

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra etologie a zájmových chovů



**Česká zemědělská
univerzita v Praze**

**Původ psa domácího *Canis familiaris* podle molekulárně
genetických výzkumů**

Bakalářská práce

**Barbora Divíšková
Kynologie**

Ing. Olga Kraciková, Ph.D.

© 2022 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Původ psa domácího *Canis familiaris* podle molekulárně genetických výzkumů" 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 22.4.2022

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala Ing. Olze Kracíkové, Ph.D. za vedení při zpracování práce. Také bych ráda poděkovala mému příteli a celé rodině, za velkou a neustálou podporu a trpělivost po celou dobu mého studia.

Původ psa domácího *Canis familiaris* podle molekulárně genetických výzkumů

Souhrn

Tato bakalářská práce pojednává o původu psa domácího (*Canis familiaris*) podle molekulárně genetických výzkumů. Zaměřila se hlavně na metody, jako jsou analýzy mitochondriální DNA (mtDNA) a chromozomu Y, přičemž se soustředila především na jejich haploskupiny. Zmínila ale i možnosti využití mikrosatelitů a jednonukleotidových polymorfismů (SNP). Práce stručně uvedla současné názory na původ psovitých šelem (*Canidae*) a vlka obecného (*Canis lupus*), vyplývající z archeologických nálezů a výše uvedených molekulárně genetických metod. Uvedla také některé hypotézy o fylogenezi psa domácího a příbuznosti vybraných plemen a populací psů ve světle těchto výzkumů. Pokusila se tyto poznatky porovnat se současným oficiálním rozdělením plemen psa domácího podle FCI (Fédération Cynologique Internationale). Na závěr též jako zajímavost popsala vybraná plemena psů domácích a jejich pravděpodobný původ.

Cílem práce bylo porovnat názory, vyplývající z výsledků výše zmíněných analýz, s tradičnějšími metodami, jako je archeologie, na čas, místo a průběh domestikace psa domácího. Vzhledem k jeho mimořádné meziplenné variabilitě dlouho převládal názor, že pes domácí je polyfyletického původu. Nicméně, ze studií DNA vyplývá, že vznikl pravděpodobně pouze z vlka obecného (*Canis lupus*). Přetrvávají však nejasnosti, zda pes domácí vznikl z jedné poměrně nevelké populace vlka obecného, která již vyhynula, či zda k jeho vzniku přispěly i jiné lokální populace vlků. Analýzy jednotlivých komponent psí DNA nejsou jednotné ani ohledně domestikačních center. Některé ukazují na východní Asii, jiné na jihovýchodní Asii a jiné zase na Evropu, přičemž poslední názor má oporu i v archeologických nálezech. Výzkumy si také poněkud protirečí v otázce doby domestikace. Podle analýz mtDNA současných plemen se zdá, že k domestikaci psa došlo poměrně nedávno, před cca 10 000 lety, a posléze se rozšířil do celého světa. Jiné poznatky, zejména z archeologického výzkumu, však napovídají, že domestikace mohla proběhnout již před 30 000 lety. To by naznačovalo, že k domestikaci psa mohlo dojít několikrát, nezávisle na sobě, na různých místech a v různých obdobích, do současnosti že se však mohli zachovat pouze potomci poslední domestikační vlny. Nicméně to nemusí být konečný stav poznání a zpřesnění současného pohledu na problematiku fylogeneze psa domácího a příbuzenských vtaů mezi jednotlivými plemeny mohou přinést jen další výzkumy.

Klíčová slova: DNA psa, fylogeneze psa, původ plemen psa, genetická příbuznost, mtDNA, chromozom Y, haploskupiny

The origin of the domestic dog *Canis familiaris* according to molecular genetic research

Summary

This bachelor thesis deals with the origin of the domestic dog (*Canis familiaris*) according to molecular genetic research. It focused mainly on methods such as mitochondrial DNA (mtDNA) and Y chromosome analyses, focusing primarily on their haplogroups. It also mentioned the possibilities of using microsatellites and single-nucleotide polymorphisms (SNPs). The thesis briefly presented current views on the origin of canine carnivores (*Canidae*) and common wolf (*Canis lupus*), resulting from archaeological findings and the above-mentioned molecular genetic methods. It also put forward some hypotheses about the phylogeny of the domestic dog and the kinship of selected breeds and populations of dogs in light of this research. It tried to compare these findings with the current official division of domestic dog breeds according to the FCI (Fédération Cynologique Internationale). Finally, it also described as interesting the selected breeds of domestic dogs and their probable origin.

The aim of the thesis was to compare the opinions resulting from the results of the above-mentioned analyses with more traditional methods, such as archaeology, on the time, place and course of domestication of the domestic dog. Due to its extraordinary interbreed variability, the opinion that the domestic dog is of polypyletic origin has long prevailed. However, DNA studies show that it probably originated only from the wolf (*Canis lupus*). However, there remains confusion as to whether the domestic dog originated from one relatively small population of the common wolf, which has already become extinct, or whether other local wolf populations contributed to its emergence. Analyses of the individual components of the dog's DNA are not uniform even regarding domestication centers. Some point to East Asia, others to Southeast Asia, and others to Europe, with the latter view also supported by archaeological findings. The research also contradicts itself somewhat on the question of the time of domestication. According to mtDNA analyses of current breeds, it seems that the domestication of the dog occurred relatively recently, about 10,000 years ago, and then spread throughout the world. However, other findings, especially from archaeological research, suggest that domestication may have taken place as early as 30,000 years ago. This would suggest that the domestication of the dog may have occurred several times, independently of each other, in different places and at different times, but to the present day only the descendants of the last domestication wave could be preserved. However, this may not be the final state of

knowledge, and the refinement of the current view of the issue of the phylogeny of the domestic dog and the inbreeding relationships between individual breeds can only bring further research.

Keywords: Dog DNA, dog phylogeny, origin of dog breeds, genetic relatedness, mtDNA, Y chromosome, haplogroups

Obsah

1 Úvod	- 1 -
2 Cíl práce	- 2 -
3 Literární rešerše.....	- 3 -
3.1 Metody určování původu druhů a fylogeneze	- 3 -
3.1.1 Molekulárně genetické metody.....	- 3 -
3.1.1.1 Mitochondriální DNA	- 3 -
3.1.1.1.1 Haploskupiny mtDNA.....	- 4 -
3.1.1.2 Mikrosatelitní DNA.....	- 6 -
3.1.1.3 Jednonukleotidový polymorfismus	- 7 -
3.1.1.4 Chromozom Y	- 7 -
3.1.1.4.1 Haploskupiny chromozomu Y.....	- 8 -
3.2 DNA psa	- 9 -
3.3 Původ psovitých.....	- 10 -
3.3.1 Původ vlka obecného	- 11 -
3.3.2 Původ psa domácího	- 12 -
3.4 Domestikace psa	- 17 -
3.5 Rozdělení plemen psů dle archeologických a genetických studií.....	- 19 -
3.6 Současné oficiální rozdělení plemen psů dle FCI.....	- 22 -
3.7 Původ vybraných plemen psa	- 23 -
3.7.1 Tibetský teriér.....	- 23 -
3.7.2 Tibetská doga.....	- 23 -
3.7.3 Bulharská plemena psů.....	- 23 -
3.7.3.1 Bulharský pastevecký pes	- 24 -
3.7.3.2 Bulharský chrt	- 24 -
3.7.3.3 Bulharský honič.....	- 24 -
3.7.4 Italská plemena ovčáků.....	- 25 -
4 Závěr	- 26 -
5 Literatura.....	- 27 -
5.1 Elektronické zdroje.....	- 33 -
6 Seznam zkratek	- 33 -

1 Úvod

Canidae (psovítí) jsou geograficky nejrozšířenější čeledí masožravců. Vyskytují se na každém kontinentu, s výjimkou Antarktidy. Patří do řádu Carnivora (šelmy). Pravděpodobně se vyvinuly v Severní Americe z rodu Miacis před 40 miliony lety. Nejběžnější kanid je pes domácí, který je pravděpodobně vyšlechtěn přibližně před 12 000 lety (Padilla & Hilton 2015).

Psi domácí pravděpodobně pochází z vlků, ale jejich původ je stále nejasný. Pes byl nejspíše prvním domestikovaným zvířetem. Vlci byli prvními zvířaty, se kterými si lidé vytvořili vzájemný vztah, který dal následně vznik psům. Všichni psi mají společné předky, kteří ale jsou odlišní od současných vlků. Analýzou 27 starověkých psích genomů se zjistilo, že psi pravděpodobně kdysi pocházeli z dnes již vyhynulé vlčí populace. Před 11 000 lety došlo k diverzifikaci nejméně 5 hlavních rodů předků, to poukazuje na dlouhou genetickou historii psů během paleolitu (Bergström et al. 2020).

Plemena psů se vyznačují specifickými fenotypovými znaky, liší se v chování i v dědičnosti genetických chorob. Vzhledem k jedinečným vlastnostem plemen je pes cenným zdrojem pro studium genetického základu komplexních znaků. Pes má 78 chromozomů (Ostrander et al. 2005)

Psí populace v jihovýchodní Asii je unikátní, zjistilo se, že má největší genetickou rozmanitost (Zhang et al. 2020)

Současný pes má odlišnou populační strukturu oproti strukturám primátů a hlodavců, se stovkami geneticky izolovaných plemen, s velmi různorodým výskytem onemocnění a s výraznými morfologickými a behaviorálními rysy (Lindblad-Toh et al. 2005).

2 Cíl práce

Cílem této práce bylo zjistit současné vědecké názory na fylogenetický původ psa domácího na základě vybraných molekulárně genetických údajů.

3 Literární rešerše

3.1 Metody určování původu druhů a fylogeneze

Dlouhý a složitý vývoj psa je zkoumán pomocí různých oborů, jako je například evoluční antropologie, archeologie a paleoantropologie (Stahl 2016).

Archeologické důkazy byly použity ke stanovení časového vzorce a geografie domestikace psů, která probíhala v Eurasii. Pomocí archeologických důkazů bylo zjištěno, že psi byli nejstarším domestikovaným zvířetem a také byli jediný druh, který si utvořil vztah s lidmi během pleistocénu (Perii et al. 2021).

K vyhodnocení genetické rozmanitosti mezi čistokrevnými plemeny psů lze použít genealogické údaje. Používají se zejména v případě, pokud se objevují genetická onemocnění uvnitř plemene (Leroy et al. 2009).

Nejčastější metodou v evolučních a forenzních studiích psa domácího je analýza mitochondriální DNA, konkrétně její kontrolní oblast (mtCR). Pomocí této analýzy lze lépe pochopit domestikaci psa (Webb et al. 2010).

Archeologie a studie DNA naznačují, že psi domácí se vyvinuli ze společného předka, z vlka obecného (*Canis lupus*) před 12 000 – 40 000 lety př. n. l. a poté se na konci poslední doby ledové rozšířili po celé Eurasii a Americe. Existuje však spor o to, odkud doopravdy psi domácí pocházejí, většina provedených studií označuje místo vyvinutí psa domácího Evropu, Střední východ nebo jihovýchodní Asii (Brown et al. 2011).

3.1.1 Molekulárně genetické metody

3.1.1.1 Mitochondriální DNA

Mitochondrie jsou intracelulární dvoumembránové organely. Struktura mitochondrií se skládá ze 4 částí, tj. vnější membrána, vnitřní membrána, mezimembránový prostor a matrix. Jsou hlavními generátory buněčného adenosintrifosfátu (ATP) (Tkaczyk-Wlizło et al. 2022).

Mitochondrie jsou buněčné organely eukaryotických buněk, které jsou produktem někdejší fúze mezi alfa-proteobakterií a hostitelskou buňkou. Nacházejí se u většiny buněk v cytoplazmě. Jsou místem základních buněčných procesů, včetně oxidační fosforylace. Zachovaly si malý, vysoce redukovaný pozůstatek bakteriálního genomu, nazývaný mitochondriální DNA (mtDNA), která kóduje proteiny a RNA nezbytnou pro mitochondriální funkci. MtDNA savců je malá kruhová molekula DNA. Je složena z nukleotidů, z nichž některé ovlivňují expresi genů (Menger et al. 2021).

MtDNA předává svým potomkům pouze samice pomocí cytoplazmy oocytů, která obsahuje mitochondrie. Samčí mtDNA obsažená ve spermiích je při průniku spermie do oocytu zničena (Yamada et al. 2020).

Analýza mtDNA psa domácího se v posledních letech používá čím dál více, ne jenom za účelem objasnění domestikace psů, ale také pro forenzní genetické studie nebo charakteristiku plemene (Fregel et al. 2015).

Byla provedena studie, ve které byly kontrolní oblasti mtDNA získané z psích chlupů od 125 domácích psů, zahrnujících 43 plemen psů, jednoho kojota préríjního a dvou vlků obecných, sekvenovány a následně vyšetřeny změny sekvencí ve snaze sestavit soubor dat mtDNA psa pro forenzní analýzu. Bylo identifikováno 40 informativních variabilních míst, která popisovala 45 haplotypů. V mtDNA získané z tkání byly zjištěny podstatné odchylky (Gundry et al. 2007).

Zatím jediná komplexní studie původu psů, která zahrnuje data prakticky z celého světa, je založena právě na analýze mtDNA. Studie ukázala, že psi z celého světa nesou společný genofond 3 hlavních haploskupin, které obsahují celkem 10 subhaploskupin (viz obrázek 1). Údaje mtDNA naznačují, že psi před méně než 16 300 lety pocházejí z nejméně 51 vlčích samic (Pang et al. 2009)

3.1.1.1.1 Haploskupiny mtDNA

Haploskupina je velká skupina fylogeneticky příbuzných mtDNA, definována náhodnými mutacemi v kódovací oblasti. Značí se velkými písmeny. Haplotyp mtDNA je součást každé haploskupiny, kde se každý haplotyp od sebe liší jednou nebo více mutacemi. Značí se malými písmeny. Subhaploskupina je menší odvozená část uvnitř haploskupiny (Kemp & Shurr. 2010).

Haplotypy mitochondriální DNA se dědí po mateřské linii. Proto jsou důležité pro výzkum vzniku a příbuznosti psích plemen (Takahasi et al. 2002).

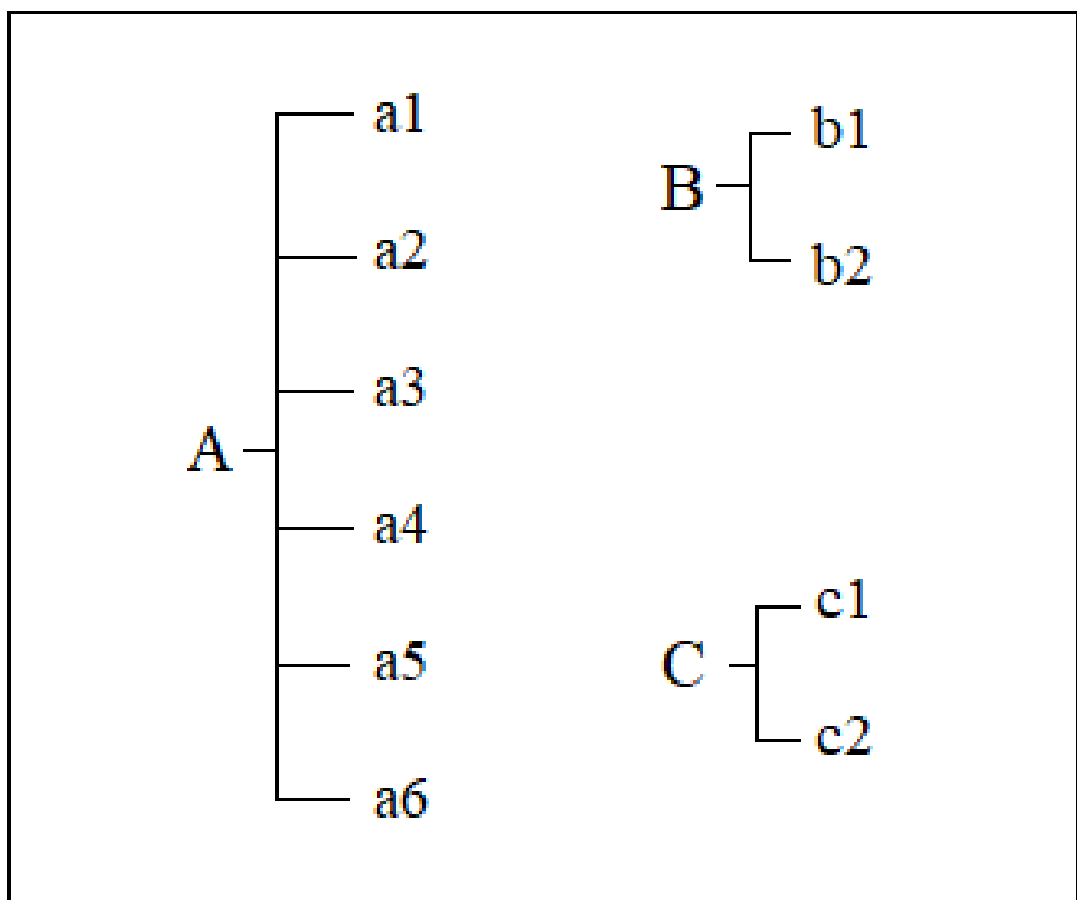
Na základně kontrolní oblasti mtDNA byly haplotypy psů rozděleny do šesti fylogenetických skupin, nazývaných A až F (viz tabulka 1). Tři hlavní haploskupiny psů, A, B a C, jsou zastoupeny ve všech psích populacích po celém světě. Sdílení těchto tří haploskupin naznačuje jediný geografický původ pro všechny psy, protože populace vlků v různých částech světa nesou různé haplotypy (Ardalan et al. 2011).

Prvních pět haploskupin, A až E bylo rozšířeno vlčími liniemi. Haploskupina A představovala 70 % linií a D až F pouze 5 % linií. Přehled haplotypů mtDNA u psů po celém světě ukázal, že haploskupina A je přítomna u všech plemen. Dále pak se zjistilo, že sdílení haplotypů mezi plemeny ze stejné oblasti je nižší než mezi plemeny z různých regionů a že genetické vzdálenosti mezi plemeny nekorelují se zeměpisnou polohou (Asch et al. 2005).

Haploskupiny A a B jsou častější u současných evropských psů, ale průzkumy starověkých vzorků naznačují, že většina starověkých evropských psů nesla haploskupinu C a D. Tento objev v mitochondriálních haploskupinách může odrazet migraci odlišných populací psů do Evropy za posledních 15 000 let (Oetjens et al. 2018).

Haploskupiny D, E a F mají nízkou frekvenci a omezené geografické rozložení. E a F byly nalezeny výhradně ve východní Asii a pravděpodobně vznikly společně s haploskupinami A, B a C. Haploskupina D je jedinou skupinou, která nepochází z východní Asie a je omezena

pouze na severní Evropu, Sibiř, jihozápadní Asii a Středomoří. Analýza mtDNA ukázala, že haploskupina D se skládá ze dvou subhaploskupin, d1 a d2, které se oddělily nejméně před 50 000 lety a mají oddělené geografické rozložení. Lze tedy předpokládat, že pocházejí z vlka, tj vznikly dlouho před vznikem současného psa domácího. Archeologické nálezy dokládají existenci psů domácích ve Švédsku i na Sibiři před 8 000 lety, avšak výskyt subhaploskupiny d1 u domácích psů v těchto oblastech se datuje do doby před méně než 3 000 lety. To naznačuje, že d1 u psů pochází z křížení vlka se psem domácím, který už nesl haploskupiny A, B a C. Nevznikla tudíž v průběhu domestikace vlka obecného. Subhaploskupina d2 zatím nebyla u žádného plemene psa domácího prokázána. (Klütsch et al. 2010).



Obrázek 1. Rozdělení haploskupin – 3 hlavní haploskupiny A, B a C. 10 subhaploskupin a1-a6, b1-b2, c1-c2 (Pang et al. 2009)

Tabulka 1. Výskyt haploskupin mtDNA s příslušnými plemeny psa domácího (Pang et al. 2009)

mtDNA			
Haploskupiny	Subhaploskupiny	Výskyt	Plemena psů domácích
A	a1	Celý svět	Border kolie, Chow chow, Samojed, Finský špic, Bernský salašnický pes, Pointer, Irský setr, Leonberger, Landseer, Basenji, Shar-pei, Tibetský terier
	a2		Sibiřský husky, Aljašský malamut, Basenji, Saluki, Akita, Tibetská doga
	a3		x
	a4		Shih-tzu, Japonský špic, Shiba
	a5		Thajský ridgeback, Shar-pei
	a6		x
B	b1	Celý svět	Bearded kolie, Finský špic, Samojed, Zlatý retriever, Lhasa apso, Akita, Pudl, Jezevčík
	b2		Akita, Kanaánský pes
C	c1	Celý svět	Německý ovčák, Briard, Samojed, Sibiřský husky, Beauceron
	c2		Shiba, Boxer, Border kolie, Airedale terier
D	d1	Severní Evropa, Sibiř,	Finský špic, Karelský medvědí pes, Samojed, Sibiřský husky, Kangalský pastevecký pes
	d2	jihozápadní Asie, Středomoří	x
E	x	Východní Asie	Shiba
F	x	Východní Asie	Sibiřský husky, Akita

3.1.1.2 Mikrosatelitní DNA

Mikrosatelity u psů jsou často používány k vytvoření mapy genetické vazby a k určení otcovství (Binns et al. 1995).

Mikrosatelity představují sekvence DNA, které se skládají z tandemově opakujících se jednotek jednoho až šesti nukleotidů (viz obrázek 2.). Mohou být zodpovědné za různá neurologická onemocnění, jako je například schizofrenie. Jsou ale široce využívány jako genetické markery pro forenzní identifikaci a testování příbuznosti (Remya et al. 2010)

Délka mikrosatelitních opakování může ovlivňovat fyziologii a ontogenezi, například existuje souvislost mezi extrémním výskytem mikrosatelitních opakování a vážnými vývojovými poruchami (Zima et al. 2004).

Analýza mikrosatelitních markerů umožnila významné studium genetické rozmanitosti v rámci plemene i mezi nimi (Leroy et al. 2009)

Mononukleotid	--GGTAGCCAA A A A A (A) _n CGATCCA--
Dinukleotid	--TCGCATGCA CA CA (CA) _n ATTCGCA--
Trinukleotid	--TTAGCATCAG CAG (CAG) _n CCAGTGA--
Tetranukleotid	--AATGGTACCGG (CCGG) _n GTCACGT--
Pentanukleotid	--CGATGATCCAAG (CCAAG) _n TTACGTA--
Hexanukleotid	--GCTAAGGCCATTG (CCATTG) _n ACTGTCA--

Obrázek 2. Mikrosatelity – tandemově opakuující se nukleotidy (Ahlquist & Lothe 2017).

3.1.1.3 Jednonukleotidový polymorfismus

Jednonukleotidový polymorfismus (SNP) popisuje polymorfismy způsobené bodovými mutacemi, které způsobují vznik různých alel obsahující báze v dané nukleotidové pozici uvnitř lokusu (Zhanjiang Liu. 2007)

Data z SNP byly kdysi využívány pouze pro populační genetické studie. Nyní jsou využívána ve fylogenetickém výzkumu v evolučních časových měřítcích. Nízké náklady a snadné získání SNP naznačují, že zůstanou důležitým zdrojem genetické informace pro odvození fylogeneze v časovém měřítku od antropocénu po křídou (Leaché & Oaks. 2017)

K využití veškerého potenciálu psího genomu pro genetickou analýzu bude potřeba hustá mapa SNP a pochopení genetické variability jak uvnitř, tak mezi plemeny. Ale již stávající SNP mapa genomu psa potvrzuje, že plemena psů vykazují dlouhodobou haplotypovou strukturu očekávanou od intenzivního chovu. Analýza ukazuje, že současný sběr 2,5 milionu SNP by měl být dostatečný k tomu, aby umožnil asociační studie téměř jakéhokoli znaku u jakéhokoli plemene psa (Lindblad-Toh et al. 2005).

3.1.1.4 Chromozom Y

Chromozom Y se s výjimkou pseudoautosomální oblasti nerekombinuje. Protože přechází pouze z otce na syna, lze samčí linie vysledovat zpět v čase. Analýza chromozomu Y nabízí užitečný kontrast k fylogenetickým a populačně genetickým studiím založeným na

analýzách mtDNA. Populačně genetické a fylogenetické analýzy haplotypů chromozomu Y, nehledě na jejich značný potenciál, byly nicméně provedeny pouze u velmi omezeného počtu organismů. Uplatnily se zejména u lidí, ale také u některých domácích zvířat včetně psů. Jedním z důvodů je přednostní využití k sekvenaci genomů homogametních jedinců, tj samic v případě savců, neboť to je výhodnější pro tvoření genomových sestav. (Smeds et al. 2019).

Analýza chromozomu Y se používá k vyhodnocení genetické struktury čistokrevných psů, přičemž se využívají mikrosatelitní markery chromozomu Y. Pomocí chromozomu Y se určuje příbuznost po otcovské linii. Předpokládá se, že analýza haplotypu Y bude mocný nástroj pro studium původu a vztahů plemen vzhledem k tomu, že Y chromozom není rekombinantní, tj. přenáší se výlučně po otcovské linii, a že zastoupení psů samců v reprodukci je obecně menší, a tudíž jejich vliv na formování plemene je větší (Bannasch et al. 2004).

3.1.1.4.1 Haploskupiny chromozomu Y

Haplotypy chromozomu Y se dědí, jak již bylo uvedeno, po otcovské linii. Jejich analýza nám nabízí velmi užitečný kontrast ke studiím založeným na mateřsky zděděné mtDNA (Smeds et al. 2019)

Pět hlavních haploskupin chromozomu Y se označuje HG1, HG3, HG6, HG9 a HG23 (viz tabulka 2). Tyto haploskupiny jsou geograficky rozloženy po celém světě. HG1 má skoro 100 % frekvenci v Evropě a Africe. HG23 má vysokou frekvenci v jihozápadní Asii, ale obě haploskupiny jsou s nižší frekvencí zastoupeny i po celém světě. Oproti tomu HG3 a HG6 jsou výhradně omezeny na východní Asii. Původ těchto čtyř haploskupin lze vysvětlit z jediné zakládající populace někde ve východní Asii. Možný je ale i oddělený původ haploskupin v různých oblastech doprovázený migracemi mezi populacemi. Díky omezené velikosti vzorku, byla haploskupina HG9 zjištěna pouze u jedinců z východní Sibíře a u jedinců ze střední Afriky (Ding et al. 2012).

Tabulka 2. Výskyt haploskupin chromozomu Y i s příslušnými plemeny psa domácího (Ding et al. 2012).

Chromozom Y		
Haploskupiny	Výskyt	Plemena psů domácích
HG1	Evropa, Afrika	Basenji, Sloughi, Německý ovčák, Zlatý retriever, Leonberger, Pudl, Pyrenejský mastif, Jezevčík
HG3	východní Asie	Tibetský terier, Sibiřský husky, Chow chow, Samojed, Východosibiřská lajka
HG6	východní Asie	Tibetská doga, Shih-tzu, Thajský ridgeback
HG9	východní Sibíř, střední Afrika	Basenji
HG23	jihozápadní Asie	Lhasa apso, Italský corso pes, Slovenský kopov, Vlk obecný

3.2 DNA psa

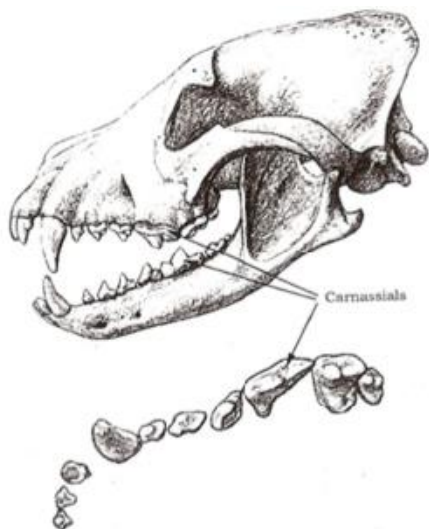
Pes má v každé somatické buňce 39 párů chromozomů, jeden chromozom vždy od své matky a druhý od svého otce, celkem to je 78 chromozomů. Pohlavní buňky mají po jednom chromozomu z každého chromozomového páru, tedy jen 39 chromozomů celkem. Sekvence kompletní DNA psa, byla dokončena v roce 2005. Známe 2,385,199,138 párů bází genomu psa. Uvádí se, že pes má 20 439 genů, což je méně než člověk. Tyto geny činí pouze 5 % celé DNA. Větší část DNA s největší pravděpodobností nic nekóduje. Počet genů není však pravděpodobně konečný. Lze očekávat, že další studie přinesou další objevy. Genom psa je o 18 % menší než genom člověka, a o 6 % menší než myší genom (Dostál 2007).

Pes domácí a vlk obecný vykazují rozdíly v chování, ale přesto že jsou dle sekvence DNA téměř identičtí. Nicméně, oba druhy se mohou lišit ve vzorcích genové exprese. Genová exprese se porovnávala u psů, vlků a kojotů ve třech částech mozku pomocí technologie Mikroarray, a to v hypotalamu, amygdale a v čelní kůře. U volně žijících kanidů má hypotalamus vysoce zachovalý expresní profil a ten nám kontrastuje s výraznou divergencí u psů domácích. PCR experimenty potvrdily změněnou expresi dvou neuropeptidů, CALCB a NYP. Výsledky naznačují, že silný výběr psů podle chování během domestikace mohl mít za následek modifikace vzorců exprese mediátorové RNA (mRNA) v hypotalamových genech. Rychlé změny v expresi mozkových genů mohou poskytnout mechanismus pro rychlé adaptivní změny během evolučního procesu vzniku nových biologických druhů, hlavně v případech, které představují silný selektivní tlak na behaviorální znaky (Saetre et al. 2004).

Mezinárodní týmy vědců objevily a popsaly 2,5 miliónů polymorfismů u psů. Polymorfismy jsou změny ve složení DNA, které mohou být příčinami fenotypických odchylek. Polymorfismy jsou příčinou toho, že máme více než 400 různých plemen psů odlišných exteriérem, chováním, velikostí, pracovním využitím, nebo jsou zodpovědné za rozvoj dědičných chorob, které jsou podobné chorobám člověka. Jen 50 z nich je dokonale objasněno až na molekulární úrovni a je popsána příčinná mutace DNA. Protože dědičné choroby psa a člověka jsou si podobné, bude to pes, který bude sloužit k vývoji metod genetické terapie využitelné i u člověka. Úplné poznání psího genomu pomůže pochopit embryonální vývoj savců, evoluci, genetické vzdálenosti živočišných druhů a plemen psů mezi sebou (Dostál 2007).

3.3 Původ psovitých

Čeleď Canidae (psovití) systematicky řadíme do řádu Carnivora (šelmy). Tento řád je charakteristický přítomností specializovaných typů zubů, nazývaných trháky. Trháky jsou horní 4. premolár a dolní 1. molár (viz obrázek 3) (Wang et al. 2008).



Obrázek 3. Umístění trháků u psa hyenovitého (*Lycaon pictus*) (Wang et al. 2008).

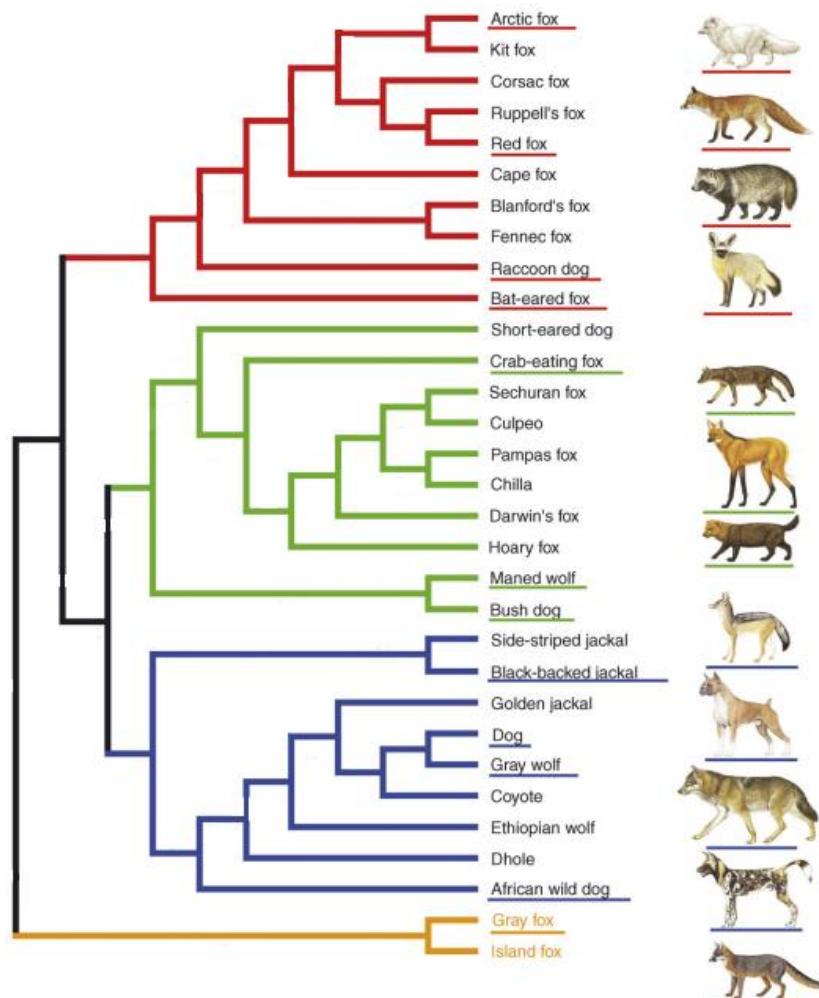
Canidae je velmi různorodá skupina a zahrnuje okolo 35–40 existujících druhů. Objevila se patrně v pozdním eocénu. Má 3 podskupiny, z nichž 2 jsou výlučně fosilní, jedná se o podskupinu Hesperocyoninae a Borophaginae. Hesperocyoninae vznikla v období eocén-miocén a Borophaginae v období oligocén-pliocén, obě podskupiny byly typické pouze pro Severní Ameriku. Poslední podskupinou je Caninae, která vznikla v období oligocénu v Severní Americe a odtud se dále rozšířila do Asie přes Beringův most a do Jižní Ameriky přes Panamskou šíji (Zrzavý et al. 2018).

Podskupina Caninae (viz obrázek 4) je rozšířena po celém světě a zahrnuje 36 recentních druhů skupiny psovitých šelem. Největší rozmanitost recentních psovitých šelem je zaznamenána na jihoamerickém kontinentu, kde se nachází 6 rodů a 11 uznaných druhů. (Perini et al. 2010)

Caninae se vyskytují po celém světě ve třech hlavních skupinách, a to vlci (*Canis*) jihoamerické psovité šelmy (*Cerdocyon*) a lišky (*Vulpes*). Některé druhy žijí samotářským způsobem života, některé tvoří monogamní páry, zatímco pro jiné jsou typické velké, několikagenerační smečky (Porto et al. 2019).

Zpívající pes Nové Quineje (Dingo pralesní) je považován za divokou populaci psa domácího, která se odvozuje od poddruhu vlka obecného. Liška obecná, která se vyskytuje na pěti kontinentech, a vlk obecný, který se vyskytuje na třech kontinentech, pokrývají největší geografický rozsah jakéhokoliv suchozemského savce. Druhy psovitých šelem se vyskytují v pouštním prostředí, v savanách, v tropických a mírných lesích, v pobřežních oblastech a

v arktickém prostředí. Tělesná hmotnost zástupců jednotlivých druhů se pohybuje v rozmezí od méně než 1 kg u rodu *Vulpes* po více než 60 kg u některých poddruhů vlka obecného (Padilla & Hilton 2015).



Obrázek 4. Molekulární fylogeneze čeledi Caninae – Červená větev značí skupinu lišky (Vulpini), zelená větev jihoamerické psovitě šelmy (Cerdocyonina), modrá větev značí druhy podobné vlka obecnému, žlutá skupina značí lišky šedé a ostrovní. Podtržené názvy jsou doplněny ilustracemi (Wayne & Ostrander 2007).

3.3.1 Původ vlka obecného

Nejstarší fosilní záznamy moderního vlka obecného pocházejí z 2. poloviny středního pleistocénu z prostředí Francie a Itálie. Jednalo se o poddruh *Canis lupus lunellensis*. Tento poddruh vlka byl obecně malé velikosti. Během posledních 400 000 let bylo evropské prostředí ovlivněno ledovcovými cykly, v důsledku toho se tělesná velikost moderního vlka zvětšila (Mecozzi & Bartolini-Lucenti 2017).

Bannasch et al. (2021) předpokládá, že moderní vlk obecný pochází z posledního ledovcového maxima a že z období severoamerického ledovcového ústupu se u dnešních bíle

zbarvených arktických vlků dochovala kombinace VP1-HCP1 haplotypu. Dle výsledků této studie genetický odkaz vyhynulých psů hrál klíčovou roli při formování rozmanitosti dnešních psů a moderních vlků obecných.

Vlk obecný byl historicky rozšířen po celé Evropě, ale mnoho populací v 18. a 19. století směřovalo k vyhynutí, zejména díky pronásledování lidmi. Některé malé populace přežily v Iberii a jižní Itálii, ale velké populace vlků obecných se zachovaly jen ve východní Evropě (Andersen et al. 2015).

Vlk obecný je považován za oportunistického dravce. Je jedním z nejrozšířenějších velkých masožravců, který se dostává do konfliktu s lidmi, protože loví hospodářská zvířata (Janeiro-Otero et al. 2020).

Genealogická rozmanitost nukleotidů ukazuje, že historická velikost populace vlků obecných byla větší a početnější než například u kojotů prérijních. V současné době existuje kolem 300 000 vlků obecných a 7 miliónů kojotů prérijních (Vilá et al. 2002).

3.3.2 Původ psa domácího

Vznik psa domácího se obvykle kladl do období těsně před začátkem holocénu, asi před 12 000-15 000 lety. Tento závěr byl založen na kosterních pozůstatcích z archeologických nalezištích, které vykazují znatelné zmenšení velikosti a morfologickou odlišnost od vlků obecných (Morey 2014).

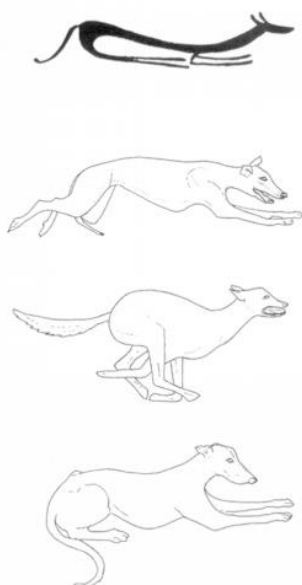
Nejstarší zkamenělí psi byly nalezeny v Evropě a na Středním východě před 12 000–17 000 lety. Jednalo se o robustní psy velikosti vlka, o kterých se předpokládá, že pocházejí z velkého severního arktického vlka (*Canis lupus arctos*). Fenotypová a genetická rozmanitost psů naznačuje, že pochází z velké a rozmanité populace vlků. Analýzy mtDNA a fylogenetický strom sestrojený na podkladě sekvencí psů a vlků ukazují, že psi po mateřské linii pochází z více vlčích populací (Verginelli et al. 2005).

Thalmann et al. (2013) uvedli že, nejstarší zkameněliny podobné psům byly nalezeny v Evropě a na Sibiři před více jak 30 000 lety. Na základě analýzy mtDNA 18 prehistorických psů z Eurasie a Nového světa a dnešních psů a vlků dospěli k závěru, že dnes již vyhynulá středoevropská populace vlků byla přímým předkem domácích psů (Thalmann et al. 2013).

Psi podobní dnešním domácím psům byli vyobrazeni na keramice už ve starověké Persii před 7 500 lety (viz obrázek 5 a 6). Jedinci zřetelně podobní afgánským psům nebo saluki byly poprvé zaznamenáni na nádobách ze stejné oblasti před 6 000 lety. Tyto důkazy o existenci plemen psů naznačují, že lidský výběr psů začal v přechodném období. Psi připomínající dnešní chrty, mastify a basenji byly vyobrazeni v řadě aktivit s lidmi v Egyptě před 4 500 lety. Mezi nejstarší plemena psů patří saluki a afgánský honič, sibiřský husky a samojed, akita-inu a shiba-inu, aljašský malamut, basenji, chow chow, lhasa apso, pekingský palácový psík, shar pei, shi tzu a tibetský teriér (Pedersen et al. 2012).

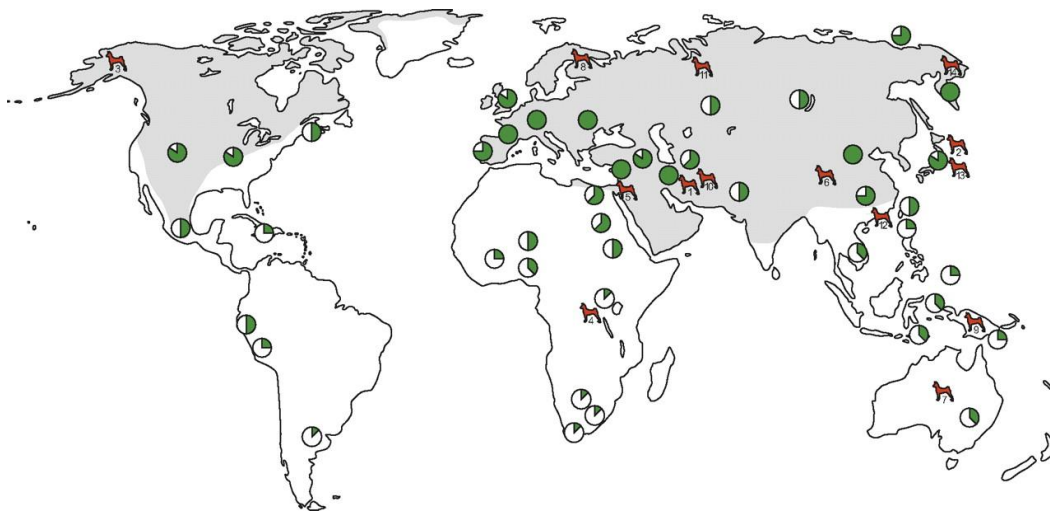


Obrázek 5. Vyobrazení psa domácího na nádobách (Hole & Wyllie 2007)



Obrázek 6. Vyobrazení psa domácího vyskytujícího se na nádobách v běhu a v leže (Hole & Wyllie 2007)

Darwin spekuloval o původu psa domácího a usoudil, že vzhledem k obrovským morfologickým rozdílům psa domácího, musí mít více než jednoho divokého předka. Genetické studie tvrdí, že psi pocházejí výhradně z vlka obecného. Identifikace nejstarších psů domácích je obtížné, protože nebyly stanoveny znaky, které byly přítomny u psů domácích během procesu domestikace. S použitím archeologických nálezů a určení načasování domestikace existuje shoda, že psi domácí byli přítomni v Levantě, Iráku, severní Číně a na poloostrově Kamčatka na Dálném východě Ruska před 12 000 lety a v západní Evropě několik tisíciletí před tím. Některé studie tvrdí, že psi domácí byli přítomni ještě dříve během pozdního pleistocénu v Belgii, České republice a na jihozápadní Sibiři (viz obrázek 7) (Larson et al. 2012).



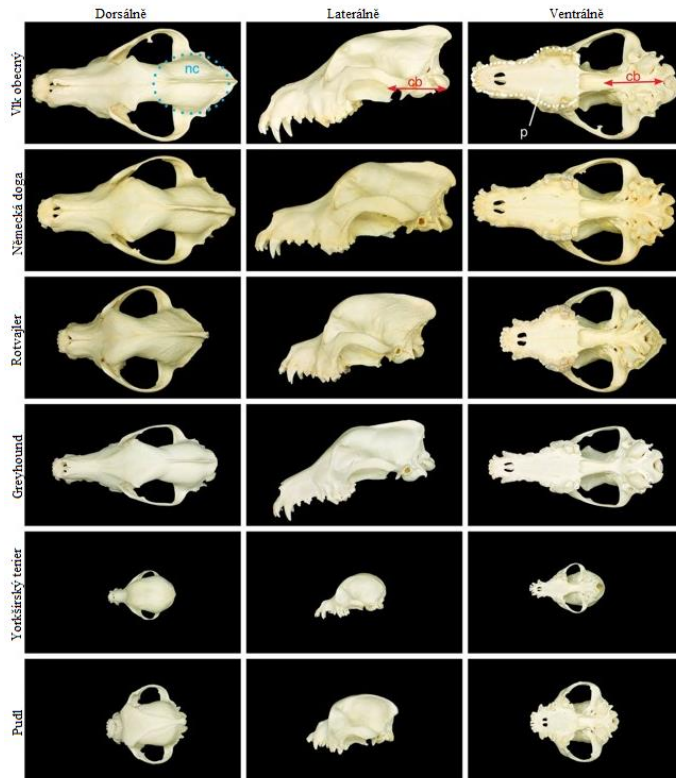
Obrázek 7. Mapa světa, ve které je přibližná oblast výskytu vlků obecných zobrazen šedě. Zelené kruhy představují oblasti, kde byly objeveny pozůstatky psů domácích. Kruhy jsou rozděleny do 8 částí, každá část představuje 1 500 let. Celé vyplněné kruhy představují pozůstatky starší než 10 500 let. Obrázek červeného psa zobrazuje původní plemena psů. Číslo pod každým psem představuje dané plemeno. Afgánský chrt (1), Akita (2), Aljašský malamut (3), Basenji (4), Kanaánský pes (5), Chow chow (6), Dingo (7), Finský špic (8), Dingo pralesní (9), Saluki (10), Samojed (11), Shar-pei (12), Shiba (13), Sibiřský husky (14) (Larson et al. 2012).

Nejrozšířenější hypotézou o původu psa domácího je, že pes je domestikovaný vlk obecný (*Canis lupus*) (Verginelli et al. 2005; Larson et al. 2012; Thalmann et al. 2013). Koler-Matznick (2002) zkoumá alternativní hypotézu, kde je nejpravděpodobnějším předkem psa domácího středně velký druh psa. Nachází mnoho nezodpovězených otázek a mezer v hypotéze o původu z vlka obecného. Hlavní důkaz, že psi nepocházejí z vlka obecného, uvádí, že vlci jsou schopni přežít jako jedinci nezávislí na skupině a v rámci smečky mají různé role. Pomocí moderních metod lze vlky zkrotit, ale nejsou vycvičeni, aby plnili rozkazy. Brání se lidskému řízení svých činností. To je i důvod, proč v cirkusech nejsou vlčí vystoupení (Koler-Matznick 2002).

Údaje z rozboru mtDNA však naznačují, že pes pochází z domestikace vlka v Asii jižně od řeky Jang-c'-ťiang. Archeologická data a data SNP naopak dokládají, že psi pocházejí z Evropy anebo z jihozápadní Asie, ale z důvodu chybějících dat z jihovýchodní Asie se na tuto hypotézu nebere zřetel. Soudí se, že jihovýchodní Asie byla hlavní a možná jedinou oblastí domestikace vlků a následná hybridizace psa a vlka přispěla ke genofondu současných psů domácích (Ding et al. 2012)

Během evoluce u psa domácího došlo k mnoha změnám, například zmenšení velikosti, zkrácení obličje a zvýšení počtu zubů. Byla provedena alometrická analýza kraniometrických dat prehistorických domácích psů ze Severní Ameriky a severní Evropy a ostatních psovitých šelem. Výsledky ukazují, že rozměry lebeční délky jsou zmenšeny u všech psovitých šelem oproti kraniometrickým datům prehistorických domácích psů, ale domácí psi vykazují odlišné

alometrie u rozměrů lebeční šířky (viz obrázek 8). Zubní alometrie u psů je způsobena nedostatkem vývojové integrace mezi zubním růstem a celkovým somatickým růstem (Morey 1992).

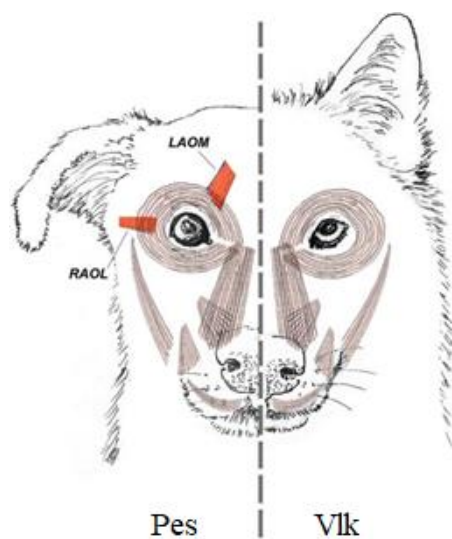


Obrázek 8. Porovnání velikosti lebky vlka obecného s některými moderními plemeny psa domácího (Schoenebeck & Ostrander 2013).

Výrazné barevné vzory srsti u psů domácích jsou součástí rozmanitosti tohoto druhu. Předpokládá se, že rozdíly v barevných vzorech vznikly v důsledku mutací a umělé selekce během domestikace vlků. Strukturální varianty definují více alel pro každý modul a jsou různě kombinovány, aby se vysvětlilo pět charakteristických barevných vzorů psů. Fylogenetická analýza odhaluje, že kombinace haplotypů pro jeden z těchto pěti barevných vzorů je spojená s arktickými bílými vlky a pravděpodobně pochází z vyhynulé psovité šelmy, která se oddělila od vlků obecných před více než 2 miliony lety (Bannasch et al. 2021).

Psi, na rozdíl od vlků, se naučili s lidmi navazovat oční kontakt, je to pro ně hlavní sociální interakce mezi psy a lidmi. Nedávné studie ukázaly, že psi mají tendenci ignorovat gesta rukou u lidí, se kterými nenaváží oční kontakt. Nagasawa et al. (2013) ukázali, že mezi psy a lidmi dochází při očním kontaktu k uvolňování oxytocinu; k tomuto stavu dochází například u matky a kojence. Mezi znaky, které mohly vést ke schopnosti očního kontaktu u psa, mohou být anatomické rozdíly v obličejové muskulatuře kolem očí u psa a vlka. Pohyb svalstva kolem očí působí pro člověka atraktivněji. Studie ukázaly, že psi, kteří tento pohyb svalstva okolo očí používají více, byli v útulcích rychleji vybráni do rodin než psi, kteří tento pohyb používali méně. Obličejová muskulatura psů a vlků se liší pouze kolem oka. Jak je vidět na obrázku 9, u psa se objevuje zvedáč vnitřního očního koutku (Inter eye corner lifter) (*levator anguli oculi medialis* – LAOM) a zatahovač vnějšího očního koutku (Outer eye corner retractor)

(*retraktor anguli oculi lateralis* – RAOL). RAOL přitáhne oční koutek k uším a LAOM zvedá horní oční víčko k čelu (Kaminski et al. 2019).



Obrázek 9. Obličejová muskulatura u vlka a psa (Kaminski et al. 2019)

3.4 Domestikace psa

Domestikace je proces probíhající mezi lidmi a populacemi rostlin či živočichů a má silné selektivní výhody pro oba jedince. Je to kumulativní proces, kde se na obou stranách populace objevují biologické a behaviorální změny (Zeder et al. 2006).

Domestikace psa domácího probíhala ve dvou hlavních fázích: 1) počáteční domestikace divokého vlka obecného, 2) vývoj různých moderních plemen psa domácího. S příchodem zemědělských společností se psi adaptovali na využití vysokého obsahu škrobu ve své potravě, tato změna je zásadní krok v jejich vývoji od vlka. Psi domácí migrací spolu s lidmi se rozšířili do všech koutů světa a přizpůsobili se velmi odlišnému prostředí. Domestikace na jedné straně podpořila užší vztah mezi lidmi a psy než u jakéhokoliv jiného domestikovaného zvířete, ale na druhé straně také vedla k tomu, že se psi stali mnohem náchylnějšími ke genetickým chorobám (Zhang et al. 2020)

Galton (1865) uvedl, že k úspěšné domestikaci druhu je potřeba 6 kroků: 1) odolnost, 2) vrozená záliba v člověku, 3) touha po pohodlí, 4) užitečnost pro člověka, 5) snadné rozmnožování a 6) společenská povaha (Galton 1865).

Archeologické záznamy naznačují, že psi domácí se poprvé objevili před 15 000 – 33 000 lety v Evropě a východní Sibiři, kde byli lidé převážně lovci a sběrači. Co se týče fenotypové rozmanitosti, pes domácí je mezi domestikovanými zvířaty naprostý unikát. Např. hmotnost jedinců různých plemen se pohybuje od 1 kg až po 100 kg. Je to jediný velký masožravec, který byl kdy domestikován (Wayne & vonHoldt 2012).

Dorado et al. ve studii z r. 2009 uvádí, že podle některých archeologických důkazů domestikace psa domácího mohla začít ve střední Evropě před asi 14 000 lety během mladého paleolitu. První fosilní pozůstatky psů byly podle této studie nalezeny v Rusku, Evropě a na Blízkém východě a pocházejí z konce poslední doby ledové (před 12 000 – 17 000 lety). Bylo zjištěno, že moderní východoasijské psi vykazují nejvyšší rozmanitost mitochondriální DNA. To naznačuje, že domestikace probíhala ve Východní Asii, ale může to být také důsledek vysoké úrovně mitochondriální rozmanitosti u zkoumaných psů, a tedy nikoli známkou východoasijské domestikace. Ve studii, kde se analyzovaly mitochondriální DNA, jaderné mikrosatelity a nukleární SNP markery psa domácího, se však zjistilo, že samotná mitochondriální DNA nestačí k dostatečně spolehlivému určení času a místa domestikace (Dorado et al. 2009).

Domestikovaná zvířata vykazují změny morfologických, behaviorálních a fyziologických rysů ve srovnání se svými divokými předky (viz obrázek 10) Klasické morfologické „domestikační rysy“ jsou bílá pigmentace, zvýšená krotkost, klopené uši, snížená agrese a společenštější povaha. (Wheat et al. 2020).



Obrázek 10. Portrét vlka odhaluje rozmanitost morfologických znaků mezi plemeny psů domácích (Honeycutt 2010).

Spontánní, tedy nikoli záměrná domestikace probíhala pravděpodobně již v mladém paleolitu (před 35 000 lety př. n. l.) v prostředí lidí žijících v úzkém kontaktu s vlky. Záměrná domestikace započala asi před 14 000 lety př. n. l., proto se prvnímu procesu domestikace říká protodomestikace. Výběr jedinců se zvláštními rysy se zvýšil v průběhu tisíciletí a zejména od středověku. V současné době je psí populace velmi hojná ve všech lidských společnostech (Galibert et al. 2011).

Většina plemen psa domácího je produktem lidského chovu za posledních 200–300 let. Mnoho moderních plemen bylo vyvinuto v Evropě okolo roku 1800. U některých psích plemen známých již ze starověku, jako jsou například chrti nebo faraonský pes není jasné, jestli jsou znovu vyšlechtěny jako nová moderní plemena a starověkým plemenům se pouze podobají, nebo jestli stále existují už od starověku a my můžeme vysledovat jejich linii až k zakladatelům před tisíci lety (Ostrander 2007).

Genetické analýzy psa domácího a dalších, vlkům podobných kanidů prokázaly, že pes domácí pochází pouze z vlků obecných. Fenotypová rozmanitost u psa domácího vznikla především díky genetické variabilitě v původní populaci vlků obecných a dalším následným mutacím, ke kterým došlo během domestikace. Po domestikaci se psi rychle šířili po Zemi a v důsledku toho se začaly vyskytovat geneticky odlišné populace a plemena (Ostrander & Wayne 2005).

3.5 Rozdělení plemen psů dle archeologických a genetických studií

Plemena psů byla pozorována již od starověku. Rozdělení psích populací do uzavřených plemen během 19. století pravděpodobně vedlo ke zvýšení diferenciace plemen (Leroy et al. 2009).

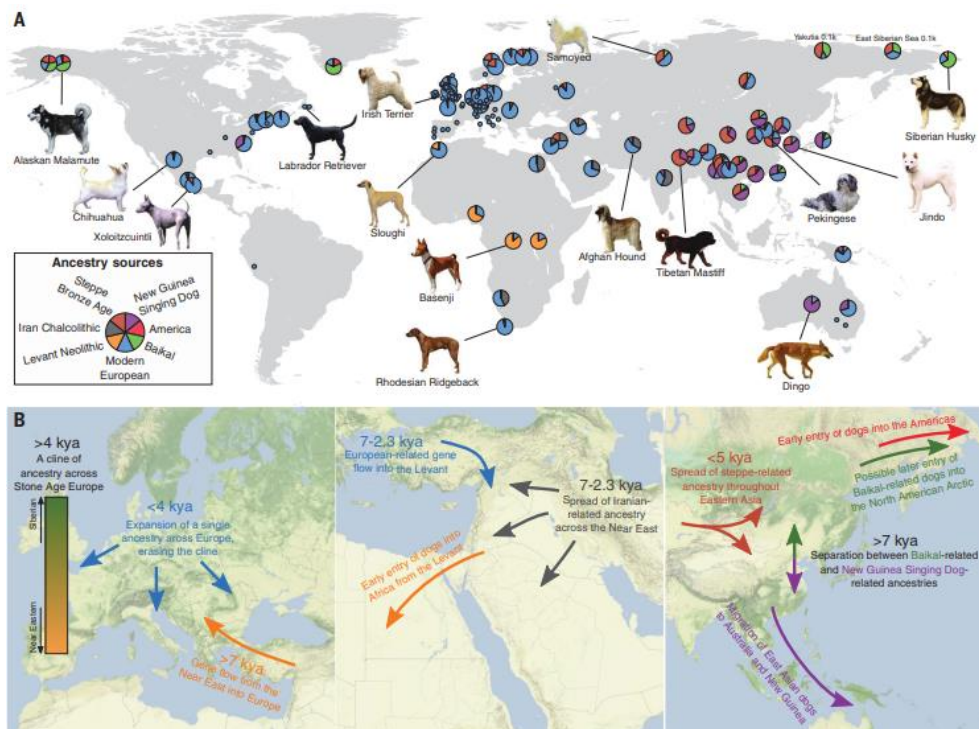
Podle archeologických nálezů se ukazuje, že v době kamenné byly v Evropě 4 typy psů:

1. *Canis familiaris palustris* – jeho ostatky byly nalezeny v rašelinných polích ve Švýcarsku. Typická byla pro něho malá, kulatá lebka s výrazným stopem. Podle současných znalostí to mohl být prapředek dnešních kníračů, pinčů, teriérů a části špiců.
2. *Canis familiaris intermedius* – mohutnější jedinec střední velikosti. Jeho nálezy se vyskytly ve Švýcarsku, Bavorsku, v Čechách a na Moravě. Považuje se za prapředka dnešních loveckých psů.
3. *Canis familiaris inostranzewi* – Větší pes s mohutnou lebkou, vykytoval se v severní a střední Evropě. Pravděpodobně prapředek severských tažných psů a větších plemen, jako špiců, samojeda, dog, boxera, buldoků, bernardýna, leonbergra, landsera aj.
4. *Canis familiaris leineri* – pes z mladší doby kamenné. Jedinec s úzkou lebkou. Považuje se za prapředka chrtů.

V oblasti střední Evropy se objevil v pozdější době bronzové další typ psa:

Canis familiaris matris optima – střední velký pes s nízkou lebkou, plochým čelem, téměř bez stopu. Předpokládá se, že je to prapředek ovčáckých plemen (Procházka 1989).

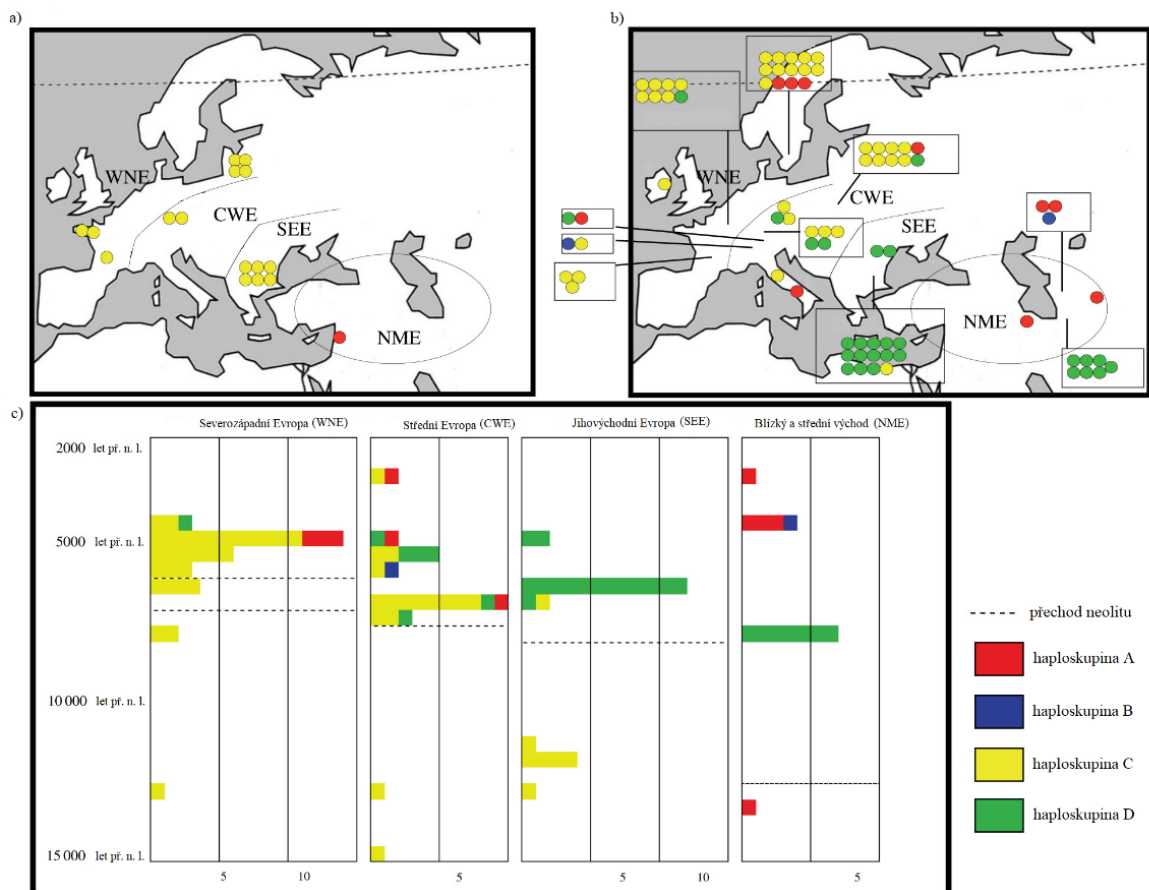
Pomocí analýzy mtDNA byla navržena fylogenetická struktura, která naznačuje, že máme pět rodových linií, které představují hlavní předky psa domácího. Jsou to rodové linie neolitická Levanta, mezolitická Karélie, mezolitický Bajkal, starověká Amerika a novoguinejský zpívající pes (viz obrázek 11). Byla vytvořena genetická historie základní struktury populace psů pro těchto pět populací. Všechny pět rodových linií muselo existovat již před 10 900 lety (Bergström et al. 2020).



Obrázek 11. Předci moderních plemen psů v současnosti – (A) Pro každou současnou populaci plemen psů jsou zobrazeny poměry předků. (B) Geografické rozšíření předků ve třech kontinentech světa (Bergström et al. 2020).

Evropa byla důležitým kontinentem v historii a vývoji psů. Většina moderních plemen psů sdílí převážně evropské předky. Kromě toho se v Evropě nacházejí nejstarší pozůstatky, které lze jednoznačně připsat psům domácím, včetně 14 700 let staré čelistní kosti z mladého paleolitu v Německu. Starověká mtDNA naznačuje, že centrum domestikace psů je právě Evropa. Ale analýzy mitochondriálních a genomických dat současných plemen psů naznačily, že centrum domestikace moderních domácích psů je východní Asie, Blízký východ a střední Asie (Botigué et al. 2017).

Před neolitem měli všichni evropští psi haploskupinu mtDNA C. Během neolitu a po neolitu měli haploskupinu A, D a C. To naznačuje, že do Evropy migrovali nepůvodní domácí psi. Výskyt haploskupin během neolitu je vidět na obrázku 12 (Ollivier et al. 2018).



Obrázek 12. Genetický, geografický a chronologický výskyt starověkých psů na Středním východě a v Evropě – a) četnost haploskupin psů před neolitem, b) četnost haploskupin psů během a po neolitu, c) četnost haploskupin psů mezi čtyřmi zeměpisnými oblastmi (Ollivier et al. 2018)

3.6 Současné oficiální rozdělení plemen psů dle FCI

Mezinárodní kynologická federace Fédération Cynologique Internationale (FCI) má na starost 354 plemen psů, na jejichž standardy dohlíží. Tato plemena jsou rozdělena do desíti základních skupin:

1. plemena ovčácká, pastevecká a honácká – německý ovčák, border kolie, bearded kolie, briard, beauceron
2. pinčové, knírači, plemena molossoidní a švýcarští salašníčtí psi – bernský salašnický pes, italský corso pes, kangalský pastevecký pes, landseer, leonberger, shar-pei, tibetská doga, německý boxer, pyrenejský mastif
3. teriéři – airedale terier
4. jezevčáci – jezevčík
5. špicové a tzv. primitivní plemena – basenji, akita, východosibiřská lajka, thajský ridgeback, chow chow, finský špic, japonský špic, kanaánský pes, karelský medvědí pes, samojed, shiba, sibiřský husky, aljašský malamut
6. honiči a barváři – slovenský kopov
7. ohaři – irský setr, pointer
8. slídiči, retrieveři a vodní psi – zlatý retriever
9. plemena společenská – tibetský terier, lhasa apso, pudl, shih-tzu
10. chrti – saluki, sloughi
(Fédération Cynologique Internationale 1991)

Plemena psů jsou rozdělena podle jejich podobnosti a využití. Existuje i skupina FCI neuznaná plemena psů, která v současné době zahrnuje 16 plemen psů (Křeháčková 2015).

Prakticky všechna moderní plemena psů mají nějaké využití, až už jsou to různé sporty (např. coursing, agility, aportování atd.), lov zvěře, služební využití (např. pachové práce psů, ochrana psovoda atd.). S příchodem rodokmenů a výstav plemen psů však plemena, která byla dříve chována pro výkon, jsou nyní chována spíše pro plemenitbu a exteriér (Pedersen et al. 2012).

3.7 Původ vybraných plemen psa

3.7.1 Tibetský teriér

Tibetský teriér je středně velké plemeno společenských psů. Západní populace tibetských teriérů zahrnuje dva rody, a to rod Lamleh a rod Luneville. Oba rody pocházejí z domorodé populace tibetských teriérů a do Evropy byly přivezeny ve 20. letech 20. století. Byl prokázán vztah mezi západní a domorodou populací tibetských teriérů. Podporuje to hypotézu, že tibetský teriér patří do skupiny starověkých asijských psích plemen, která jsou blízka předkům moderního psa a byla zapojena do raného procesu domestikace. Existence původní populace tibetských teriérů na původním místě je vyjimečný a cenný genetický zdroj (Janeš et al. 2019).

3.7.2 Tibetská doga

V současné době je tibetská doga nejdivočejším psem na světě. Jeho původ a fylogenetický vztah s jinými psy velkých plemen je nejasný. Byla provedena studie, ve které bylo odebráno 19 krevních vzorků, 1 vzorek od tibetské dogy, 3 vzorky od vlka obecného, 3 vzorky od kojota préríjního (*Canis latrans*), 6 vzorků od psů velkých plemen a 6 vzorků od malých plemen psů. Bylo zjištěno že, tibetská doga je jedno z nejstarších plemen psů na světě (Li et al. 2008).

Nejstarší písemné záznamy o tibetské doze pocházejí z doby před více než 2000 lety. Obecně se předpokládá, že tibetská doga dala vzniku mnoha velkým plemenům psů, jako je například svatobernardský pes, pyrenejský horský pes a další plemena psů podobná typu mastif. Podle zeměpisného rozložení a historických záznamů byl tibetská doga vysledována ke svým pravděpodobným předkům, psům Qiang, kteří pobývali u starověkého kmene Di-Qiang v severozápadní Číně před 3000 lety (Zhang et al. 2012)

3.7.3 Bulharská plemena psů

Fylogenetická analýza tří původních bulharských plemen psů, bulharského pasteveckého psa, bulharského chrta a bulharského honiče, ukázala přítomnost všech hlavních haploskupin A, B, C a D ve třech plemenech psů dohromady. Vzorky byly odebrány ze dvou plemen bulharských loveckých psů a z bulharského pasteveckého psa. Tato studie byla první studií, která zkoumala rozmanitost mitochondriální DNA původních plemen psů v Bulharsku. Výsledky odhalily rozdíl v šíření haploskupin bulharských psů. Mitochondriální DNA profil původních bulharských psů ukázal šíření evropských haploskupin. Populace původních bulharských psů se vyznačuje nejvyšší četností haploskupiny A, která zahrnuje až 55 %. Následují haploskupiny B a C, které zahrnují 18 % a specifická jihoevropská subhaploskupina

d2, která zahrnuje okolo 10 %. Bulharští lovečtí psi mají specifický mitochondriální DNA profil s přítomností haploskupiny C a nepřítomností subhaploskupiny d2 ve srovnání s bulharským pasteveckým psem, u kterého je přítomná subhaploskupina d2 a nepřítomná haploskupina C. Vysvětluje se to rozdílným fylogenetickým původem dvou původně geograficky oddělených evropských populací psů, a to ze střední Evropy a druhé z oblasti Středomoří (Marinov et al. 2018).

3.7.3.1 Bulharský pastevecký pes

Původní lovecké bulharské plemeno psa z hornaté oblasti Bulharska (viz obrázek 13). Známý jako Karachan. Existují důkazy, že bulharský pastevecký pes pochází přímo z vyhynulého psa molossa z balkánské oblasti. Spekulovalo se, že tento pes pochází z tibetského mastifa nebo z plemen anatolských ovčáků. Byly odebrány dva vzorky DNA, jeden z původního bulharského pasteveckého psa a druhý ze současného bulharského pasteveckého psa. Na současném plemeni se geneticky podílela i typická plemena středoasijských psů. Bulharský pastevecký pes má přítomnou subhaploskupinu d2, ale nepřítomnou haploskupinu C (Marinov et al. 2018).

3.7.3.2 Bulharský chrt

Původní bulharské plemeno psa ze severní části Bulharska z oblasti dunajské nížiny (viz obrázek 13). Bulharský chrt (Bulgarian hound dog) je známý jako Barak. Bulharská lovecká plemena mají vysokou frekvenci haploskupiny C. Haploskupina C chybí u moderních loveckých psů. Vlastnost charakteristická pouze pro bulharského loveckého psa je přítomnost podskupin haploskupiny A a B. Všechny tyto haploskupiny jsou u evropských a jihozápadních asijských populací psů. To znamená, že původ bulharských loveckých plemen zahrnuje nejméně dva samostatné předchůdce. Jeden pochází z východoeurasijských psů, kteří nesou haploskupinu A nebo B, a druhý ze západoeurasijského psa, který nese haploskupinu C (Marinov et al. 2018).

3.7.3.3 Bulharský honič

Toto lovecké plemeno je jedno z nejrozšířenějších hladkosrstých plemen v Bulharsku. Bulharský honič (Bulgarian scenthound dog) je známý také jako Gonche. Největší populace tohoto plemene se nachází v severovýchodním Bulharsku (viz obrázek 13). Psi jsou používáni k lovu velké a malé chlupaté zvěře a dravců. Nejbližší plemena jsou maďarský honič a srbský honič. Frekvence haploskupiny C je neobvykle vysoká, okolo 38 % (Marinov et al. 2018).



Obrázek 13. Mapa zobrazující výskyt bulharských plemen psa domácího (Marinov et al. 2018).

3.7.4 Italská plemena ovčáků

Bylo provedeno porovnání genetické rozmanitosti 4 původních plemen italských ovčáků, a to maremmansko-abruzského pasteveckého psa, bergamského ovčáka, Lupino del Gigante a Cane di Oropa pomocí autosomálních mikrosatelitů. U maremmansko-abruzského pasteveckého psa, bergamského ovčáka a u Lupino del Gigante byla zjištěna příbuzenská plemenitba. U Cane di Oropa byla zjištěna záporná hodnota koeficientu inbreedingu, tím se ukazuje vysoký počet heterozygotů, pravděpodobně z důvodu křížení s jinými plemeny ovčáků. Cane di Oropa se vyznačuje i proměnlivou oblastí původu, která se vyskytuje na planině, v kopcích a ve velmi vysokých horských oblastech (Bigi et al. 2014)

Podle nálezů kostí v archeologických nalezištích byli předkové dalšího původního italského plemene Cane di Mannara typu mastif a byli na Sicílii od starověku, pravděpodobně již v době bronzové. Pomocí analýzy rodokmenu byla vypočtena příbuzenská plemenitba, v průměru se pohybuje okolo 0,7 %. Podle genomické analýzy 12 vzorků od Cane di Mannara je jeho hlavní předek maremmansko-abruzský pastevecký pes (Liotta et al. 2021)

4 Závěr

V současnosti existuje více než 400 plemen psa domácího v obrovské škále různých anatomických, morfologických i fyziologických vlastností; proto se dříve zastávaný názor, že pes domácí je polyfyletického původu, jevil jako zcela legitimní.

Nicméně, podle molekulárně genetických údajů získaných v posledních letech se zdá, že původ psa domácího je spíše monofyletický a jeho předkem že byl vlk obecný. To však obrázek průběhu jeho domestikace nijak zvlášť nezjednodušuje. Stále panují nejasnosti, zda současná plemena pocházejí z jedné nepříliš rozsáhlé populace vlka obecného, či se na jejich vzniku podílelo více různých populací vlka. Z rozličných studií lze usuzovat, že k domestikaci vlka došlo nezávisle na sobě několikrát v různých obdobích a na různých místech, moderní pes domácí má však nejspíše původ v poslední domestikáčnické vlně z období nástupu neolitu, resp. přelomu paleolitu a neolitu. Starší produkty domestikace vlka buď vyhynuly bez potomků, nebo k evoluci současných plemen psa přispěly jen omezeně.

Jako nejčastější a nevhodnější metoda pro zkoumání původu psa domácího byla použita analýza mtDNA, která se uplatňuje při forenzních a evolučních studiích, a v menší míře také analýza Y chromozomu. Protože mtDNA umožňuje sledovat populaci po mateřské a chromozom Y po otcovské linii, bylo možné díky těmto analýzám vysledovat populace do různých míst světa a do jisté míry osvětlit migraci psovitých šelem. Většina analýz společně s archeologickými nálezy ukazuje na východní Asii, jiné na jihovýchodní Asii a jiné zase na Evropu. Podle některých studií mtDNA byl pes domestikován v Asii jižně od řeky Jang-c'-ťiang. Podle jiných studií to ale mohlo být v Evropě. U současných evropských psů jsou častější mitochondriální haploskupiny A a B, naproti tomu průzkumy starověkých vzorků naznačují, že většina starověkých evropských psů nesla haploskupinu C a D. Tento objev může odrážet migraci odlišných populací psů do Evropy za posledních 15 000 let. Studie vycházející z analýzy Y chromozomu zase naznačují, že pes domácí pochází z východní Asie. V každém případě tato zjištění příliš nekorrespondují s poznatky z archeologického výzkumu a neodpovídají ani členění plemen psa domácího podle FCI. Například plemeno shar-pei, které pochází z Číny, a tudíž obsahuje haploskupiny E, F a HG6, patří podle FCI do 2. skupiny, v které jsou vedeni pinčové, knírači, plemena molossoidní a švýcarští salašníčtí psi, kteří zase podle mtDNA pocházejí výhradně z Evropy. Plemena z Evropy obsahují ostatní haploskupiny kromě haploskupin E a F. Belgický grifonek, který pochází z Evropy a také má ostatní haploskupiny kromě haploskupin E a F, však podle FCI patří do 9. skupiny mezi plemena společenská, kde se nacházejí převážně plemena z východní Asie s haploskupinami E a F. Z toho lze usuzovat, že členění podle FCI neodpovídá fylogenetickému původu ani genetické příbuznosti plemen.

Značná část vědců se shoduje na tom, že domestikace psa domácího proběhla v jihovýchodní Asii a psi domácí že se odtud rozšířili dále do světa migrací ať už sami, nebo s lidmi. V každém případě většina nejstarších plemen psů jsou převážně asijská, proto je podle mého názoru pravděpodobné, že psi domácí vznikli právě ve východní Asii. Odkud přesně však psi domácí pocházejí a zda je skutečně jejich předkem pouze vlk obecný, bude jistě předmětem dalšího zkoumání.

5 Literatura

- Ahlquist T, Lothe RA. 2017. Microsatellite instability. Encyclopedia of cancer DOI: 10.1007/978-3-642-16483-5_3731
- Andersen LW, et al. 2015. Long-distance dispersal of a wolf, *Canis lupus*, in northwestern Europe. *Mammal research* **60**: 163-168
- Ardalan A, Kluetsch CFC, Zhang A, Erdogan M, Uhlen M, Houshmand M, Tepeli C, Ashtiani SRM, Savolainen P. 2011. Comprehensive study of mtDNA among Southwest Asian dogs contradicts independent. *Ecology and Evolution* **1**: 373-385
- Asch B, Pereira L, Pereira F, Santa-Rita P, Lima M, Amorin A. 2005. MtDna diversity among four Portuguese autochthonous dog breeds: a fine-scale characterisation. *BMC Genetics* DOI: 10.1186/1471-2156-6-37
- Bannasch DL, Bannasch MJ, Ryun JR, Famula TR, Pederson NC. 2004. Y chromosome haplotype analysis in purebred dogs. *Mammalian genome* DOI: 10.1007/s00335-004-2435-8
- Bannasch DL, et al. 2021. Dog colour patterns explained by modular promoters of ancient canid origin. *Nature ecology and evolution* **5**: 1415-1423
- Bergström A, et al. 2020. Origins and genetic legacy of prehistoric dogs. *Science* **370**: 557-564
- Bigi D, Marelli SP, Randi E, Polli M, 2014. Genetic characterization of four native Italian shepherd dog breeds and analysis of their relationship to cosmopolitan dog breeds using microsatellite markers. *Animal* DOI: 10.1017/S1751731115001561
- Binns MM, Holmes NG, Marti E, Bowen N. 1995. Dog parentage testing using canine microsatellites. *JSAP* DOI: 10.1111/j.1748-5827.1995.tb02791.x
- Botigué LR, et al. 2017. Ancient European dog genomes reveal continuity since the Early Neolithic. *Nature communications* DOI: 10.1038/ncomms16082
- Brown SK, Pedersen NC, Jafarishorijeh S, Bannasch DL, Ahrens KD, Wu JT, Okon M, Sacks BN. 2011. Phylogenetic Distinctiveness of Middle Eastern and Southeast Asian Village Dog Y Chromosomes Illuminates Dog Origins. *PLoS ONE* DOI: 10.1371/journal.pone.0028496
- Ding ZL, Oskarsson M, Ardalan A, Angleba H, Dahlgren LG, Tepeli C. 2012. Origins of domestic dog in Southern East Asia in supported by analysis of Y chromosome DNA. *Heredity* **108**: 507-514

Dorado G, Rey I, Sánchez-Canete FJ, Luque F, Jiménez I, Gálvez M, Sáiz J, Sánchez A, Vásquez VF. 2009. Ancient DNA to decipher the domestication of dog. *Arqueobios* **3**: 1

Dostál J. 2007. Genetika a šlechtění plemen psů. DONA. České Budějovice

Fregel R, Suárez NM, Betancor E, González AM, Cabrera VM, Pestano J. 2015. Mitochondrial DNA haplogroup phylogeny of the dog: Proposal for a cladistic nomenclature. *Mitochondrion* DOI: 10.1016/j.mito.2015.04.001

Galibert F, Quignon O, Hitte Ch, André C. 2011. Toward understanding dog evolutionary and domestication history. *Comptes Rendus Biologies* **334**: 190-196

Galton F. 1865. The first steps towards the domestication of animals. *Transaction of the Ethnological Society of London* **3**: 122-138

Gundry RL, Marc WA, Tamyra RM, Rodney LH, Wilson MR, Foran DR. 2007. Mitochondrial DNA analysis of the Domestic Dog: Control region variation within and among breeds. *Journal of Forensic Sciences*. DOI: 10.1111./j.1556-4029.2007.00425.x

Hole F, Wyllie Ch. 2007. The oldest depictions of canines and a possible early breed of dog in Iran. *Paléorient* **33**: 175-185

Honeycutt RL. 2010. Unraveling the mysteries of dog evolution. *BMC Biology* **8**: 20

Janeiro-Otero A, Newsoma TM, Van Eeden LM, Ripple WJ, Dormann CF. 2020. Grey wolf (*Canis lupus*) predation on livestock in relation to prey availability. *Biological Conservation* DOI: 10.1016/j.biocon.2020.108433

Janeš M, Zorc M, Cubric-Curik V, Curik I, Dovc P. 2019. Population structure and genetic history of Tibetan Terriers. *Genetics selection evolution* **51**:79

Kaminski J, Waller BM, Diogo R, Hartstone-Rose A, Burrows AM. 2019. Evolution of facial muscle anatomy in dogs. *PNAS* **116**: 14677-14681

Kemp BM., Schurr TG. 2010. Ancient and modern genetic variation in the Americas. Center for Archeological investigation. Southern Illinois University, *Ocasional paper* **38**: 12-50

Klütsch CFC, Seppälä EH, Fall T, Uhlén M, Hedhammar A, Lohi H, Savolainen P. 2010. Regional occurrence, high frequency but low diversity of mitochondrial DNA haplogroup d1 suggest a recent dog-wolf hybridization in Scandinavia. *Animal Genetics* **42**: 100-103

Koler-Matznick J. 2002. The origin of the dog revisited. *Anthrozoös* **15**: 98-118

Křeháčková L. 2015. Původ názvů psích plemen v češtině. [MSc. Thesis]. Masarykova univerzita, Brno.

Larson G, et al. 2012. Rethinking dog domestications by intergrating genetics, archeology, and biogeography. *PNAS* **109**: 8878-8883

Leaché AD, Oaks JR. 2017. Tu utility of single nucleotide polymorphism (SNP) data in phylogenetics. *Annual review of Ecology, Evolution, and Systematics* **48**: 69-84

Leroy G, Verrier E, Meriaux JC, Rognon X. 2009. Genetic diversity of dog breeds: between-bred diversity, breed assignation and conservation approaches. *Animal genetics* **40**: 333-343

Leroy G, Verrier E, Meriaux JC, Rognon X. 2009. Genetic diversity of dog breeds: within-breed diversity comparing genealogical and molecular data. *Animal genetics* **40**: 323-332

Lindblad-toh K, et al. 2005. Genome sequence, comparative analysis and haplotype structure of the domestic dog. *Nature* DOI: 10.1038/nature04338

Li Q, Liu Z, Li Y, Zhao X, Dong L, Pn Z, Sun Y, Li N, Xu Y, Xie Z. 2008. Origin and phylogenetic analysis of Tibetan Mastiff based on the mitochondrial DNA sequence. *Journal of genetics and genomics* **35**: 335-340

Liotta L, Bionda A, Cortellari M, Negro A, Crepaldi P. 2021. From phenotypical to genomic characterisation of the mannara dog: an italian shepherd canine resource. *Italian Journal of Animal Science* DOI: 10.1080/1828051X.2021.1972852

Marinov M, Teofanova D, Gadjev D, Radoslavov G, Hristov P. 2018. Mitochondial diversity of Bulgarian native dogs suggests dual phylogenetic origin. *PeerJ* DOI: 10.7717/peerj.5060

Mecozzi B, Bartolini-Lucenti S. 2017. The late pleistocene *Canis lupus* (Canidae, Mammalia) from Avetrana (Apulia, Italy): Reappraisal and new insights on the European glacial wolves. *Italian Journal of Geosciences* 10.3301/IJG.2017.22

Menger KE, Rodríguez-Luis A, Chapman J, Nicholls TJ. 2021. Controlling the topology of mammalian mitochondrial DNA. *Open biology* DOI: 10.1098/rsob.210168

Morey DF. 2014. In search of Paleolithic dogs: a quest with mixed results. *Journal of Archaeological Science* **52**: 300-307

Morey DF. 1992. Size, shape and development in the evolution of the domestic dog. *Journal of Archaeological Science* DOI: 10.1016/0305-4403(92)90049-9

Oetjens MT, Martin A, Veeramah KR, Kidd JM. 2018. Analysis of the canid Y-chromosome phylogeny using short-read sequencing data reveals the presence of distinct haplogroups among Neolithic European dogs. *BMC Genetics* DOI: 10.1186/s12864-018-4749-z

Ollivier M. et al. 2018. Dogs accompanied humans during the Neolithic expansion into Europe. *Royal society publishing* DOI: 10.1098/rsbl.2018.0286

Ostrander EA. 2007. Genetics and the shape of dogs. *American scientist* DOI: 10.1511/2007.67.406

Ostrander EA, Wayne RK. 2005. The canine genome. *Cold spring harbor laboratory press* **15**: 1706-1716

Padilla LR, Hilton CD. 2015. Canidae. *Fowler's Zoo and Wild Animal Medicine* DOI: 10.1016/B978-1-4557-7397-8.00046-3

Pang JF, et al. 2009. mtDNA data indicate a single origin for dogs south of Yangtze river, less than 16 300 years ago, from numerous wolves. *Molecular biology and evolution* **12**:2849-2864

Pedersen N, Liu H, Theilen G, Sacks B. 2012. The effects of dog breed development on genetic diversity and the relative influences of performance and conformation breeding. *Animal breeding and genetics* DOI: 10.1111/jbg.12017

Perii AR, Feuerborn TR, Frantz LAF, Larson G, Malhi RS, Meltzer DJ, Witt KE. 2021. Dog domestication and the dual dispersal of people and dogs into the Americas. *PNAS* DOI: 10.1073/pnas.2010083118

Perini FA, Russo CAM, Schrago CG. 2010. The evolution of South America endemic canids: a history of rapid diversification and morphological parallelism. *Journal of Evolutionary Biology* DOI: 10.1111/j.1420-9101.2009.01901.x

Porto LMV, Maestri R, Duarte LDS. 2019. Evolutionary relationships among life-history traits in Caninae (Mammalia: Carnivora). *Biological Journal of the Linnean Society* **128**: 311-322

Procházka Zdeněk. 1989. Chov psů. Státní zemědělské nakladatelství v Praze

Remya KS, Sigimol J, Lakshmi PK, Akhila S. 2010. Microsatellites in varied arenas of research. DOI: 10.4103/0975-7406.67004

Saetre P, Lindberg J, Leonard JA, Olsson K, Pettersson U, Ellegren H, Bergstrom TF, Vila Ch, Jazinov E. 2004. From wild wolf to domestic dog: gene expression changes in the brain. *Molecular brain research* **126**: 198-206

Schoenebeck JJ, Ostrander EA. 2013. The genetic of canine skull shape variation. *Genetics* **193**: 317-325

Smeds L, Kojola I, Ellegren H. 2019. The evolutionary history of grey wolf Y chromosomes. *Molecular ecology* **28**: 2173-2191

Stahl WP. 2016. Old dogs and new tricks: Recent developments in our understanding of the human-dog relationship. *Reviews in Anthropology* DOI: 10.1080/00938157.2016.1142298

Takahasi S, Miyahara K, Ishikawa H, Ishiguro N, Suzuki M. 2002. Lineage classification of canine inheritable disorders using mitochondrial DNA haplotypes. *Journal of Veterinary medical science* DOI: 10.1292/jvms.64.255

Thalmann O, et al. 2013. Complete mitochondrial genomes of ancient canids suggest a european origin of domestic dogs. *Science* DOI: 10.1126/science.1243292

Tkaczyk-Wliziło A, Kowal K, Ślaska B. 2022. Mitochondrial DNA alterations in the domestic dog (*Canis lupus familiaris*) and their association with development of diseases: A review. *Mitochondrion* **63**: 72-84

Verginelli F, Capelli C, Coia V, Musiani M, Falchetti M, Ottini L, Palmirota R, Tagliacozzo A, Mazzorin LG, Costantini-Mariani R. 2005. Mitochondrial DNA from prehistoric canids highlights relationships between dogs and South-East european wolves. *Molecular Biology and Evolution* **22**: 2541-2551

Vilá C, Amorim IR, Leonard JA, Posada D, Castroviejo J, Petrucci-Fonseca F, Crandall KA, Ellegren H, Wayne RK. 2002. Mitochondrial DNA phylogeography and population history of the grey wolf *Canis lupus*. *Molecular ecology* DOI: 10.1046/j.1365-294x.1999.00825.x

Walsh SL. 2006. Hierarchical subdivision of the Cenozoic Era: A venerable solution, and a critique of current proposals. *Earth-Science reviews* **78**: 207-237

Wang X, Tedford RH, Antón M. 2008. *Dogs. Their fossil relatives and evolutionary history*. Columbia University Press, New York

Wayne RK, Ostrander EA. 2007. Lessons learned from the dog genome. *Trends in genetics* DOI: 10.1016/j.tig.2007.08.013

Wayne RK, vonHoldt BM. 2012. Evolutionary genomics of dog domestication. *Mammalian genome* **23**: 3-18

Webb K, Allard M. 2010. Assessment of minimum sample sizes required to adequately represent diversity reveals inadequacies in datasets of domestic dog mitochondrial DNA. *Mitochondrial DNA* **21**: 19-31

Wheat ChH, Bijl W, Wheat ChW. 2020. Morphology does not covary with predicted behavioral correlations of the domestication syndrome in dogs. *Evolution Letters* DOI: 10.1002/evl3.168

Yamada M, Akashi K, Ooka R, Miyado K, Akutsu H. 2020. Mitochondrial genetic drift after nuclear transfer in oocytes. *International journal of Molecular sciences* DOI: 10.3390/ijms21165880

Zeder MA, Emshwiler E, Smith BD, Bradley DG. 2006. Documenting Domestication: the intersection of genetics and archaeology. *TRENDS in Genetics* DOI: 10.1016/j.tig.2006.01.007

Zhang Y, Li Y. 2012. High genetic diversity of Tibetan Mastiffs revealed by mtDNA sequences. *Chinese science bulletin* **13**: 1483-1487

Zhang Z, Khederzadeh S, Li Y. 2020. Deciphering the puzzles of dog domestication. *Zoological Research* **41**: 97-104

Zhanjiang L. 2007. *Aquaculture Genome Technologies*. Blackwell Publishing. Auburn university.

Zima J, Macholán M, Munclinger P., Piálek P. 2004. *Genetické metody v zoologii*. Univerzita Karlova. Praha. ISBN 80-246-0795-6

Zrzavý J, Duba P, Robovský J, Okřinová I, Říčanská Pavelková V. 2018. Phylogeny of the Caninae (Carnivora): Combining morphology, behaviour, genes and fossils. *Zoologica Scripta* **47**: 373-389

5.1 Elektronické zdroje

Fédération Cynologique Internationale. 1991. FCI breeds nomenclature. Fédération Cynologique Internationale. Available from <http://www.fci.be/en/Nomenclature/> (accessed March 2022)

6 Seznam zkratek

mtDNA – mitochondriální DNA

SNP – jednonukleotidový polymorfismus

mtCR – kontrolní oblast mitochondriální DNA

ATP – adenosintrifosfát

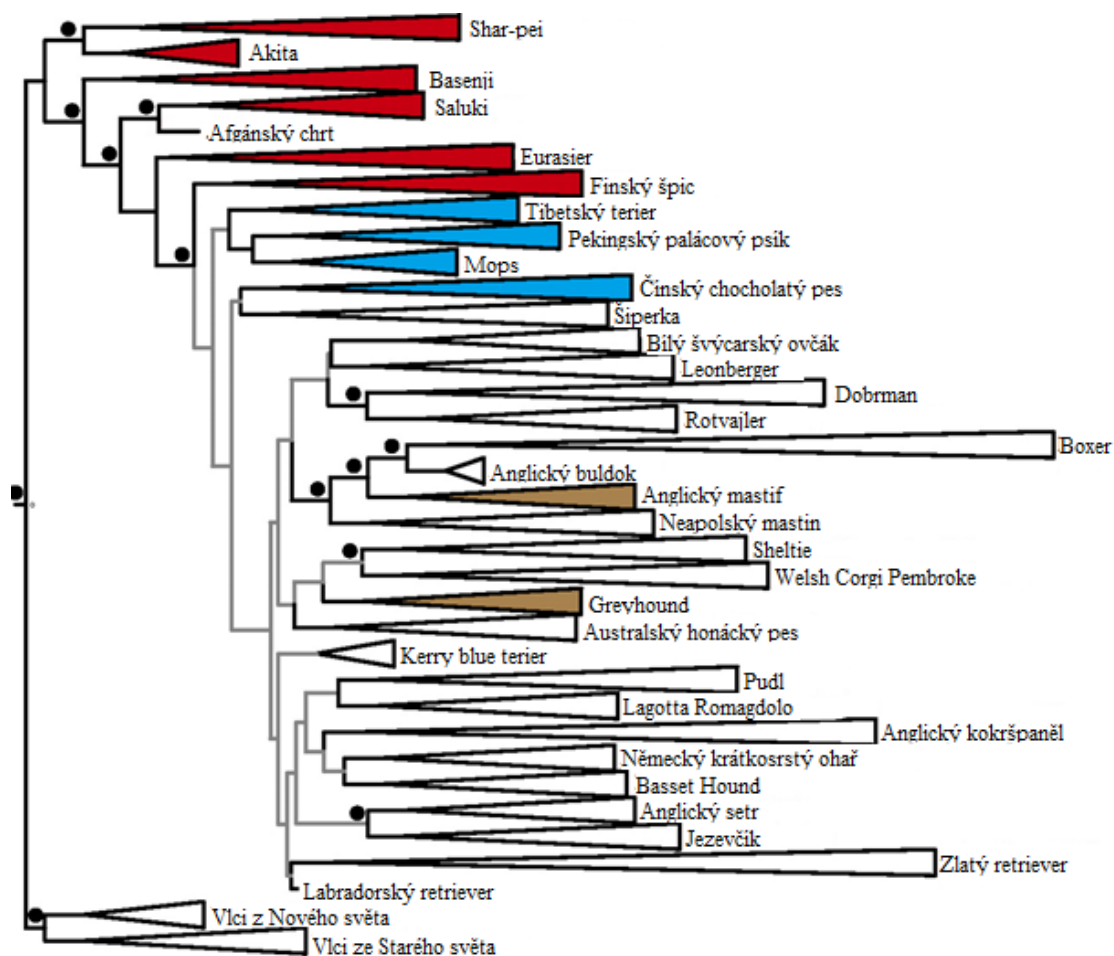
mRNA – mediátorová RNA

LAOM – zvedáč vnitřního očního koutku

RAOL – zatahovač vnějšího očního koutku

FCI – Fédération Cynologique Internationale

7 Přílohy



Obrázek 1. Příbuznost mezi 34 plemeny psa domácího a vlky – původní plemena (červená), nepůvodní plemena (modrá), nepůvodní plemena s dlouhou historií (hnědá). Černé větve a tečky označují příbuznost se starověkými plemeny. Šedé větve označují nepříbuznost se starověkými plemeny (Larson et al. 2012).

Éra	Perioda	Epocha
Kenozoikum	Kvartér	Holocén
		Pleistocén
	Neogén	Pliocén
		Miocén
	Paleocén	Oligocén
		Eocén
		Paocén

Obrázek 2. Schéma rozdělení éry kenozoikum (Walsh 2006).