oblasti mozku (Roberts et al. 2010). Brachycefalickí psi mají řadu specificky morfologických charakteristik, které jsou výsledkem stovek let selekce ve prospěch zkrácených lebek. Současný chov těchto psů pro převážně estetické účely byl ve vzájemném vztahu s významnými morfologickými změnami a může mít potenciálně nepříznivé účinky (Drake & Klingenberg 2008). Například některé morfologické charakteristiky vyskytující se u krátkozrakých plemen psů často vedou k syndromu brachycefalických dýchacích cest, který je charakterizován problémy s čichem, dýcháním a termoregulací (Schwarz et al. 2000). Brachycefalickí psi mají odvozené morfologické vlastnosti, které jsou výsledkem různých forem narušení chrupavky a kostry. Analýzou morfometrických dat se zjistilo, že jak psi brachycefalickí, tak dolichocefalickí jsou odvozeni od morfotypu vlků, přičemž vlci mají lebku ve tvaru mezi psy brachycefalickými a dolichocefalickými. Tyto změny tvaru lebek mohou také poskytnout vodítko k tomu, jaké integrační funkce plní (Mellett 1981). Pochopením těchto změn a toho, jak jsou různé vlastnosti vzájemně propojeny, se dá určit, jak lebeční rozmanitost ovlivňuje morfologii a funkci různých prvků lebky (Selba et al. 2020).

Brachycefalický tvar lebky může být vedlejším produktem lidské selekce pro mladistvý vzhled a chování. Také je pravděpodobně možné, že dolichocefalický tvar lebek je produktem selekce pro lovecké a honičské schopnosti. Současné studie se zabývají vztahy mezi velikostí těla, tvarem lebky a chováním psích plemen. Konkrétní psí morfotypy mají tendenci se spojovat

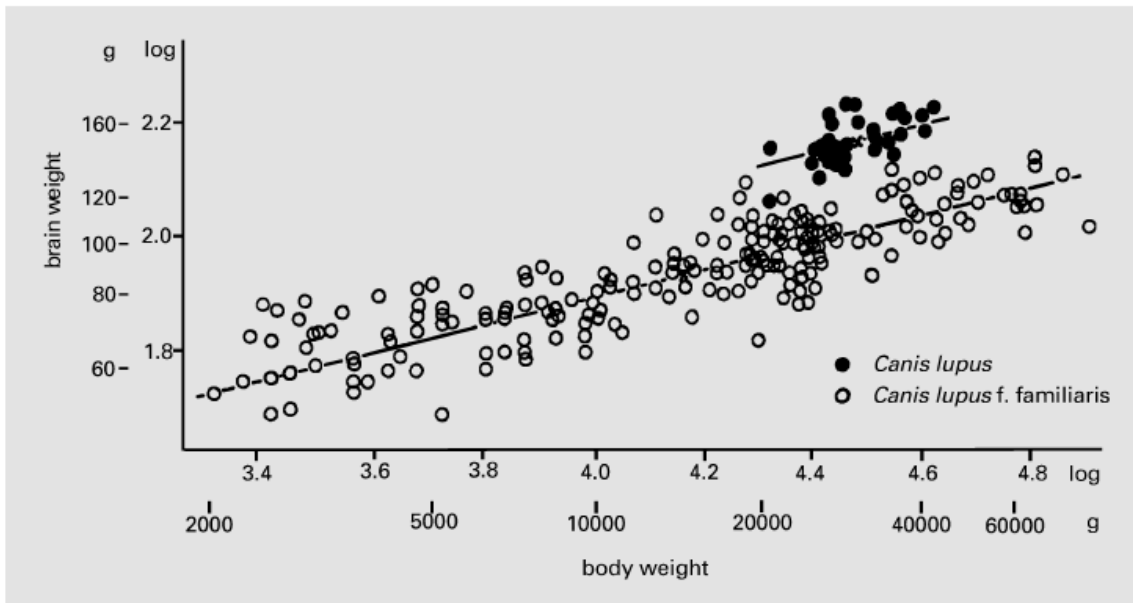
s určitými profily chování. Zjednodušeně platí fakt, že plemena vybraná pro určité typy lovu nebo pastevectví, mají sklon mít dlouhé rozměry lebky. Naproti tomu plemena, která jsou označována jako společenská, mají krátké rozměry lebky (McGreevy et al. 2013).

To, co odlišuje psy od vlků, je také šířka lebečních kleneb a pater. Výsledkem domestikace psa je zvíře s kratší obličejovou částí, strmě stoupajícími a úměrně širokými lebečními rozměry. Tento obecný vzorec naznačuje, že u dospělých zvířat byly zachovány juvenilní znaky. Dospělí psi s juvenilními znaky mají velmi podobné kraniální odchylky lebek jako štěňata vlků. Ze všech divokých druhů psovitých, včetně dospělých vlků, se tvar dospělé psí lebky nejvíce podobá tvaru mladých vlků (Morey 1994).

Domestikace uvolnila selektivní tlaky v kontextech, jako je hledání potravy. Požadavek na zpracování tvrdé nebo odolné potravy byl snížen. Současný selektivní režim toleruje změny v lebeční morfologii, i když ovlivňuje aspekty výkonu, jako je skusová síla nebo dýchání. Diverzifikace tvaru lebky divokých druhů šelem, tak i domácích psů, závisí na kombinaci vstupu nové variace a výběru. Výběr může upřednostňovat konkrétní požadavky a stanoviska na tvar. Výsledkem je, že diverzifikace tvaru lebky reaguje na specificky selektivní vstupy. Následují obecné vzorce týkající se relativní délky lebky (brachycefalické a dolichocefalické) a relativního uspořádání faciální (obličejové) a neurokraniální (mozkové) části lebky (Drake & Klingenberg 2010).

3.3.1.1 Mozek

Vzhledem ke zjevným rozdílům v chování zvířat mezi domácími plemeny a jejich divokými předky je velmi zajímavé porovnat mozek těchto souvisejících forem a určit, jaké změny se vyskytly na mozku zvířat v důsledku domestikace. Pro několik druhů zvířat přinesly výsledky studií podobné hodnoty. Za účelem stanovení účinků domestikace psa a jejího vlivu na velikost mozku byly prováděny intraspecifické (vnitrodruhové) alometrické výpočty pro srovnání vztahu mozku k velikosti těla. Měření probíhalo jak u vlků, tak napříč plemeny domestikovaných psů. Tyto studie poskytly následující výsledky: domestikované formy psů často vykazují větší variabilitu velikosti mozku v jakékoli dané tělesné velikosti ve srovnání s odpovídajícími divokými formami. V průměru mají domestikovaní psi menší mozek než jejich divocí příbuzní. V důsledku toho domestikace obecně vedla k poklesu celkové hmotnosti mozku, to je znázorněno v Grafu 1 (porovnání hmotnosti mozku ke hmotnosti těla u vlků a psů). Nejpravděpodobněji to indikuje současné snížení funkční kapacity a výkonu této části centrálního nervového systému (Kruska 2005).



Graf 1: Poměr hmotnosti mozku k tělesné hmotnosti u vlků a různorodých psích ras s průměrnými alometrickými liniemi. Znáznorněna je zde větší variabilita velikosti mozku při jakékoli dané velikosti těla v domestikovaných formách psů (Kruska 2005).

Dospělý pes se stejnou velikostí hlavy jako dospělý vlk má o 30 % menší mozek (Cohn 1997).

Změny velikosti limbické struktury mohou svědčit o velmi zvláštním funkčním efektu domestikace. Zmírnění agresivního chování nebo obecně zvýšená pozornost vůči člověku jsou základní znaky procesu domestikace. Takové kvantitativní funkční nebo behaviorální změny umožňují lidem manipulovat s velkými domestikovanými savci. Vzhledem k tomu, že velikost a stavba mozku jsou hlavně geneticky podmíněné, jsou ale jasně výsledkem umělého selektivního šlechtění. Velikost a struktura mozku samotného nemusí být skutečnou charakteristikou, která je podrobena selektivnímu šlechtění, ale je pouze nepřímo hodnocena prostřednictvím funkčního vyjádření zvláštnostmi chování.

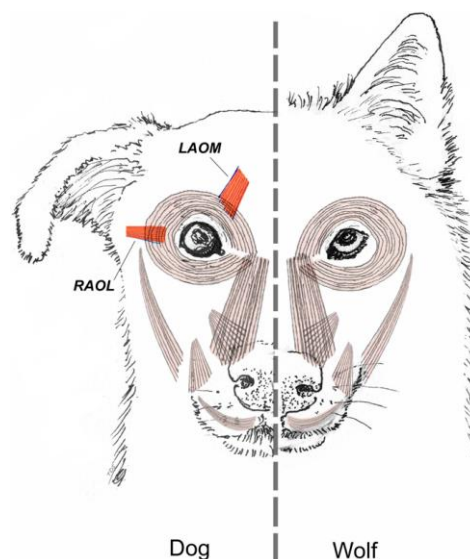
Další změny se týkají velikostí a struktur mozku související s obecným a specifickým chováním, ale zejména s určitými centrálními nervovými funkcemi, jako je učení a paměť, řešení problémů, kognitivní schopnosti, mysl a inteligence (Kruska 2005).

3.3.1.2 Mimické svaly

Za pouhých 33 000 let domestikace transformovala svaly nad očima psů specificky pro komunikaci s lidmi. Na základě porovnávání mimických svalů psů a vlčích lebek se ukázalo, že zvedáč vnitřního očního koutku, tedy sval zodpovědný za intenzivní zvedání obočí, je u psů přítomen, ale nevyskytuje se u vlků (viz Obrázek 3). Údaje získané o chování psů a vlků ukazují, že psi konají pohyb obočí výrazně častěji a s vyšší intenzitou než vlci, přičemž pohyby s nejvyšší intenzitou vykazují výhradně psi. Toto zdvihání obočí připomíná výraz, který lidé provádějí, když cítí smutek. Jeho produkce u psů tak může u lidí vyvolat pečující reakce. Oční kontakt je

zásadní pro společenskou interakci se psem. Předpokládá se, že vlci s výraznými svaly obočí měli výhodu při selekčním výběru na základě takovýchto preferencí člověka (Kaminski et al. 2019). Použitím kontrakcí svalů obličeje, které zvedají čelo, se zvyšuje jeho zdánlivá výška a celková zdánlivá velikost očí. Předpokládá se, že fyzické rysy, které mají štěňata jsou nyní viděné i u dospělých psů. Vyvinuly se později jako vedlejší produkt selekce proti agresí. Psi, kteří vyvíjeli výrazy obličeje, které zvyšují jejich novorozenecký vzhled, byli přednostně vybíráni lidmi v útulcích (Waller et al. 2013). Výběr znaků, které usnadňují oční kontakt mezi psy a lidmi, proto vedou jak k anatomickým rozdílům v obličejové svalovině kolem očí, tak také k rozdílům v chování mezi druhy, kdy tyto svaly používají k navázání očního kontaktu.

Hlavním zjištěním je, že obličejové svalstvo psů a vlků je relativně jednotné a liší se pouze kolem oka. Zatímco zvedáč vnitřního očního koutku je rutinně přítomen u psů, u vlků je typicky představován pouze malými svalovými vlákny obklopenými velkým množstvím pojivové tkáně. U vlků je někdy pozorována šlacha, která se mísí se svalovými vlákny kruhového svalu očního poblíž oblasti, kde by se dal očekávat zvedáč vnitřního očního koutku. Tato zjištění ukazují, že selekční tlaky během domestikace formovaly anatomii obličejových svalů psů, a že anatomické rozdíly jsou také v měkké tkáni (Kaminski et al. 2019).



Obrázek 3: Obličejové svalstvo u psa (vlevo) a vlka (vpravo) s odlišnostmi v anatomii zvýrazněné červenou barvou (Kaminski et al. 2019).

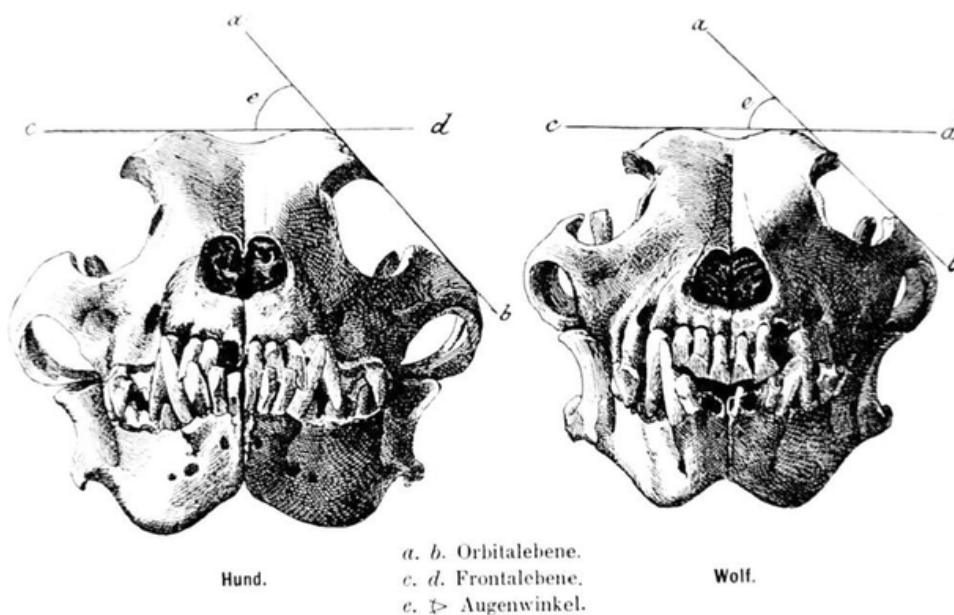
3.3.1.3 Vnitřní ucho

Změny ve velikosti a tvaru vnitřního ucha spojených s domestikací mají odchylky pro různé části ve vnitřním uchu. Vlci mají výrazně větší odchylky a větší rozdíly v úhlu mezi bočním a zadním kanálkem vnitřního ucha, ale zároveň mají menší rozměry kanálků než psi. Obecně platí, že morfologická rozmanitost nebo rozdíly ve vnitřním uchu jsou generovány určitým měřítkem (Schweizer et al. 2017).

Vnitřní ucho se skládá z orgánů rovnováhy a sluchu se složitým tvarem kostnatého labyrintu ve vnitřních strukturách kosti skalní. Kost skalní je jednou z nejtvrdějších kostí kostry savců a často se používá v archeologických analýzách DNA.

3.3.1.4 Orbitální úhel

Orbitální úhel může být použit jako další morfologická metoda měření k rozlišení vlků a psů v archeologických nálezech. Orbitální úhel je morfologický poměr, který závisí na šířce a výšce konkrétních orientačních bodů lebky. První přímkou úhlu je vodorovnou linií na horní části čelní kosti lebky. Druhá přímkou je definována na boční stranu lebky v kontaktu se dvěma body orbity, okraji očníce (viz Obrázek 4). Orbitální úhly nad 60° patří psům a úhly pod 35° vlkům.



Obrázek 4: Lebky psa a vlka z rostrálního pohledu. Vlevo je psí lebka, vpravo vlčí lebka. Orbitální úhel je tvořen vodorovným ramenem *a-b* a šikmou ramenem *c-d*.

Průměrný orbitální úhel u dnešních domestikovaných psů má průměrné hodnoty okolo 55°. Archeologičtí psi starověkých plemen mají úhel 47°. U vlků je úhel nejmenší a pohybuje se okolo 42°. Archeologičtí psi mají hodnoty orbitálních úhlů mezi hodnotami moderních plemen psů a vlků a jsou blíže k vlkům než k moderním plemenům psů. Takové hodnoty orbitálního úhlu archeologických psů dobře zapadají do evoluční cesty s vlky jako předky až po dnes žijící moderní plemena psů.

Na lebkách se vyskytují různé stupně asymetrie. Dokonalá symetrie je považována za dokonalost vývoje. Neschopnost dosáhnout symetrie se nazývá vývojovou nestabilitou. Symetrie informuje o potenciálu organismu a o míře environmentálního stresu. Vyšší stupeň symetrie je pozorován u dominantnějších jedinců majících více potomků. Plemena psů, která vznikla v posledních dobách, vykazují vyšší stupně asymetrie než déle existující druhy. Největší míra asymetrie byla zaznamenána u archeologických psů, po nichž následovali tzv. moderní psi. Vlci měli lebky nejsymetričtější. Tato zjištění dobře zapadají do evolučního vývoje dvou

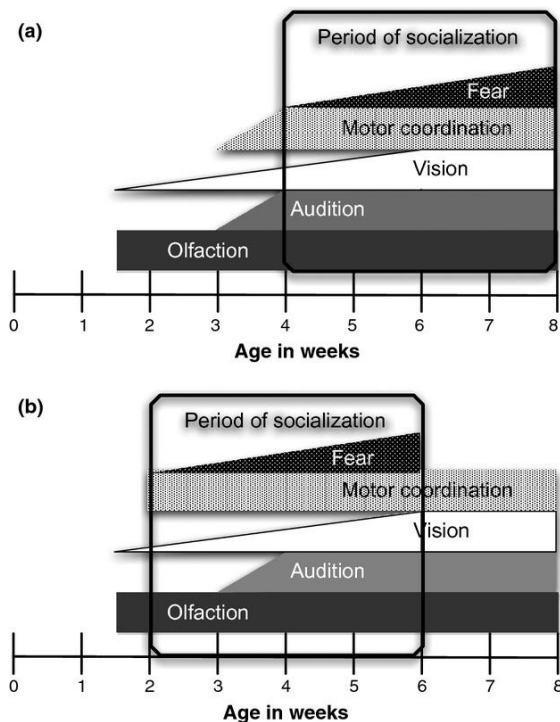
skupin. První skupinou jsou vlci, kteří jsou nejdéle existujícím druhem a druhou jsou psi, kteří se od vlků oddělili (Janssens et al. 2016).

3.3.2 Smysly

Domestikace u psů modifikovala genetické činitele smyslů, jako je například olfakce, na úroveň, která změnila čichové kapacity domestikovaných psů (Schweizer et al. 2017).

Současná data výzkumů naznačují, že vlci své smyslové schopnosti rozvíjí ve stejnou dobu jako psi, ale začínají se přibližovat a zkoumat nové objekty prostředí od 2. týdne věku. Psi začínají zkoumat okolí ve 4. týdnu věku, kdy se všechny jejich smysly začnou vyvíjet. Mají celé kritické období socializace na to, aby prozkoumali a seznámili se s čichovými, zvukovými a vizuálními aspekty svého prostředí a se zvířaty a objekty, které je obklopují. Kritické období socializace umožňuje rozvoj správné identifikace druhů ve volné přírodě a vystavení se jiným druhům během tohoto období může vést k mezidruhovým společenským vazbám (nebo socializaci) v zajetí. Současná data naznačují, že když vlci začínají zkoumat své okolí ve věku 2 týdnů, dělají to olfaktoricky. Proto se během svých prvních týdnů života vlci seznámí pouze s čichovými podněty svého prostředí, včetně jedinců jejich druhu. Vytváření identifikací druhu tedy začíná čichovým seznamováním, kdy jsou štěňata stále velmi závislá na své matce. To by znamenalo, že vlci budou přesto zkoumat okolí především pomocí čichu, zatímco budou omezení ve sluchových a zrakových vjemech, což by mělo za následek odlišnou kvalitu raných zkušeností a alternativní vývojovou trajektorii, než tomu bude u psů, kteří zkoumají prostředí čichem, sluchem a zrakem. Protože tento rozdíl ve zkušenostech nastává během kritického období socializace, je pravděpodobné, že bude mít hluboký dopad na vývoj chování dospělých. Kritické období socializace je do značné míry založeno na schopnosti prozkoumávání a nastává na počátku ontogeneze savců.

Vlci mají čtyřtýdenní kritické období začínající ve 2 týdnech života a končící v 6 týdnu. Toto je i stejná délka kritického období psů, ale vyskytuje se o 2 týdny později za vlčími jedinci. Kritické období psů začíná ve 4 týdnech, kdy se psi nebojí nových vjemů a snadno k nim přistupují. Jejich kritické období končí v 8 týdnech (viz Graf 2)



Graf 2: (a) Klasifikace raného vývoje psů na základě dostupných výzkumů. Odchylky od vlků jsou ve strachu z neznámého prostředí a samotném prozkoumávání okolí, které začíná ve 4 týdnech věku a v motorice, která má u psů počátek ve 3 týdnech věku. (b) Klasifikace raného vývoje vlků na základě aktuálních dat (Lord 2013).

Vzhledem k tomu, že významné rozdíly ve smyslovém vnímání mezi psy a vlky nejsou zásadní nebo jen s malými odchylkami, vše nasvědčuje, že smyslové systémy vlků se vyvíjejí stejně rychle jako u psů (Lord 2013).

3.3.3 Zbarvení

Charakteristickým rysem domácích zvířat je jejich velká fenotypová variace, která se nenachází u žádného z jejich divokých předků. Pigmentační změny od divokého typu zvířat jsou jednou z nejvýraznějších a typických změn domestikace. Domestikované druhy jsou často charakterizovány obrovskou alelickou variabilitou genů spojenou s barvou srsti. Tato velká fenotypová variabilita je výsledkem umělého výběru přijímajícího negativní pleiotropní účinky spojené s určitými variantami barvy srsti. Divoké druhy zvířat jsou obvykle ve fenotypu jednotné a vykazují barvy a vzory specifické pro daný druh. Naproti tomu domestikované druhy jsou vysoce variabilní jak v barvách, tak v barevných vzorcích. Není divu, že jedním z nejdůležitějších fenotypových znaků v oblasti šlechtění zvířat je obrovská variabilita zbarvení domestikovaných jedinců. V dnešní době je u mnoha plemen fixován jeden typ zbarvení srsti a mnohdy je sám název plemene na barvě srsti založen, například zlatý retrívr nebo černo-tříslový coonhound (Cieslak et al. 2011).

Při tvorbě plemen často určuje roli zbarvení. Stále však není známo, jak se na barevné fenotypy pohlíželo u domestikovaných zvířat v dřívějších dobách. Avšak důkazy ze starověkých studií DNA, a také písemné zdroje z Mezopotámie naznačují, že fenotypy barvy srsti byly velmi

častým cílem lidské selekce. V dřívějších dobách se lidé nepochybně zajímali také o užitečnost domestikovaného zvířete, jako jsou jeho hodnoty, zdroje mléka, masa nebo vlny. Navzdory těmto praktickým úvahám se zdá pravděpodobné, že vzácné barevné fenotypy vždy měly vysokou prestižní hodnotu. Někdy z náboženských důvodů a často z měnových důvodů. Zpočátku byl výskyt rozličných fenotypů barvy srsti s největší pravděpodobností náhodným vedlejším produktem šlechtitelského procesu. Ačkoliv jeskynní malby naznačují také skvrnitě fenotypy, divoký předek byl často jednolitě šedého nebo černého zbarvení. Doposud studie DNA neprokázaly žádné důkazy o velké variaci fenotypů předků před domestikací. Nové fenotypy zbarvení srsti mohly vzniknout v důsledku šlechtění malých domestikovaných populací (usnadňující genetický drift a vedoucí k inbreedingu). Když se objevily nové barevné fenotypy v domestikovaných populacích, pravděpodobně vzbudily zájem tehdejších farmářů. Na rozdíl od ostatních komplexních vlastností (produkce mléka nebo masa) je většina barevných variací založena na změnách v jednom nebo pouze v několika málo genech spojených s barvou srsti. Lidsky zprostředkovaný pozitivní výběr pro různé fenotypy barvy srsti a později i vznik různých plemen byl tedy pravděpodobně hlavním hnacím mechanismem, který vedl k velkému počtu fenotypů barvy srsti pozorovaných dnes. V této souvislosti je také důležité si uvědomit, že domestikovaná zvířata žijí v péči člověka, a proto jsou vystavena omezenému přirozenému výběru. Chovatelé proto mohou vybrat i fenotypy, které jsou silně spojeny s patogenními účinky. Například několik barevných fenotypů má za přirozených podmínek selektivní nevýhody, jako jsou problémy se sluchem až úplná hluchota psů s bílou barvou srsti (Cieslak et al. 2011).

Všechna plemena domácích zvířat vykazují ve své srsti oblasti relativní depigmentace, často se vyskytující bílé a hnědé skvrny nebo větší barevné oblasti na srsti. Zde se očekává spojení buněk neurální lišty, protože například bílé oblasti obvykle postrádají melanocyty. Melanocyty pocházejí z přechodné populace buněk neurální lišty, vytvořených během embryogeneze. Obecně jsou oblasti těla přijímající zpožděnou migraci buněk neurální lišty náchylné k depigmentaci (Mills & Patterson 2009). Melanoblasty jako prekurzory melanocytů vznikají v určitých oblastech neurální lišty podél páteře zárodku a hlavy. Migrující buňky musí dosáhnout svých přidělených pozic v kůži v určitém časovém rozpětí. Pokud se jim těchto pozic nepodaří dosáhnout včas, budou v těchto oblastech kůže chybět pigmentové buňky, což povede ke vzniku bílých skvrn. Tento mechanismus vysvětluje, proč se oblasti bílého pláště nejčastěji nacházejí na nohou, bříše či čelních oblastech. Tyto oblasti jsou nejdlehlšími od původního místa vzniku melanoblastů (Cieslak et al. 2011). Depigmentační změny pozorované u domácích zvířat jsou jasně v souladu s několika variabilními symptomy, které se vyskytují spolu s poruchami primárně spojenými s pigmentací (Mills & Patterson 2009; Wilkins et al. 2014).

Je známo alespoň 125 genů, které nějakým způsobem ovlivňují pigmentaci, z nichž alespoň 25 zahrnuje vývoj a migraci buněk. Konečná barva srsti závisí na časové a lokální distribuci různých pigmentů v kůži nebo srsti. Genetický základ pro změny pigmentace je složitý a má významné pleiotropní a epistatické účinky (Wilkins et al. 2014). Na jedné straně mohou být podobně zbarvení jedinci různých druhů produktem několika konzervovaných

genů. Na druhé straně různé geny mohou být zodpovědné za velmi podobné zbarvení srsti u jedinců stejného druhu. Domestikované druhy mají jak větší škálu barevných fenotypů, tak větší základní alelickou variabilitu genů spojenou s barvou srsti než jejich divocí předci. Variabilita zbarvení je výsledkem uvolněných selektivních omezení a zájmu člověka o široké škály barevných fenotypů (Cieslak et al. 2011).

Zatímco různé pigmentové vzory domácích zvířat mají hlavně estetickou hodnotu, pigmentové vzory divokých zvířat mají pro jejich formu života velký význam. Tyto vzory slouží různým funkcím, včetně maskování a varovného zbarvení a ovlivňují aspekty nebo chování, jako je rozpoznávání jedinců stejného druhu, výběr potenciálních partnerů a jinak preferovaných objektů (Mills & Patterson 2009).

3.4 Změny v chování

Rozdíly mezi vlkem a psem byly dosud vysvětleny většinou jako důsledek přímého lidského výběru žádoucích vlastností (např. krotkost, pozornost vůči lidem nebo společenskost). Výběr člověka zvířete pro specifické rysy, jako je zvýšená pozornost na člověka, přijetí psů jako sociálních partnerů, snížený strach a agrese, temperament a lidsky řízená sociální kompetence, vede ke zvýšené kooperaci a souvisejícím kognitivním dovednostem u psů (Marshall-Pescini et al. 2017). Znatelné metabolické a morfologické změny, které často doprovázejí behaviorální přizpůsobení lidskému prostředí, obvykle vedou k významné závislosti na poskytování potravy a přístřeší lidmi (Driscoll et al. 2009).

Změny v morfologii a chování charakteristické pro psy jsou spojeny geneticky. Genetické změny umožňují zapojit se do lidského života. Jedna genetická změna může ovlivnit různé vlastnosti (Cohn 1997).

Selektivní tlaky a vysoká mezidruhová konkurence o zdroje, spojená s domestikací, spustila reakci zrychleného pohlavního dospívání, zvýšenou reprodukční schopnost s tendencí k větším kapacitám vrhů a zkrácenou dobou generačního cyklu (Tchernov & Horwitz 1991).

Podmíněnou změnou chování jedince je zkrocení. Domestikace je trvalá genetická modifikace šlechtitelské linie, která mimo jiné vede k dědičné predispozici k lidské asociaci (Driscoll et al. 2009). Lze také tvrdit, že mezi nejdůležitější účinky domestikace a jejího vlivu na chování je tzv. snížená citlivost na změnu prostředí. Tato charakteristika je pozorována prakticky ve všech populacích domácích zvířat a prostupuje celou řadou behaviorálních rysů, například odpovědi na nové podněty, vnitrodruhové interakce a reakce na přítomnost lidí. Snížená reakce na změny prostředí se považuje za adaptaci na život v biologicky „bezpečném“ prostředí s omezenými příležitostmi vjemů a motorických stimulací, častým narušením osobního prostoru a s malou příležitostí k úniku (Price 1999).

3.4.1 Sociální a sexuální chování

Sociální chování psů a vlků se podobá mnoha jiným psovitým (Braastad & Bakken 2002). Avšak změny sociálního chování mezi těmito dvěma druhy, ke kterým dochází v reakci na domestikaci, jsou znatelné. Obecně jsou jedinci z čeledi psovitých sociální masožravci, kteří

mají sklon se rozvíjet a žít ve smečkách. Vlíčí smečky se skládají převážně z jednoho dominantního páru, jejich dospělého a mladistvého potomka, jakož i mláďat z posledního vrhu. Dominantní pár je takový, který se v sociální skupině reprodukuje (Marshall-Pescini et al. 2017). Vlci jsou obvykle monogamní, rozmnožují se jednou ročně a rodí v jeskyních nebo norách. Všichni členové se podílejí na chovu mláďat regurgitací jídla pro mláďata (a kojící samice) a také na obraně před predátory. Štěňata se aktivně účastní lovu až ve věku 7–8 měsíců, do té doby se téměř zcela spoléhají na ostatní členy smečky. Velikost vrhu i přežití mláďat souvisí s velikostí smečky. Velikost vlčí smečky je přímo úměrná hojnosti a objemu potravy. Největší velikosti smečky se vyskytují u vlků, kde hlavní kořisti jsou velcí kopytníci, jako jsou losi. Avšak v oblastech, kde hlavní kořisti jsou menší kopytníci a králci, je velikost smečky výrazně snížena a může se lišit od 2-7 jedinců (Braastad & Bakken 2002). Vlíčí smečka zřídka přesáhne 15-20 členů a všichni jednotlivci uvnitř jsou většinou úzce příbuzní. Zatímco volně žijící psi tvoří skupiny různých velikostí čítající až desítky psů, kde se členství ve skupině může měnit každým týdnem (Grandin & Deesing 2014). Celkově se zdá, že vlci jsou velmi závislí na soudržné a funkční struktuře smečky, která jim umožňuje úspěšně stopovat, hájit jejich území a chovat mláďata. Mimo to jsou vlci v souladu se svou riskantnější a složitější strategií hledání potravy ve srovnání se psy neofobičtější, a to tak, že se přibližují k novému objektu déle a tráví více času zkoumáním neznámých předmětů (Marshall-Pescini et al. 2017).

Divocí psi z čeledi psovitých poskytují zajímavé spojení mezi chováním vlka a společenským chováním psa v zájmovém chovu. Řadí se mezi ně například pes dingo nebo pes pralesní. Praví divocí psi (na rozdíl od volně se pohybujících zvířat a zvířat, která mohou mít majitele nebo se sdružují u konkrétní domácnosti) obvykle žijí ve skupinách a tvoří skupiny 2-8 jedinců. Nejsou však tak přísně řízeni smečkou nebo snahou o rozvoj soudržnosti jako průměrná vlčí smečka. Ačkoli jsou vlčí smečky složeny z geneticky příbuzných členů, smečky divokých psů obvykle nejsou příbuzné a členství ve skupinách může být ve volné přírodě přechodnější. Zatímco divocí předci domestikovaných zvířat obvykle žijí ve skupinách s velmi malou flexibilitou, pokud jde o velikost a dynamiku, většina domácích druhů toleruje velmi proměnlivé velikosti skupin a vysoký stupeň dynamických změn ve složení skupiny (Grandin & Deesing 2014). Pokud si k lidem od počátku vývoje nevybudují pozitivní vztah, divocí psi mohou projevat a vyvíjet na člověka agresivní a nepřiměřené reakce, jen aby se vyhnuli kontaktu s nimi.

Psi, kteří tráví většinu času ve společnosti lidí, se naučili, jak se úspěšně integrovat do rodinné jednotky a ve většině případů rozvíjí komplexní sociální vztahy se svými pečovateli (Jensen 2017). Smečky psů jsou tvořené několika samci a samicemi, přičemž některé samice se páří pouze s jedním samcem, ale většina samic bývá promiskuitní (Marshall-Pescini et al. 2017). Typické jsou změny reprodukčního cyklu, kdy feny psů mají říji obvykle dvakrát ročně, zatímco u vlků je říje jednou ročně (Cohn 1997; Driscoll et al. 2009). Štěňata psů jsou odchovávána většinou jejich matkami, přesto bylo pozorováno několik případů otcovské či prarodičovské péče. Ve věku 10-11 týdnů je matky již nezajišťují. Štěňata mohou zůstat ve své rodné smečce (a samotná dosáhnout pohlavní dospělosti) nebo se mohou rozptýlit do jiných smeček (viz Tabulka 1) (Marshall-Pescini et al. 2017).

Tabulka 1: Sociální organizace u vlků a psů (Marshall-Pescini et al. 2017)

| | Vlci | Psi |
|-------------------------------|-----------------------------|---|
| Skupinové složení | Chovný pár + potomci | Pokud jsou ve smečce: několik chovných samic, samců a potomků |
| Pářící systém | Párové páření Sezónní | Více promiskuitní Nesezónní |
| Rodičovská péče | Pečují všichni členi smečky | Nejvíce samice (některé případy otcovství) |
| Závislost štěňat na dospělých | Delší časový úsek | Krátký časový úsek |

Mnoho psů také tzv. prosí o jídlo, což je typické chování vlčích štěňat, ale nikoliv dospělých jedinců (Cohn 1997). Divocí psi, stejně jako domácí psi, jsou oportunisté. Velká část jejich stravování závisí na dostupnosti potravin. Někteří divocí psi zabíjí a konzumují kořist specifickou pro danou oblast. Například psi pralesní loví kapybary v savanách Venezuely (Jensen 2017).

Domestikovaná zvířata se obvykle vyvíjejí rychleji a dosáhnou pohlavní zralosti dříve než jejich divocí příbuzní. Psi jsou obvykle pohlavně dospělí okolo prvního roku života, zatímco vlci pohlavně dospějí za dvakrát tak dlouhý čas (Grandin & Deesing 2014).

3.4.1.1 Vývoj potomků

Vývoj psů byl od vývoje předků pozměněn v několika faktorech. To platí nejen pro vývoj štěňate, ale také pro prostředí, ve kterém se mláďata rozvíjí.

3.4.1.1.1 Novorozenecké období (0-12 dní věku)

Vlčí mláďata tráví tuto fázi života ve tmě doupěte, vytvořené jejich matkou několik týdnů před jejich narozením. Hnízdo dutiny je obvykle 2-3 m od povrchu a poskytuje štěňatům stabilní a rovnovážné fyzické prostředí. To umožňuje, aby mláďata měla zajištěnou dostatečnou míru termoregulace. Vnímání prostředí mláďaty je omezeno na hmatové a čichové podněty. Během této doby jsou zdrojem fyzických interakcí pouze matky a sourozenci, mezi něž patří stimulační hmatových receptorů kolem úst (sání) a na těle (mláďata zápasí o pozici v doupěti nebo u struků matky). Čichová stimulace umožňuje učení o druhově specifickém pachu. Důležité je, že matka opouští doupě jen zřídka, protože starost o potravu a krmení většinou převezme samec. Lidský výběr zasahoval do tohoto systému ve dvou bodech. Psi jsou obvykle vybaveni uměle vytvořeným „doupětem“. To změnilo vývojové prostředí mláďat, protože tato hnízda jsou obvykle dobře osvětlená a otevřená, proto existuje možnost, že budou mláďata psů během novorozeneckého období vystavena i jiným sociálním podnětům (Miklósi 2007).

3.4.1.1.2 Přechodné období (13-21 dní věku)

Vlčí mláďata tráví toto období hlavně se svými sourozenci a matkou. Jejich motorické schopnosti se rozvíjejí pomalu a jejich průzkumnické chování je omezeno na bezprostřední oblast pod zemí. Toto období u obou druhů je charakterizováno rostoucími smyslovými (percepčními) schopnostmi. Začíná otevřením očí a končí otevřením zvukovodu. U psů přímá stimulace mezi matkou a mláďaty klesá souběžně se snížením neonatálních vzorců chování a objevují se motorické dovednosti pro určité komunikační signály, jako je vrtění ocasu. Štěňata pomalu získávají schopnost měnit své chování po opakovaných zkušenostech na pozitivní nebo negativní aspekty prostředí. U štěňat psů se kolem 15. dne objeví operativní reakce na jídlo (Miklósi 2007).

3.4.1.1.3 Období socializace (22-84 dní věku)

Podle pozorování vlků se mláďata obvykle dostávají z doupěte kolem 2.-3. týdne věku. Jedná se o zásadní změnu v jejich vývojovém prostředí, protože mláďata jsou v tomto období vystavena novým vjemovým stimulacím různých druhů živočichů, včetně vizuálních a sluchových, a mají možnost vylepšit své motorické dovednosti, částečně prostřednictvím interakce se členy své sociální skupiny včetně sourozenců stejného věku a starších jedinců z předchozích vrhů. Vlčí mláďata tráví tento čas kolem nebo poblíž doupěte, ale v některých případech jsou přemísťovány do jiných doupat. Většinu času tráví zkoumáním svého okolí, to znamená, že si zvyknou na měnící se fyzické prostředí, které je však tlumené stabilitou jejich stálého sociálního prostředí. Během prvních 3 týdnů života poskytovalo doupě fyzicky stálé místo, ale po uplynutí tohoto období se štěňata učí soustředit své aktivity na dynamičtější místa představované jejich smečkou. Vlčí mláďata jsou odstavena ve věku kolem 8 až 10 týdnů, poté se stávají stále více závislá na jídle poskytnutém rodičovským párem a staršími sourozenci. Důležité je, obzvláště brzy, aby mláďata získávala svůj podíl potravy aktivním žebráním od ostatních a provokováním u nich regurgitaci jídla. Provokace regurgitace potravy se snižuje až po úspěšných lovech, kdy jsou vlci starší a přinesou smečce nezpracovanou kořist. To poskytuje zkušenosti se sdílením potravy, konkurencí o jídlo a nastávají situace, kdy vznikají a budují se sociální hierarchické vztahy mezi členy smečky. U vlků se vyskytuje relativně malá míra agrese mezi dospělými a mláďaty, pravděpodobně proto, že se matky pokouší nasměrovat zájem potomstva ze sání mateřského mléka na jiné alternativní zdroje potravy (regurgitované, lovené).

Období socializace odpovídá citlivému období pro učení o sociálním prostředí a kontaktu psů s člověkem. Uznání člověka jako společenského partnera a reakce na behaviorální signály používané člověkem závisí na zkušenostech. Společenská interakce psům také pomáhá naučit se ovládat motorické chování. Například si štěňata získají schopnost flexibilně a méně bolestivě potlačit kousnutí v sociálním kontextu. Průzkoumávání okolí však začíná o přibližně 2 týdny déle než u vlků. U divokých psů zvyšuje nepřítomnost otce a dalších členů smečky zátěž pro samice, což mnohdy vede k větší konkurenci mezi štěňaty. U psů, kteří žijí s lidmi, může chovatel poskytnout další zdroje potravy, když se u samice snižuje četnost laktace, ale v této situaci chybí sociální složky chování mezi matkou a

mláďaty. Pravidelná interakce chovatelů s mláďaty v tomto období socializace by se mohla v celém procesu ukázat jako důležitá.

Další důležitou změnou ve vývoji je postupný vznik hierarchických vztahů mezi psími štěňaty. Autoři uvádí, že v 11. týdnu života se množství dominantních a submisivních vztahů prudce zvýšilo, i když mezi plemeny byl výrazný rozdíl. Bohužel existuje jen málo údajů o vlčích a psech týkajících se toho, jak rané sociální vztahy a zkušenosti ovlivňují pozdější chování vztahující se na role a postavení v sociální skupině. U vlků jak genetické složky (temperament), tak sociální zkušenosti určují pozdější pozice v pořadí dominance. Poměrně stabilní postavení bylo pozorováno u vlků a psů během období socializace, ale to platilo pouze tehdy, když byla zvířata jednoduše kategorizována jako dominantní (vítěz v určitých situacích) nebo submisivní či podřízená (ztrácí vedoucí pozice v určitých situacích). I v tomto případě byli jednotlivci, kteří přecházeli mezi těmito kategoriemi (Miklósi 2007).

3.4.1.1.4 Mladistvé období (12 týdnů až 6 měsíců věku)

Jedná se o nejdelší a nejrůznodějšší období vývoje, přesto mu při studiu vývoje psů věnují odborníci nejméně pozornosti. Pro jednoduchost většina autorů implicitně předpokládá, že se prodlužuje až do sexuální zralosti.

Vlčí mláďata začínají sledovat lov kořisti na loveckých výpravách smečky po 16. týdnu věku a následující období se označuje jako čas strávený v „lovecké škole“, kde se zlepšují jak vjemové, tak motorické dovednosti. Tyto exkurze jsou pro mladé vlky příležitostí ke zlepšení jejich loveckých dovedností a při skupinových lovech také praktikují vzájemnou interakci a koordinaci pohybu se svými společníky ze smečky. Z hlediska chování lze toto mladistvé období považovat za konečné, když vlk opouští svou rodnou smečku. K tomu může dojít v různých obdobích mezi 9 měsíci a 3 lety věku. Většina vlků odchází od smečky před dosažením věku 2 let, před dosažením sexuální zralosti. Aby tato zvířata mohla být úspěšná, musí si osvojit řadu nových vzorců chování, pokud mají založit vlastní smečky nebo uspět ve připojení se k jiné smečce. Vlci si tak zachovávají část své schopnosti rozvíjet nové sociální vztahy i po období primární socializace. Je pravděpodobné, že to poskytuje biologický základ pro rozvoj sekundární socializace u psů, kteří jsou odděleni od svých rodných smeček.

Mladistvé období je také obvykle méně zkoumáno a zabývá se jím menší procento výzkumů, které jsou zaměřené na vývoj psů, protože je obtížné navrhnout obecný popis tohoto období u psů. Je však důležité si uvědomit, že ačkoli mladiství vlci mají v tomto období příležitost obohatit své sociální zkušenosti, u psů to často neplatí, protože po odloučení od svých sourozenců a matky většinu času tráví sami. Tato částečná izolace by mohla mít velmi kritický dopad na pozdější sociální život. Pravděpodobně v důsledku selekce jsou psi dříve pohlavně dospělí, než je tomu u vlků, obvykle mezi 9 a 18 měsíci věku v závislosti na plemenu psa (Miklósi 2007). Vlci dosáhnou sexuální zralosti okolo 22 měsíců věku (Jensen 2017). Zdá se, že u psů je nástup pohlavní dospělosti nezávislý na předešlém sociálním chování. Mnoho plemen psů nevykazuje plně dospělé chování až do věku 2 let, což odpovídá době sexuální zralosti u vlků, i když jsou připraveni k páření mnohem dříve (Miklósi 2007).

3.4.1.2 Vnitrodruhová komunikace

Složitě sociální systémy psů a psovitých šelem se při jejich udržení spoléhají na účinnou komunikaci mezi jednotlivci a schopnost jednotlivce oddělit členy skupiny od neznámých jedinců. Této složitě komunikace je dosaženo kombinací různých metod: čich, zrak, sluchové prostředky a fyzický kontakt (Braastad & Bakken 2002).

Zatímco vlci mají obecně více konfliktů mezi sebou, psi se konfliktům většinou vyhýbají. Vlci se se svými bývalými protivníky obvykle smíří, kdežto psi udržují větší vzdálenosti od dominantního zvířete. Tato pozorování týkající se specifických interakcí naznačují, že vlci a psi používají dvě různé strategie v řešení konfliktů s jedinci svého druhu a naznačují rozdíly v sociální ekologii vlků a psů. Vlci konflikty řeší aktivním způsobem, zatímco psi se konfliktu snaží vyvarovat (Range et al. 2019).

Vlci a psi mají mnoho podobných vizuálních postojů, zejména ve vztahu k dominanci, agresi a strachu. Pozice jednotlivce, poloha uší, tvarování rtů, stupeň otevření očí a poloha ocasu odrážejí emoční stav zvířete. Například vztyčené uši odhalují bdělost, zatímco uši přitisknuté a přilnuté k hlavě odhalují podřízenost nebo strach. Vrtění ocasem označuje vzrušení, vzpřímený ocas označuje ostražitost, nízko položený ocas vykazuje podřízenost a ocas mezi nohama vykazuje strach (Braastad & Bakken 2002). Přestože psi mohou využívat vizuální signály ke sdělování svých záměrů, vysoce neotenzovaný vzhled některých plemen (svěšené uši, delší srst) vede ke snížené schopnosti přesně vydávat nebo interpretovat vizuální informace. Domácí psi jsou tedy pravděpodobně více závislí na čichových signálech jako hlavním způsobu komunikace.

Dalším komunikačním typem pro vlky a psy je komunikace založená na chemických signálech. Může se jednat o chemické složky zanechané výkaly a močí používané vlky k označení jejich teritorií. Toto je také často pozorováno u psů. Kromě toho se v přímém kontaktu mezi jednotlivci používají obecné tělové pachy produkované kožními žlázami obecně spojené s obličejem, ocasem a anální oblastí (Braastad & Bakken 2002).

Někteří domácí psi po defekaci rozhrnují zem zadními končetinami. Přesný význam tohoto vzorce chování je stále nejasný. Jedním vysvětlením je, že rozhrnování půdy pomáhá šířit pach fekálního materiálu. Potní žlázy psa jsou umístěny na polštářcích tlap a mazové žlázy jsou umístěny mezi prsty na končetinách, rozhrabání země proto může pomoci rozšířit tyto specifické typy žlázové sekrece (Jensen 2017).

Vzájemná spolupráce uvnitř vlčí smečky je velice důležitá. Vlci jsou primárně predátoři, kteří loví kořist všech velikostí od zajíců, králíků nebo hlodavců až po největší kopytníky. Při lovu největších druhů jelenů loví vlci ve smečkách a všichni útočí na kořist, čímž ji oslabují opakovanými kousnutími, aby ji oslabili (Braastad & Bakken 2002).

3.4.1.3 Neofobie

Neofobie neboli strach z něčeho nového nebo z jakékoliv změny, je prvkem chování, který byl během domestikace psa v jisté míře potlačen.

Průzkum nového prostředí je pro zvířata důležitý, protože získají informace o jeho vlastnostech, které mohou přímo nebo nepřímo ovlivnit jejich přežití a reprodukci. S průzkumem úzce souvisí neofobie, která může snížit vystavení nebezpečí, ale také omezit explorační chování (Moretti et al. 2015). Divoká zvířata musí hledat potravu a přístřeší, a proto jsou nucena prozkoumávat potenciálně nebezpečná místa a pouštět se do nových riskantních situací. U domácích zvířat se však rizika posunula, protože jejich prostředí je kontrolováno lidmi. V důsledku toho mohou být méně ostražití a méně neofobičtí vůči danému prostředí. Jedním příkladem podporujícím tuto myšlenku jsou experimentální údaje, které ukazují, že psi byli obecně méně neofobičtí, ale také výrazně méně zaujatí novými podněty a trávili méně času jejich zkoumáním než vlci (Kortekaas & Katschal 2019).

Zdá se, že domestikace snížila tendenci psů k environmentálnímu zkoumání a perzistenci při zkoumání nových objektů, to se odráží v kratší době interakce s novými objekty. Dospělí vlci projevují intenzivnější ostražitější reakci na nové předměty ve srovnání se psy (Marshall-Pescini et al. 2017). Protože se vlci zdají být citlivější na změny v jejich prostředí než psi, mohou být obecně vůči svému okolí obezřetnější. Pokud vlci přijdou do kontaktu s neznámými předměty ve svém přirozeném prostředí, mohou se potenciálně cítit v nebezpečí. Psi naopak žijí v oblastech lidské kultury od raného pravěku, přicházejí do styku se stále rostoucí rozmanitostí a artefakty, a proto se zdají být více navyklí na obdobné objekty než vlci (Kortekaas & Katschal 2019).

Ukázalo se, že vlci jsou v nezávislých úkolech pro řešení problémů lepší než psi, není však jasné, zda jsou takové rozdíly založeny na kognitivních nebo motivačních faktorech. U řady druhů je řešení problémů spojeno jak s vytrvalostí ve zkoumání, tak právě s neofobií, což naznačuje, že oba tyto aspekty mohou být základem rozdílů mezi psem a vlkem při řešení problému (Marshall-Pescini et al. 2017).

Vlci i psi manipulovali v experimentálních pozorováních s předměty déle, když byli spárováni nebo byli ve smečce, než když jednali sami za sebe. Výsledky experimentů naznačují, že přítomnost příbuzných jedinců a jedinců stejného druhu podporovala zkoumání nových objektů u vlků i psů, zejména v rámci smečky, to lze interpretovat jako sdílení rizika. Sníženou tendenci přístupu k objektům a méně času stráveného zkoumáním předmětů u psů ve srovnání s vlky lze interpretovat jako účinek domestikace. Zatímco volně žijící psi, podobně jako vlci, hájí svá území společně, obvykle nevychovávatí mláďata společně, ani není jasné, jak úzce psi spolupracují při lovu. Pokud psi skutečně spolupracují méně než vlci ve svých smečkách, lze předvídat, že i s novými předměty, které jsou potenciálně vnímány jako zdroj nebezpečí, se mohou vlci spoléhat na podporu členů smečky více než je tomu u psů. Pokud sociální kontext zprostředkovává vyjádření osobnosti jednotlivce (synchronizací jeho chování s chováním jeho partnera, nebo zvýšením individuálních rozdílů mezi partnery), mohou být vlci více nakloněni k synchronizaci než psi. Pro každodenní přežití vlčí smečky je kooperace důležitější než u psů. U sociálních savců se ukázalo, že přítomnost známého jedince je ze sociálního hlediska účinnější, zejména při zmírnění akutních stresových reakcí, ve srovnání s přítomností neznámého jedince.

Zatímco vlci během posledních století zažili různá pronásledování a utiskování od lidí, psi podstoupili opačný efekt v rámci procesu domestikace. Uvádí se, že neofobie, jakožto opak neofobie, je adaptivní důsledek selekce toho, že psi žijí ve spojení s lidmi, což naznačuje, že psi by měli být ve své podstatě méně neofobní než vlci. Tento fakt může také snížit závislost psů na skupině v jejich přístupu k novým podnětům ve srovnání s vlky. Přesto se vlci mohou více zajímat o novost, než je tomu u psů, protože potenciální náklady nebo přínosy kontaktu s novými podněty mohou být vyšší zejména v situacích při shánění potravy. Vlci se spoléhají spíše na kořist než na relativně stabilní potravinové zdroje. Výsledky experimentů ukazují, že u vlků a psů přítomnost jedinců ze smeček usnadnila manipulaci s novými objekty podobným způsobem, protože oba druhy manipulovali s objekty déle v páru i ve smečce než jednotlivě. Lišili se však v několika postupech přístupu. Ačkoli se vlci a psi nelišili ve své latenci přiblížení, vyskytly se zde rozdíly, které lze interpretovat jako domestikační účinky. Vlci se dostávali do kontaktu s objektem pomaleji, ale zkoumali je déle než psi. Tyto výsledky ukazují na větší zájem vlků o nové objekty, ale také větší neofobii než u psů. Vlci si ve větší míře uvědomují potenciální nebezpečí v přístupu do neznámého prostředí, ve skutečnosti musí být vlk dostatečně opatrný, aby se vyhnul případnému nebezpečí a ztrátám, ale musí být dostatečně odvážný na to, aby zaútočil. Na rozdíl od toho psi žijící v lidském prostředí tolerují objekty lidského původu a obecně novost až směrem k neofilii.

Výsledky výzkumů naznačují, že sdílení rizik může být důležitou formou spolupráce jak u vlků, tak u psů. Přesto se zdá, že vlci jsou obecně více zaujatí, explorativnější a více spolupracující než psi (Moretti et al. 2015).

Autory výzkumů také bylo popsáno, že období socializace vlků a psů se liší i z hlediska neofobie a jejího počátku. Řada autorů oznámila zvýšení vyhýbání se novosti vlků již ve věku 6 týdnů, u psů se objevuje nárůst neofobního chování přibližně ve věku 8 týdnů věku. Oproti vlkům psi vykazovali menší míru stresových reakcí, tak menší míru objevování nového objektu ve věku 8 týdnů (Marshall-Pescini et al. 2017).

3.4.1.4 Agresivita

Všechna domestikovaná zvířata mají společné behaviorální rysy (Grandin & Deesing 2014). Hlavním rysem chování, které sjednocuje domestikované druhy, je snížení agresivity. Během domestikace se psi stali méně agresivními a více tolerantnějšími než vlci nejen vůči lidem, ale také vůči jedincům svého druhu (Udell et al. 2010; Hiestand 2011; Hare et al. 2012; Range & Virányi 2015; Wheat et al. 2018). Jiní autoři uvádí, že ačkoli obranná agresivita většiny domácích zvířat vůči lidem se během domestikace prudce snížila, v takové míře však nedošlo k odpovídajícímu poklesu jejich agresivity vůči sobě navzájem (Price 1999).

Teritoriální chování mezi vlky se projevuje intenzivní měrou. Jednotlivci se vyhýbají hranicím jednotlivých teritoriálních zón a často dochází ke smrtelným střetnutím mezi různými smečkami. Na rozdíl od toho se divocí psi jen zřídka zabývají fyzickou agresivitou během interakcí mezi skupinami. Namísto projevení kontaktní agresivity mají smečky divokých psů tendenci štěkat na sebe na velké vzdálenosti, dokud není jedna skupina zastrašena a neopustí obývané teritorium (Hare et al. 2012).

Štěňata vlků jsou vůči lidem častěji agresivní a častěji vykazují vyhýbavé chování. Význam tohoto objevu v oblasti chování psů je prvořadý. Role prostředí během období socializace se následně ukázala jako důležitá pro rozvoj dalších aspektů chování psů. Analýza společenských vztahů mezi vrhy odhalila různé behaviorální mechanismy agrese (Grandin & Deesing 2014).

Někteří autoři uvádí, že přirozený výběr působí proti agresi uvnitř skupiny u sociálních zvířat, zejména u predátorů, kteří se musí při získávání potravy spoléhat na rychlost a vytrvalost (Frank & Frank 1982).

3.4.1.5 Vokalizace

Psi mají rozsáhlý repertoár hlasových signálů, jako je štěkání, vrčení, kňučení, vytí a chrochtání. Většina hlasových signálů má různý význam v závislosti na situaci, ve které jsou vyjadřovány. Vrčení se však používá jako varovný signál nebo signál hrozby. Psi vyjí především, když zůstanou sami, a to lze vyložit jako signál pro sociální kontakt (Braastad & Bakken 2002).

Psi vydávají celou řadu vokalizací. Akustická komunikace u vlků zahrnuje zejména vytí. Vlk jen zřídka štěká, přičemž tento typ signálu zahrnuje pouze asi 2 % vlčích hlasových projevů. Mimo jiné má štěkot tendenci být u vlka kontextový a používá se hlavně jako výstražné nebo podnětné varování. Naproti tomu domácí pes štěká velmi často a po velmi dlouhé časové úseky a prakticky v každém behaviorálním kontextu. Rozdíl v podstatě štěkání mezi vlky a psy vede vědce k závěru, že štěkání u domácích psů obecně může postrádat specifické komunikační funkce. Ukázalo se však, že struktura štěkotu u psů se předvídatelně liší v kontextu. Štěkání a jiné druhy vokalizací psů tedy mohou být složitější formou komunikace, než se dříve myslelo (Jensen 2017).

3.4.1.6 Hravé chování

Dalším znakem ve změně chování je hravost, často spojována s domestikacním syndromem. Hra se rozšiřuje na vzájemnou spolupráci mezi partnery. Zvýšená hravost pozorovaná u dospělých domácích zvířat je nepřímým důsledkem zvýšených juvenilních znaků přenesených do dospělého života. Repertoár chování v hravosti pravděpodobně také závisí na sociální struktuře daného druhu. Hravé chování mělo v procesu domestikace psů větší význam, než se dříve myslelo. V současné době je hravost u dospělých zvířat vnímána jako vedlejší produkt domestikace bez příčinného vlivu na samotný proces. Hravost zaměřená na člověka mohla být vybrána jako individuální znak chování v domestikaci psa. Sociální hra mezi psem a člověkem mohla napomoci formování a udržení silných sociálních vazeb v průběhu domestikace (Wheat et al. 2018).

3.4.2 Denní rytmy

Divocí zástupci čeledi psovitých se podstatně liší ve svých biologických rytmech. Vlci a lišky jsou obecně aktivní v noci, zatímco dingo a afričtí psi vykazují soumravný a denní vzorec chování, přičemž největší aktivita připadá na období za úsvitu a soumraku, když jsou díky chladnějším teplotám větší příležitosti k lovení kořisti. Domácí psi jsou aktivní ve dne. Většina

psů spí několikrát během dne. Frekvence a doba trvání těchto intervalů spánku se u jednotlivých zvířat podstatně liší (Jensen 2017).

3.5 Neotenie

Neotenie je stav, kdy u jedince přetrvávají do dospělosti juvenilní a mladistvé rysy, aby se zachovala větší estetická přitažlivost mladě se vyznačujícího zvířete. Vyskytuje se u domestikovaných psů (Price 1999; Driscoll et al. 2009; Waller et al. 2013). Pokud výše uvedené rozdíly jsou důsledky procesu domestikace, lze je připsat několika mechanismům. Důležité rozdíly ve zpracování informací o vlčích a psech lze přičíst komplexnějšímu procesu neotenizace, výběru pro přetrvávání juvenilních atributů. Je možné, že neotenizace je také zodpovědná za mnoho z výše uvedených rozdílů. Nejdůležitějším rysem procesu domestikace je to, že se člověk vloží mezi zvíře a prostředí. V této souvislosti řada autorů dokumentovala emoční účinky neotenických rysů u zvířat působících na člověka. Je jisté, že vlkům, u nichž mladistvý vzhled a chování přetrvávali, byla věnována větší pozornost a péče, a proto měli větší šanci na přežití a dlouhověkost (Frank & Frank 1982). Převaha juvenilních rysů tedy hrála a hraje klíčovou roli ve výběru psů lidmi.

Některá plemena psů (německý ovčák, Akita Inu nebo sibiřský husky) si částečně zachovala svůj vlčí vzhled. Jiná plemena (pudl, čivava nebo bišonek) však mají mnoho neotenických rysů a velmi vzdáleně se podobají svému divokému předkovi (Jensen 2017). U mnoha moderních plemen měli všichni nebo většina jedinců struktury používané pro signalizaci (čenich, oblast kolem očí, uši, ocas) podstatně modifikovány selektivním šlechtěním. Zdá se však, že většina pochází z mutací v regulačních genech, což způsobuje retenci juvenilních funkcí do dospělosti, včetně prahu pro agresi. Psi mající takové znaky často vykazují snížení celkové velikosti těla a mají zachován juvenilní poměr hlavy a těla. Ukázalo se, že čím více se domácí pes odchyluje od vzhledu vlka, tím více prvků vlčí „řeči těla“ bylo ztraceno. Pokud by tento proces ovlivnil vývoj mozku a nervový systém i kostru, dalo by se očekávat, že u nejvíce fyzicky juvenilních psů bude převládat chování infantilního vlka (Goodwin et al. 1997).

Zachování juvenilních morfologických a behaviorálních rysů u dospělých psů bylo způsobeno spíše přirozenou než umělou selekcí (Cohn 1997). Kratší čenich a širší lebka psa dávají psovi tvář podobnější vzhledu štěněte. Mladistvé rysy obličeje mohou být dále vylepšeny použitím kontrakcí svalů obličeje na horní straně obličeje, které zvedají čelo (Waller et al. 2013). Pokud jde v souvislosti s neotenií o lebku, krátké a široké lebky některých plemen nejsou výsledkem globálního neotenického růstu, ale jsou spíše neomorfní, s novými rysy. Zatímco některé morfologické rysy se zdají být neotenické, reprodukční znaky nejsou. Na rozdíl od morfologických vlastností jsou tyto změny zjevně silněji ovlivněny sociálními a environmentálními faktory, alespoň u domácích psů. Celkově se může zdát, že domestikační syndrom způsobuje to, že domestikované formy zvířat jsou neotenické a vypadají jako mladistvější verze svých předků. To může platit pro některé morfologické rysy, ale ne pro všechny (Sánchez-Villagra et al. 2016). Proces neotenické domestikace u savců má sklon k tomu, aby se anatomie dospělých domestikovaných zvířat více podobala strukturám

vyjádřeným dříve v ontogenezi u jejich předchůdců. Míra, do jaké dobytek, prasata, koně, psi nebo kočky prošli systémovou neotenií, často určuje velkou část rozdílu mezi jedním a druhým plemenem (Coppinger & Smith 1983).

Autoři výzkumů poukázali na to, že různá plemena psů vyjadřují různé stupně behaviorální neotenie, jako jsou například psi plemena vybraná pro pastevectví. Psi plemena vybraná pro ochranu hospodářských zvířat před predátory postrádají predátorské chování. Mláďata psů mohou být podmiňována, aby si zachovala své chování mladistvých. Nabízení pozitivních odměn za chování mladistvých, jako je například hravost nebo poddajnost, může ve skutečnosti zpomalit rozvoj nezávislejších aktivit dospělých jedinců. Tohoto posledního účinku by bylo možné dosáhnout zvýšením prahové hodnoty pro vyvolání chování dospělých nebo dostatečným snížením prahové hodnoty pro chování mladistvých, aby se umožnilo vyjádření mnoha charakteristik mladistvých během dospělosti. Chov zvířat ve fyzické izolaci od starších, sociálně dominujících jedinců může dále potlačit vývoj normálních vzorů agonistického chování dospělých. Zájem psů stýkat se s lidmi, kteří převzou roli dominantního člena smečky a citlivost psů na jejich sociální prostředí, může usnadnit vývoj a projevy juvenilního sociálního chování (Price 1999). Hypersociabilita, což je zvýšená náchylnost k zahájení sociálního kontaktu, je jedním z aspektů domestikačního syndromu. Zahrnuje zvýšené hledání blízkosti a pohledů, zvyšuje hladiny oxytocinu u člověka a psa a inhibuje nezávislé chování při řešení problémů v přítomnosti lidí. Toto chování je pravděpodobně způsobeno behaviorální neotenií, která mimo jiné zvyšuje schopnosti psů vytvářet primární vazby na své společníky (vonHoldt et al. 2017).

Vyjma udržení mladistvého chování, neotenický a zároveň dospělý jedinec vyjadřuje sníženou dominanci, agresi a teritorialitu a vysoce specifické znaky predace, námluvy nebo rodičovskou ochranu (Coppinger & Smith 1983). Pes vykazuje některé neotenické rysy, jako je vrtící ocas a hravost. Také je u psů patrná snížená schopnost orientovat se v trojrozměrném prostoru a manipulovat s objekty postupně, ve srovnání s jeho divokým předkem vlkem (Hiestand 2011). Účinky neotenie jsou určeny změnami v několika genech, které určují načasování různých vývojových stádií. V průměru jsou vlci úspěšnější než psi při testu zahrnujícím prostorovou orientaci (Grandin & Deesing 2014).

Mnoho strukturálních modifikací moderních plemen domácího psa lze vysvětlit změnami rychlosti vývoje během domestikace. Tyto změny byly ovládnuty neotenií, takže dospělý jedinec prošel určitým růstovým stádiem a připomíná mladistvé stádium svého předka. Neotenie je považována za důležitý proces při vytváření evoluční novosti. Spousta důkazů o neotenií pochází z fosilních záznamů, což ztěžuje posouzení určitých interakcí ve vzorci chování. Logicky však musí mít vliv na vizuální a jiné způsoby komunikace, pokud se vývoj signalizačních struktur změní oproti jiným morfologickým znakům. Vývoj chování může být také ovlivněn přímo, prostřednictvím účinků na centrální nervový systém (Goodwin et al. 1997).

3.6 Mezidruhová komunikace člověka a psa

Koevoluce člověka a vlka zahrnuje několik složek. První složkou je počáteční pouto mezi lidmi a vlky. To se pravděpodobně vytvořilo, když se lidé dostali do vlčího teritoria a pomalu se společně s nimi naučili lovit a spolupracovat jako lovci. Druhou složkou je vývoj samotného psa domácího. Třetí složkou je život s vlky a psy dnes (Anderson 2018).

Psi žijí v blízkosti lidí po dobu posledních 15 000 až 50 000 let, což je vztah, který pravděpodobně vznikl v důsledku více domestikčních událostí. Většina dnešních domestikovaných živočichů je vůči lidem velmi tolerantní (Driscoll et al. 2009). Psi mají díky domestikaci velice blízké vztahy s člověkem a zlepšili se jejich komunikační schopnosti (Konno et al. 2016). Vlci a psi se od sebe vzájemně liší tím, jak spolupracují se svými lidskými partnery. Selektce během domestikace zvýšila kooperativní sklony vůči lidem, což předpovídalo lepší spolupráci s lidmi u psů než u vlků. Psům se během domestikace nevyvinuly nové znaky pro spolupráci, ale spíše mezidruhová spolupráce jejich předka vlka poskytla základ pro vývoj spolupráce mezi člověkem a psem. Zajímavé rozdíly mezi vlky a psy se objevují v kooperačních interakcích, které ukazují, že zatímco vlci jsou více nakloněni iniciovat chování, ujmout se vedení a zahajují pohyb vedoucí k interakci s lidmi, psi pravděpodobně čekají, až jejich lidský partner zahájí potřebný úkon a pak jej teprve následují.

Rozdíly v kvalitě zkušeností s lidmi se můžou dobře proměnit v rozdíly ve společenskosti. Evoluční a celoživotní procesy se pravděpodobně staví na sobě a vytvářejí vysokou úroveň společenské odezvy u mnoha domácích psů. Je prokázáno, že různé celoživotní zkušenosti s člověkem ovlivňují dospělé sociální chování domácích psů. Nesocializovaní domácí psi při kontaktu s lidmi charakteristicky projevují strach, nepřátelství nebo vyhubavé chování. Jak domestikace, tak celoživotní zkušenosti by mohly vést ke změnám v sociálním chování u psů (Bentosela et al. 2016).

Chování psů vůči jejich lidským spolupracujícím partnerům se ve srovnání s vlky jeví jako submisivní. Z průběhu domestikace vyplývá, že po počátečním snížení strachu z lidí byli psi lidmi vybíráni pro jejich zvýšené submisivní dispozice a schopnostem vázat se na člověka. Díky umělé selekci existují psi, kteří slouží účelu hlídání domů a stavení a ovčáctí či pastervečtí psi, kteří hlídají stáda hospodářských zvířat. Po stovky let si lidé také vybírali psovité šelmy pro specifické chování založené na loveckém chování a smyslech vlků. Tato forma selekce vedla například ke vzniku plemen chrtů, kteří loví především pomocí zraku nebo psům specializovaným na sledování kořisti pomocí pachů. Přes tyto významné rozdíly mezi různými plemeny bylo hlavním účinkem selekce spíše snížení nebo zvýšení již existujícího vzorce chování, než vytvoření nových charakteristik (Braastad & Bakken 2002).

3.6.1 Oční kontakt a gestikulace

Vzájemný oční kontakt v sociálních interakcích mezi psem a člověkem je podstatným prvkem iniciace a upevňování vzájemných vztahů. Pohled na člověka může být interpretován jako chování při hledání pomoci (Range et al. 2019). Výzkumy bylo potvrzeno, že se psi dívají na lidskou tvář, když se setkají s neřešitelným problémem, přičemž psi ze zájmového chovu

upírají svůj pohled na člověka déle než psi z útulku (Bentosela et al. 2016). Psi, na rozdíl od vlků, vykazují pozitivní citové reakce na kontakt s lidským okem od raného štěněte a citlivě vnímají lidské zrakové signály vysílané určitými směry.

Studie ukazují, že psi mohou rozeznat dvojí funkce zrakových signálů. První z nich je navázání vzájemného očního kontaktu, které může být účinným prostředkem vyjádření lidského komunikačního záměru. Další charakteristický znak komunikačních interakcí mezi psem a člověkem souvisí se specifickými vlastnostmi. To znamená, že v komunikačních interakcích lidé často používají signály jako je ukazování, posuny pohledu atd.

Neuropeptid oxytocin, který reguluje mnoho forem sociálního chování, je do značné míry zapojen do fyziologických mechanismů, na nichž je založen vzájemný oční kontakt mezi lidmi a psy. Psi jsou také schopni podívat se na člověka, aby získali informace o neznámých objektech nebo událostech. Lidské zrakové signály dokážou účinně aktivovat postoj psa, aby začal jednat v souladu s vnímanou instrukcí (Miklósi & Topál 2013). Vzájemný oční kontakt mezi člověkem a psem zvyšuje koncentraci oxytocinu u majitelů, v závislosti na tom dochází i ke zvyšování koncentrace oxytocinu u psů (Fiset & Ploudre 2015). Zdá se tedy, že vzájemný pohled mezi psy a lidmi vyvolává vzrůst oxytocinu u obou druhů, což poté zvyšuje jejich motivaci k navázání očního kontaktu (Kaminski et al. 2019). Nárůst oxytocinu u psů a jejich majitelů koreluje s dobou vzájemného pohledu na psa (Fiset & Ploudre 2015). Protože tuto skutečnost lze nalézt u psů a lidí, ale ne mezi vlky a lidmi, musí výběrové procesy během domestikace hrát důležitou roli (Kaminski et al. 2019).

Několik behaviorálních studií také naznačuje, že psi přizpůsobují své chování s ohledem na stav pozornosti člověka. Psi se selektivně vyhýbají jídlu, které jim bylo zakázáno jíst, když je jejich majitel sleduje, ale pokud se jejich majitel nedívá nebo má znemožněný výhled, většina psů snadno zakázané jídlo sní (Udell et al. 2010). Během testů téměř všichni psi hleděli na člověka, což naznačuje, že moderní domácí psi často vysílají lidem vizuální komunikační signály, když očekávají odměny v podobě jídla (Konno et al. 2016). Psi dokonce používají vizuální a akustické signály určené k upoutání pozornosti jejich majitele, pokud nemohou dosáhnout toho, co si přejí (Jensen 2017).

Vlci jsou na rozdíl od psů vytrvalí v řešení hádanek spojených se skrytým jídlom. Vyšší stupeň vytrvalosti zjištěný u vlků je pravděpodobně jedním z klíčových faktorů jejich relativně vyšší úspěšnosti (Brubaker et al. 2017). Psi, kteří byli velmi připoutaní ke svým majitelům si vedli méně dobře v řešení hádanek než psi, kteří tak poutaní na své majitele nebyli. Čím větší je závislost psů na jejich majitelích, tím se snižuje schopnost psů řešit problémy samostatně (McKinley & Sambrook 2000). Nezávisle na přítomnosti lidského partnera se vlci, častěji než psi, dívají na místa, kde je skryto jídlo, zatímco psi se dívají na člověka a častěji k nim přistupují než vlci. To by mohlo odrážet vyšší motivaci k jídlu u vlků než u psů. Bylo navrženo, že vyšší přitažlivost vlků k potravním zdrojům může také částečně vysvětlit, proč se vlci dívají v neřešitelném úkolu na lidské partnery později a méně často než psi. Mimo jejich odlišné motivace k jídlu může odlišný způsob pohledů psů a vlků také odrážet rozdíl v jejich chování k lidem. Psi ve srovnání s vlky byli vybíráni pro vyšší navázání kontaktu s lidmi a zejména ti, kteří se častěji dívali do jejich tváří, což umožňuje lepší mezidruhovou komunikaci. Toto vysvětlení

je podporováno zjištěními, že psi zůstávají připoutaní ke svým majitelům déle než vlci, kteří byli od velmi mladého věku socializováni člověkem (Heberlein et al. 2016). Další výzkumy ukazují, že ačkoli se vlci i psi v testu společenskosti přiblížili a hledali blízkost člověka, a při poskytování potravy se dívali na tvář člověka, psi obecně tuto odpověď prodloužili na delší dobu, i když člověk nereagoval nebo již neposkytoval jídlo. Současné výzkumy nepodporují hypotézu, že pohled na člověka je komunikační reakcí jedinečnou pro domestikované psi. Zjištění naznačují, že ačkoli oba poddruhy mají schopnost prosociálních odpovědí, včetně pohledu a pozornosti vůči společníkům, v některých kontextech mohou existovat rozdíly v délce a míře společenských odpovědí psů a vlků (Bentosela et al. 2016). Během experimentálních zkoušek se psi v daných úkolech ohlíží dříve a tráví více času hledáním člověka než stejně socializovaní vlci. Na základě těchto studií autoři navrhli, že snížení těchto vizuálních situací socializovaných vlků lze přičíst jejich snížené ochotě dívat se na člověka. Preferenční pohled na člověka se zdá být u psů genetickou predispozicí, protože bylo obtížné vyvolat toto chování u vlků i po intenzivní socializaci (Miklósi et al. 2003).

V případě vizuálních signálů může být pozornost rozpoznána citlivostí na určité podněty. Tato citlivost může být zaměřená na směr pohledu člověka a jeho vizuální povědomí (orientace těla a hlavy nebo otevřené oči). Psi dokážou snadno rozlišit orientaci obličeje člověka, protože při získávání potřebných předmětů přistupují k osobě většinou zřepředu z čelního pohledu. Důležité je, že tato citlivost závisí na kontextu. Psi totiž dávají přednost pozornému člověku (Miklósi 2007). Ukázalo se, že když je psovi dána možnost volby mezi pozornou osobou a osobou, která se k němu obrátila zády nebo si oči zakryla šátkem, upřednostní pes všímavého člověka (Udell et al. 2010). Existuje mnoho důkazů, že psi také rozlišují rozdíl mezi otevřenými a zavřenými očima daných osob (Miklósi 2007). Psi na rozdíl od vlků navazují oční kontakt s lidmi, když sami nemohou vyřešit problém. Oční kontakt také pomáhá psům vědět, kdy je komunikace relevantní a zaměřená na ně, protože psi mají tendenci ignorovat lidská směřující gesta, když nevidí lidem do očí. Psi od raného věku se zdají být motivováni k tomu, aby navázali oční kontakt s lidmi. Motivace psů k navázání očního kontaktu s lidmi se zdá být ukazatelem míry přilnavosti mezi psy a lidmi. Vzájemný pohled mezi psy a lidmi se tak jeví jako charakteristický znak jedinečného vztahu mezi oběma druhy během lidské kulturní evoluce (Kaminski et al. 2019). Pohled na člověka může také sloužit různým funkcím v různých kontextech. Například pohled na osobu v průběhu řešení problému může znamenat pokus o pomoc nebo radu během úkolu, který se ukázal být obtížným. Pohled může být také známkou toho, že má pes strach nebo může vykazovat známky agresivity, což může být zvláště běžné u volně žijících populací vzhledem k tendenci lidí tyto jedince pronásledovat. Je zajímavé, že v této studii psi žijící ve volné přírodě vykazovali velmi podobné doby trvání pohledu na neznámého člověka jako psi v zájmovém chovu vůči svým majitelům. Vzhledem k tomu, že tyto volně žijící psi jsou mrchožrouti, mohli se na základě své životní zkušenosti naučit, že neznámí lidé jsou primárními poskytovateli potravy, zatímco psi v zájmovém chovu zahrnutí do této studie obvykle dostávali jídlo denně od jejich majitelů (Brubaker et al. 2017).

Nedávná studie ukázala, že plemena vybraná pro úzkou spolupráci s lidmi (např. německý ovčák a sibiřský husky) jsou úspěšnější při používání lidských výcvikových gest než

plemena nevybraná pro práci s lidmi (např. basenji a toy pudl) (Konno et al. 2016). Domácí psi jsou neobvykle kvalifikovaní ve čtení lidského společenského a komunikativního chování ještě více než primáti (Hare & Tomasello 2005). Psi obecně vynikají v lidských úkolech a reagují na lidská gesta a sociální podněty jako lidské dítě, zatímco například šimpanzi, nejbližší genetičtí příbuzní člověka, jsou na tyto druhy podnětů mnohem méně citliví (Udell et al. 2010). Psi používají lidské sociální a komunikační chování (např. polohovací gesto) k nalezení skrytého jídla a vědí, co člověk může a nemůže vidět v různých situacích. Nedávné srovnání mezi psovitými druhy naznačuje, že tyto neobvyklé sociální dovednosti mají dědičnou složku a zpočátku se vyvinuly během domestikace v důsledku výběru systémů, které zprostředkovávají strach a agresi vůči lidem. V několika studiích výsledky ukázaly, že většina psů byla schopna rozeznat několik různých forem chování k lokalizaci skryté potravy nad úrovní náhody jako například člověka směřujícího k cílovému umístění, člověka hledícího na cílové místo a člověka, který kýve hlavou na cílové místo. Tato zjištění proto potvrzují pravděpodobnost, že se neobvyklá schopnost psů číst lidské sociálně-komunikační chování vyvinula během procesu domestikace, a navíc identifikují selekční tlak, který pravděpodobně bude hrát roli při řízení vývoje. Selektce nebojácných jedinců bez projevů agresivity vůči lidem. Snad nejvíce překvapivé z výzkumů je, že dovednosti psů pro čtení lidského sociálně-komunikačního chování se mohly zpočátku vyvinout jako náhodný vedlejší produkt selektce pro krotké chování. To znamená, že specializované dovednosti při řešení sociálních problémů psů se poprvé objevily poté, co se vyvinuly systémy zprostředkující strach a agresi, systémy, které se obvykle nepovažují za kognitivní (Hare & Tomasello 2005).

3.6.2 Učení

V současné době jsou psi považováni za jeden z nejlepších modelů pro porozumění kognitivním dovednostem v mezidruhovém komunikaci a jsou schopni porozumět různým typům lidských komunikačních signálů. Například je známo, že jsou schopni zpracovat mnoho typů lidských gest, včetně kývání a otáčení hlavy až po pohledy upírané na různé předměty a místa (Konno et al. 2016). Psi jsou chováni také pro to, aby se řídili lidskými rozkazy. Na rozdíl od vlků se učí snadno sledovat ukazování prsty, ale naproti tomu žijí v nestrukturovaných skupinách bez pevné dominance dominantního páru (Anderson 2018).

Pozornost věnovaná potenciálním překážkám je více či méně přímo spojena s úspěchem v získávání specifického chování. Psi se osvědčili v několika úkolech, o nichž se předpokládá, že vyžadují velkou pozornost vůči lidem, jako jsou experimenty v oblasti sociálního učení reagující na odměny a spolupráci. Vyjma toho mladí psi snáze sledují člověka a dívají se na něj častěji než vlci vychovaní člověkem. V důsledku toho bylo navrženo, že pomocí pozitivních (evolučních i ontogenetických) procesů zpětné vazby se u psů vyvinula zvýšená sociální pozornost ve srovnání s vlky, a tak mohou dosáhnout složitějších forem komunikace pes-člověk a spolupráce než vlci. Sociální interakce popisuje, do jaké míry jednotlivec věnuje pozornost svým společníkům a sleduje jejich chování. Je zřejmé, že to může výrazně usnadnit něčí úspěch ve spolupráci, soutěžení s ostatními nebo v získávání dalších informací z jejich pozorování. Souhrnně lze říct, že tyto nevýlučné domestikační hypotézy naznačují, že vlci jsou

méně tolerantní a méně pozorní než psi. (Range & Virányi 2015). Psi jsou také obratnější než vlci při používání lidských sociálních podnětů k nalezení skrytého jídla a nemění se v závislosti na jejich věku (Hare et al. 2002). Naproti tomu i vlčí mláďata se učí mnoha dovednostem. Jak nacházet kořist, jak ji lovit a jak se vyvarovat zraněním tím, že doprovázejí rodiče při loveckých počinech a učí se od nich společenským dovednostem (Range & Virányi 2015).

Vědci dále rozlišují období primární a sekundární socializace v závislosti na učení, ale přesný význam těchto termínů není jasný a mnoho autorů je popisuje odlišně. Rozlišují se zde rozdíly v zapojení různých mechanismů. Primární socializace probíhá během tzv. „imprinting-like“ efektu v citlivé fázi vtíštění, kdy se zvíře během krátké expozice učí velmi rychle, a kdy proces učení závisí pouze částečně na vnějších pobídkách (např. krmení, kontakt se členy smečky). Lidé mohou u psů navodit stejnou míru primární socializace jako psi, pokud jí jsou psi během socializačního období vystaveni. Sekundární socializace označuje procesy, které jsou založeny na různých formách asociativního učení, kam patří klasické a operativní podmiňování. Tato sekundární socializace je obdobou zkrocení a ochočení, když jsou divoká zvířata seznámena s lidmi a podstoupí různé formy učení. Naproti tomu jiní autoři rozlišují primární a sekundární socializaci na základě toho, zda je subjekt pes nebo člověk, což se zdá být problematické. Podle tohoto pohledu dochází k primární socializaci během 3-5 týdnů života v rodné sociální skupině, po které následuje sekundární socializace s člověkem po odstavu, kdy jsou psi odděleni od ostatních členů rodiny (Miklósi 2007).

Psi vykazují vyšší úroveň mezidruhové společenské schopnosti než vlci ve všech podmínkách. Společenská schopnost, definovaná jako tendence k přístupu a interakci s neznámými jedinci, je jedním z důležitých aspektů vztahu člověk-pes (Bentosela et al. 2016).

4 Závěr

V literární rešerši byly popsány změny v morfologii a chování psa, které vznikly příčinou domestikace. V řadě studií bylo prokázáno, že počátky domestikace psa se datují na období před 35 000 lety. První nálezy psovitých se znaky domestikovaných psů ukazují na původ psa v Eurasii. V průběhu několika století vzniklo díky šlechtění spousta psích plemen, mezi kterými jsou velké fenotypové odchylky.

Při porovnávání rozdílů v morfologii vlka a psa došlo k výrazným změnám lebky. Celková délka lebky je u psů kratší a ve srovnání s vlky má většina plemen psů fylogeneticky nové tvary lebek. Mozek domestikovaných psů se od vlků v průměru zmenšil v důsledku snížení funkční kapacity a výkonu centrálního nervového systému. Celková hmotnost mozku psa je až o 30 % menší než u vlka. Rozdíly jsou také na úrovni měkkých tkání, u psů je přítomen zvedáč vnitřního očního koutku, který je zodpovědný za zvedání obočí. Umožňuje psovi vyvolávat v člověku pečující reakce. Další významnou změnou fenotypu je změna zbarvení. Zbarvení srsti silně podléhá selekčnímu tlaku a u psů lze pozorovat její velkou fenotypovou variabilitu.

V druhé části literární rešerše jsou popsány změny chování a zdokonalení spolupráce mezi psem a člověkem. Z dostupných informací bylo potvrzeno, že hlavními změnami v sociálním a sexuálním chování jsou pravidla hierarchie v daných smečkách, kdy psí smečky tolerují větší dynamiku proměnlivosti skupiny. Charakteristické jsou změny v reprodukčním cyklu, způsobech péče o mláďata a době dosáhnutí pohlavní dospělosti. Hlavním rysem všech domestikovaných zvířat je snížená agresivita. Studie potvrdily fakt, že se psi na rozdíl od vlků v neřešitelných případech obrací na pomoc člověka pomocí vizuálních a akustických signálů.

Data výzkumů potvrzují hypotézy o psí spolupráci, které tvrdí, že vysoká společenská pozornost, tolerance a smělost byly klíčové vlastnosti při výběru vlků při počátcích domestikace.

Domestikace psů zůstává ne zcela objasněným tématem s jasněji danou terminologií, ale znalosti z této oblasti jsou významné pro pochopení ontogeneze a fylogeneze psů. Porovnání populací vlků a psů může pomoci určit, zda jsou tyto rozdíly způsobené domestikačními procesy nebo rozdíly v jejich sociální ekologii. Proto je další výzkum tohoto procesu velmi důležitý.

5 Literatura

- Anderson EN. 2018. *The First Domestication: How Wolves and Humans Coevolved*. By Raymond Pierotti and Brandy R. Fogg. 2017. Yale University Press, New Haven. 326 pp. *Ethnobiology Letters* **9**:247-249.
- 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.
- Braastad BO, Bakken M. 2002. *Behaviour of dogs and cats. The ethology of domestic animals: an introductory text*. CABI. Wallingford.
- Brubaker L, Dasgupta S, Bhattacharjee D, Bhadra A, Udell MAR. 2017. Differences in problem-solving between canid populations: Do domestication and lifetime experience affect persistence? *Animal Cognition* **20**:717-723.
- Cieslak M, Reissmann M, Hofreiter M, Ludwig A. 2011. Colours of domestication. *Biological Reviews* **86**:885-899.
- Cohn J. 1997. How Wild Wolves Became Domestic Dogs. *BioScience* **47**:725-728.
- Coppinger RP, Smith CK. 1983. The Domestication of Evolution. *Environmental Conservation* **10**:283-292.
- Curth S, Fischer MS, Kupczik K. 2017. Patterns of integration in the canine skull: an inside view into the relationship of the skull modules of domestic dogs and wolves. *Zoology* **125**:1-9.
- Ding ZL, Oskarsson M, Ardalan A, Angleby H, Dahlgren LG, Tepeli C, Kirkness E, Savolainen P, Zhang YP. 2012. Origins of domestic dog in Southern East Asia is supported by analysis of Y-chromosome DNA. *Heredity* **108**:507-514.
- Drake AG, Klingenberg CP. 2008. The pace of morphological change: historical transformation of skull shape in St Bernard dogs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **275**:71-76.
- Drake AG, Klingenberg CP. 2010. Large-scale diversification of skull shape in domestic dogs: disparity and modularity. *American Naturalist* **175**:289-301.
- 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* **106**:9971-9978.
- Fiset S, Plourde V. 2015. Commentary: Oxytocin-Gaze Positive Loop and the Coevolution of Human-Dog Bonds. *Frontiers in Psychology (1845)* DOI: 10.3389/fpsyg.2015.01845.
- Frank H, Frank MG. 1982. On the effects of domestication on canine social development and behavior. *Applied Animal Ethology* **8**:507-525.

- Galibert F, Quignon P, Hitte C, André C. 2011. Toward understanding dog evolutionary and domestication history. *Comptes rendus biologies* **334**:190-196.
- Georgevsky D, Carrasco JJ, Valenzuela M, McGreevy PD. 2014. Domestic dog skull diversity across breeds, breed groupings, and genetic clusters. *Journal of Veterinary Behavior* **9**:228-234.
- 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.
- Germonpré M, Lázníčková-Galetová M, Sablin MV. 2012. Palaeolithic dog skulls at the Gravettian Predmosti site, the Czech Republic. *Journal of Archaeological Science* **39**:184-202.
- Goodwin D, Bradshaw JWS, Wickens SM. 1997. Pedomorphosis affects agonistic visual signals of domestic dogs. *Animal Behaviour* **53**:297-304.
- Grandin T, Deesing M. 2014. *Genetics and the behavior of domestic animals*. Second edition. Academic Press is an imprint of Elsevier, London, UK.
- Hare B, Brown M, Williamson C, Tomasello M. 2002. The domestication of social cognition in dogs. *Science* **298**:1634-1636.
- 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* **83**:573-585.
- Harvey K. 2018. Animal welfare. Kimberley Harvey RVN MSCVP Pet Physiotherapist. Available from <https://khvpnorthants.wordpress.com/2018/10/26/animal-welfare/> (accessed January 2020).
- 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.
- Hiestand L. 2011. A Comparison of Problem-Solving and Spatial Orientation in the Wolf (*Canis lupus*) and Dog (*Canis familiaris*). *Behavior Genetics* **41**:840-857
- Janssens L, Spanoghe I, Miller R, Van Dongen S. 2016. Can orbital angle morphology distinguish dogs from wolves? *Zoomorphology* **135**:149-158.
- Jensen P. 2017. *The ethology of domestic animals: an introductory text*. CABI. Wallingford.
- Kaminski J, Waller BM, Diogo R, Harrtstone-Rose A, Burrows AM. 2019. Evolution of facial muscle anatomy in dogs. *Proceedings of the National Academy of Science*. **116**:14677-14681.

- Konno A, Romero T, Inoue-Murayama M, Saito A, Hasegawa T. 2016. Dog breed differences in visual communication with humans. *Plos ONE* **11** (e0164760) DOI: 10.1371/journal.pone.0164760.
- Kortekaas K, Kotrschal K. 2019. Does socio-ecology drive differences in alertness between wolves and dogs when resting? *Behavioural Processes* **166** (103877) DOI: 10.1016/j.beproc.2019.05.024.
- Kruska DCT. 2005. On the Evolutionary Significance of Encephalization in Some Eutherian Mammals: Effects of Adaptive Radiation, Domestication, and Feralization. *Brain, Behavior and Evolution* **65**:73-108.
- Larson G, et al. 2012. Rethinking dog domestication by integrating genetics, archeology, and biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **109**:8878-8883.
- Larson G, Fuller DQ. 2014. The Evolution of Animal Domestication. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **45**:115-136.
- Lord K. 2013. A Comparison of the Sensory Development of Wolves (*Canis lupus lupus*) and Dogs (*Canis lupus familiaris*). *Ethology* **119**:110-120.
- Marshall-Pescini S, Cafazzo S, Virányi Z, Range F. 2017. Integrating social ecology in explanations of wolf–dog behavioral differences. *Current Opinion in Behavioral Sciences* **16**:80-86.
- McGreevy PD, Georgevsky D, Carrasco J, Valenzuela M, Duffy DL, Serpell JA, Munn AJ. 2013. Dog Behavior Co-Varies with Height, Bodyweight and Skull Shape. *PLoS ONE* (e80529) DOI: 10.1371/journal.pone.0080529.
- McKinley J, Sambrook TD. 2000. Use of human-given cues by domestic dogs (*Canis familiaris*) and horses (*Equus caballus*). *Animal Cognition* **3**:13-22
- Mech LD, Boitani L. 2003. *Wolves: behavior, ecology, and conservation*. University of Chicago Press, Chicago.
- Mellett JS. 1981. Mammalian Carnassial Function and the "Every Effect." *Journal of Mammalogy* **62**:164-166.
- Miklósi Á, Kubinyi E, Topál J, Gácsi M, Virányi Z, Csányi V. 2003. A Simple Reason for a Big Difference. *Current Biology* **13**:763-766.
- Miklósi Á. 2007. *Dog behaviour, evolution, and cognition*. Oxford University Press, New York.
- 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.
- Mills MG, Patterson LB. 2009. Not just black and white: Pigment pattern development and evolution in vertebrates. *Seminars in Cell & Developmental Biology* **20**:72-81.
- Moretti L, Hentrup M, Kotrschal K, Range F. 2015. The influence of relationships on neophobia and exploration in wolves and dogs. *Animal Behaviour* **107**:159-173.

- Morey DF. 1994. The early evolution of the domestic dog. *American scientist* **82**:336-347.
- Ovodov ND, Crockford SJ, Kuzmin YV, Higham TFG, Hodgins GWL, van der Plicht J. 2011. A 33,000-Year-Old Incipient Dog from the Altai Mountains of Siberia: Evidence of the Earliest Domestication Disrupted by the Last Glacial Maximum. *PLoS ONE* (e22821) DOI: 10.1371/journal.pone.0022821.
- Pendleton AL, Shen F, Taravella AM, Emery S, Veeramah KR, Boyko AR, Kidd JM. 2018. Comparison of village dog and wolf genomes highlights the role of the neural crest in dog domestication. *BMC Biology* 16 (64) DOI: 10.1186/s12915-018-0535-2.
- Price EO. 1999. Behavioral development in animals undergoing domestication. *Applied Animal Behaviour Science* **65**:245-271.
- Range F, Marshall-Pescini S, Kratz C, Virányi Z. 2019. Wolves lead and dogs follow, but they both cooperate with humans. *Scientific Reports* (3796) DOI: 10.1038/s41598-019-40468-y.
- Range F, Virányi Z. 2015. Tracking the evolutionary origins of dog-human cooperation: the „Canine Cooperation Hypothesis“. *Frontiers in Psychology* 5 (1582) DOI: 10.3389/fpsyg.2014.01582.
- Roberts T, McGreevy P, Valenzuela M, Linden R. 2010. Human Induced Rotation and Reorganization of the Brain of Domestic Dogs. *PLoS ONE* 5 (e11946) DOI: 10.1371/journal.pone.0011946.
- Sánchez-Villagra MR, Geiger M, Schneider RA. 2016. The taming of the neural crest: a developmental perspective on the origins of morphological covariation in domesticated mammals. *Royal Society Open Science* 3 (160107) DOI: 10.1098/rsos.160107.
- Schnitzler A, Patou-Mathis M. 2017. Wolf (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) domestication: why did it occur so late and at such high latitude? A hypothesis. *Anthropozoologica* **52**:149-153.
- Selba MC, Oechtering GU, Heng HG, DeLeon VB. 2020. The Impact of Selection for Facial Reduction in Dogs: Geometric Morphometric Analysis of Canine Cranial Shape. *The Anatomical Record* **303**:330-346.
- Schwarz T, Sullivan M, Hartung K. 2000. RADIOGRAPHIC ANATOMY OF THE CRIBRIFORM PLATE (LAMINA CRIBROSA). *Veterinary Radiology & Ultrasound* **41**:220-225.
- Schweizer AV, Lebrun R, Wilson LAB, Costeur L, Schmelzle T, Sanchez-Villagra MR. 2017. Size Variation under Domestication: Conservatism in the inner ear shape of wolves, dogs and dingoes. *Scientific reports* (13330) DOI: 10.1038/s41598-017-13523-9.
- Svartberg K, Forkman B. 2002. Personality traits in the domestic dog (*Canis familiaris*). *Applied Animal Behaviour Science* **79**:133-155.
- Tchernov E, Horwitz LK. 1991. Body size diminution under domestication: Unconscious selection in primeval domesticates. *Journal of Anthropological Archaeology* **10**:54-75.

- 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.
- vonHoldt BM et al. 2017. Structural variants in genes associated with human Williams-Beuren syndrome underlie stereotypical hypersociability in domestic dogs. *Science Advances* 3 (e1700398) DOI: 10.1126/sciadv.1700398.
- Waller BM, Peirce K, Caeiro CC, Scheider L, Burrows AM, McCune S, Kaminski J, Wade C. 2013. Paedomorphic Facial Expressions Give Dogs a Selective Advantage. *PLoS ONE* 8 (e82686) DOI: 10.1371/journal.pone.0082686.
- Wheat CH, Fitzpatrick JL, Rogell B, Temrin H. 2019. Behavioural correlations of the domestication syndrome are decoupled in modern dog breeds. *Nature Communications* 10 (2422) DOI: 10.1038/s41467-019-10426-3.
- Wheat CH, Fitzpatrick JL, Tapper I, Temrin H. 2018. Wolf (*Canis lupus*) hybrids highlight the importance of human-directed play behavior during domestication of dogs (*Canis familiaris*). *Journal of Comparative Psychology* **132**:373-381.
- Wilkins AS, Wrangham RW, Fitch WT. 2014. The “Domestication Syndrome” in Mammals: A Unified Explanation Based on Neural Crest Cell Behavior and Genetics. *Genetics* **197**:795-808.

6 Samostatné přílohy

Seznam grafů

Graf 1 Poměr mozku k tělesné hmotnosti u vlků a různorodých psích ras s průměrnými alometrickými liniemi

Graf 2 Klasifikace raného vývoje psů a vlků na základě dostupných výzkumů

Seznam tabulek

Tabulka 1 Sociální organizace u vlků a psů

Seznam obrázků

Obrázek 1 Dorzální a ventrální pohled na lebky vlka a psa.

Obrázek 2 Typy psích lebek

Obrázek 3 Obličejové svalstvo u psa a vlka s odlišnostmi v anatomii

Obrázek 4 Lebky psa a vlka z rostrálního pohledu