

**Česká zemědělská univerzita v Praze**

**Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů**

**Katedra obecné zootechniky a etologie**



**Domestikace psa – biogeografie a archeologie**

**Bakalářská práce**

**Autor práce: Eliška Satránská**

**Obor studia: Speciální chovy**

**Vedoucí práce: Ing. Zuzana Čapková, Ph.D.**

© 2018 ČZU v Praze

### **Čestné prohlášení**

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci " Domestikace psa – biogeografie a archeologie" 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 neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 16.4. 2018

---

## **Poděkování**

Ráda bych touto cestou poděkovala vedoucí mé bakalářské práce Ing. Zuzaně Čapkové, Ph.D. za odbornou pomoc při psaní a korekci bakalářské práce a dále bych chtěla poděkovat své rodině za podporu během celého mého studia.

# Domestikace psa – biogeografie a archeologie

## Souhrn

Tato bakalářská práce se zabývá tématem domestikace psa, tedy přeměnou vlka obecného (*Canis lupus*) ve psa domácího (*Canis familiaris*). Nejprve je zmíněn proces domestikace psa pro pochopení problematiky. Pes domácí je jedním z nejrozšířenějších domestikovaných druhů živočichů na světě. Objasněním procesu domestikace psa se zabývá mnoho vědeckých studií, nicméně jejich výsledky se mezi sebou velmi liší. V průběhu domestikačního procesu došlo u psů k vytvoření nejrůznějších adaptací, které jim umožnily se přizpůsobit životu s člověkem. Adaptace se týkají jak chování, tak fyziologie a anatomie psa. Na první pohled jsou patrné velké morfologické změny psa, ke kterým došlo v důsledku domestikace. Jedná se zejména o rozdíly ve velikosti těla, barvě, typu a délce osrstění, velikosti a tvaru lebky. V práci jsou shromážděny a popsány nejvýznamnější archeologické nálezy dokazující soužití psa a lidí. Závěry archeologických a genetických studií vykazují také velkou variabilitu. Určit konečný původ psa je velmi komplikovaný, ať už nalezením původních předků psa či odlišit je od vlčích koster. Mnoho studií předpokládá, že v několika částech světa mohlo dojít k událostem vedoucím k nezávislým domestikačním událostem v historii psa domácího.

**Klíčová slova:** pes, domestikace, kosterní nálezy, archeologie

# Domestication of a dog – biogeography a archeology

## Summary

This thesis is compiling theme of dog domestication, the transformation of the grey wolf (*Canis lupus*) into the dog (*Canis familiaris*). In the introduction there is mentioned the process of domestication to understand the whole issue. The domestic dog is one of the most widespread domestic animal species over the world. Many scientific studies are focused on explaining the process of dog domestication. However, the results of these studies vary in most cases. The various adaptations during domestication process allows dogs to live with humans. These adaptations are related to changes in behavior, physiology and anatomy the dog. We can also find changes caused by domestication in the category of morphological differences, which are evident at first sight. In particular, differences in size of the body, coat color, type or length of hair, size and shape of skull. In thesis there are mentioned the most important archaeological findings that proved the coexistence of a dog and a man, they are drawn up and described. Archaeologic and genetic research results are very different, too. The conclusion about the origin of dogs is complicated in ancient times and because of some archaeological discoveries, which are difficult to identify. Many studies assumes that in different parts of the world there might have been many separate events leading to different founder populations of domestic dogs.

**Keywords:** dog, domestication, skeletal remains, archeology

## Obsah

<b>1. ÚVOD</b> .....	7
<b>2. CÍL PRÁCE</b> .....	8
<b>3. LITERÁRNÍ PŘEHLED</b> .....	9
<b>3.1 Vývoj psovitých</b> .....	9
<b>3.2 Domestikace</b> .....	12
<b>3.3 Teorie domestikace</b> .....	12
3.3.1 Teorie cesta komenzála .....	12
3.3.2 Teorie cesta kořisti .....	13
3.3.3 Teorie cílené cesty .....	14
<b>3.4 Domestikační změny u psa</b> .....	14
3.4.1 Belyaevův experiment .....	15
3.4.2 Příčiny domestikačních změn .....	18
<b>3.5 Archeologické nálezy</b> .....	19
3.5.1 Belgie – jeskyně Goyet .....	19
3.5.2 Avdeevo .....	20
3.5.3 Rusko – Kostenski 17 .....	20
3.5.4 Česká republika – Předmostí u Přerova .....	20
3.5.5 Jeskyně Razboinichya – Altaj jižní Sibiř .....	23
3.5.6 Jeskyně Kesslerloch .....	25
3.5.7 Bonn-Oberkassel .....	25
3.5.8 Rusko – Eliseevichi .....	26
3.5.9. Rusko – Zhokhov .....	27
3. 5. 10. Dunajská oblast .....	28
<b>4. ZÁVĚR</b> .....	29
<b>5. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY</b> .....	30
<b>6. SEZNAM OBRÁZKŮ A TABULEK</b> .....	a
<b>7. PŘÍLOHY</b> .....	b

## 1. Úvod

V současné době zaujímá pes domácí (*Canis familiaris*) významné postavení v lidské společnosti. Stal se nedílnou součástí většiny kultur díky schopnosti spolupracovat a své inteligenci. Místo v životě člověka nachází nejen jako společník, ale i jako pes asistenční, hlídací, záchranářský či služební. Otázky týkající se jeho historie si tak určitě zaslouží naši pozornost.

Vědci se již dlouho snaží nalézt odpověď na otázku, kdy začalo soužití člověka s vlkem a následně kdy došlo k domestikaci psa domácího. Pozornost je směřována nejen na příčiny tohoto soužití, místo, kde tento proces probíhal, ale i na datování domestikace. Na nalezených skeletech či lebkách psů, které jsou datovány daleko do minulosti, je možné pozorovat změny svědčící o domestikaci, avšak mnoho změn, které vedly k přeměně vlka ve psa, se v dostupném archeologickém materiálu již bohužel nenachází.

Názory na to, kdy přesně došlo k divergenci mezi psem a vlkem, se značně různí. Zatímco v nedávné době bylo uznáváno, že domestikace začala před 15 000 lety, v jiných studiích se vědci přiklání k názoru, že domestikace probíhala před 19 000 až 16 000 lety. Na archeologických nalezištích v Belgii, v Předmostí u Přerova a v Rusku byly objeveny pozůstatky psovitých šelem, které mohou být prvními psy, přičemž několik z těchto nálezů je datováno na více než 30 000 let. Pes proto mohl projít domestikací mnohem dřív, než bylo donedávna předpokládáno.

## 2. Cíl práce

Cílem mé práce je shromáždění dostupných informací týkajících se domestikace psa domácího (*Canis familiaris*) a zpracování literární rešerše zahrnující významné archeologické lokality vztahující se k tématu práce.



### 3. Literární přehled

#### 3.1 Vývoj psovitých

Přibližně před 50 milióny let se masožravci začali dělit na menší skupiny, z nichž se dále vyvinuly podřády šelem kočkovitých a psotvárných (Wang et Tedford, 2008).

Psovité šelmy se vyznačují typickými rysy jako je postavení zubů (nůžkový skus) a zvětšená bubínková výduť, vyklenutá nad středním uchem. Do této čeledi byl jako první zařazen *Prohesperocyon wilsoni* (Wang et Tedford, 2008).

Před 40 milióny let se objevily zástupci čeledi *Hesperocyon*, která se později rozdělila na tři podčeledi:

- 1) *Hesperocyoninae* – malí všežravci, z nichž se postupně vyvinuly větší masožravé šelmy. Typickým představitelem je např. *Mesocyon* (Wang et Tedford, 2008)
- 2) *Borophaginae* – největší a nejrozmanitější podčeď. Hlavním představitelem je rod *Tomarctus* (Wang et Tedford, 2008)
- 3) *Caninae* – hlavním představitelem je rod *Leptocyon*. Zástupci rodu byli předchůdci recentních představitelů čeledi psovitých. Prvním představitelem čeledi *Caninae* byl rod *Eucyon*, do kterého patřily šelmy o velikosti kojota, vyskytující se přibližně v období před 11 až 4 milióny let (Wang et Tedford, 2008). Tento rod je patrně předchůdcem dnešních vlků a psů.

Před 6 milióny let se objevil první představitel rodu *Canis*, do kterého dále patří vlk obecný, kojoti, šakalové a domestikovaní psi. Rod *Canis* se dále šířil přes střední Ameriku až na jih Spojených států (Wang et Tedford, 2004) a v období pleistocénu došlo i k rozšíření do Eurasie (Wang et Tedford, 1999).

Jak naznačovaly některé genetické studie, přímým předchůdcem psa nebyl vlk, ale pes s vlkem měli společného předka (Freedman et al., 2014; Vilà et al., 1997). Dnes je ale za jediného předka psa domácího (*Canis familiaris*) považován vlk obecný (*Canis lupus*) (Germonpré et al., 2015). Pes, stejně jako vlk má 78 chromozomů (Wayne, 1993). Příbuznost mezi oběma druhy byla prokázána na základě analýzy 261 bp dlouhé sekvence mitochondriální DNA (mtDNA). Mezi psy a vlky činil rozdíl v sekvencích maximálně 12 substitucí (Vilà et al., 1997) a obdobné výsledky zaznamenali i Wayne et O'Brien (1987). Zajímavé výsledky při výzkumu rozdílů jaderné DNA u vlka a psa přinesl výzkum Lindblad –

Toh et al. (2005), který zjistil, že rozdíl v sekvenci exonů činil pouze 0,04 %, u intronů byl rozdíl 0,21 %.

Vlk obecný (*Canis lupus*) byl původně rozšířen téměř po celé severní polokouli, jak v Eurasii, tak v Severní Americe (Leonard et al., 2002). Podle tohoto rozšíření se předpokládá, že proces domestikace psa mohl probíhat v oblastech východní Asie, Evropy nebo na Blízkém východě.

Savolainen et al. (2002) analyzoval 582 bp dlouhé úseky mtDNA u vlků a psů pocházejících z Evropy, Asie, Afriky a Severní Ameriky. Téměř 96 % těchto sekvencí bylo rozděleno do třech základních fylogenetických skupin – A, B a C. Frekvence kladů je ve světě rovnoměrně rozložena, což naznačuje, že všechny populace psa mohou mít jediný původ. Vzhledem k tomu, že nejvyšší genetická diverzita byla zjištěna v oblasti východní Asie, lze se domnívat, že právě v této oblasti došlo pravděpodobně k domestikaci psa. Také Wang et al. (2016) prokázal nejvyšší genetickou diverzitu mezi psy v jihovýchodní Asii. Předpokládá tedy, že v této oblasti došlo k domestikaci psa a následnému šíření na Blízký východ, do Afriky a Evropy. Na základě další analýzy mtDNA byla nalezena plná genetická diverzita kladů A, B a C, resp. jejich 10 subkladů, pouze na území jižně od řeky Yangtze v jihovýchodní Asii. Západním směrem genetická diverzita klesala – v Číně bylo analyzováno jen 7 subkladů, v jihozápadní Asii a v Evropě jen 4 subklady. Podle Pang et al. (2009) se psi postupně rozšířili z jednoho místa po světě a sdílí tak společný genofond.

Ke stejnému závěru došli i vědci zabývající se analýzou DNA na chromozomu Y (Ding et al., 2012). Zajímavé je, že v jihozápadní Asii byl u psů nalezen další klad D, který nebyl ve východní Asii vůbec zjištěn. Je tedy možné, že v jihozápadní Asii došlo k nezávislé domestikaci, ale vzhledem k tomu, že se objevoval pouze u 2,6 % psů, stojí za jeho vznikem pravděpodobně spíše křížení vlka a psa (Ardalan et al., 2011).

Analyzované vzorky DNA zkoumající mitochondriální a Y-chromosomovou diverzitu u více než 5 000 psů ve studii Shannon et al. (2015) pocházely od nejrůznějších psích plemen i od semiferalních psů. Právě semiferalní psi jsou vhodné k výzkumu evoluční historie psů, vzhledem k tomu, že disponují širokou genetickou diverzitou, neboť nejsou zasaženi umělou selekcí a efektem hrdla lahve (Shannon et al., 2015). Efekt hrdla lahve je jev, při kterém dochází ke zmenšení populace a tím k výraznému poklesu genetické variability (Lindblad – Toh et al., 2005). Byl popsán při domestikaci vlka nebo při šlechtění dnešních plemen psů na požadované morfologické či behaviorální vlastnosti (Lindblad – Toh et al., 2005). Výrazná genetická diverzita semiferalních psů byla potvrzena a na základě výsledků byl výchozím

bodem domestikace psa označen střed Asie, pravděpodobně oblast dnešního Nepálu a Mongolska (Shannon et al., 2015).

Dalším možným místem domestikace psa je Evropa. Výzkum potvrzující tuto hypotézu byl zaměřen na analýzu mitochondriálního genomu starobylých psovitých šelem a současných vlků z Eurasie a dále byl porovnáván s mtDNA dnešních psů. Sekvence byly stejně jako v předchozích studiích zařazeny do čtyř fylogenetických kladů: A, B, C a D. Bylo prokázáno, že klad A je nejbližší příbuzný se sekvencemi pocházejícími od starobylého vlka ze Švýcarska, klad B se nejvíce přibližoval současným vlkům z oblasti Ukrajiny a Švédska, klad C je nejvíce příbuzný se starobylými psy z Německa a klad D se podobá starobylým psovitým ze Švýcarska. Jelikož byly všechny klady fylogeneticky nejbližší ke starobylým evropským psovitým šelmám, bylo místo domestikace určeno v Evropě (Thalmann et al., 2013). Také podle Verginelliho et al. (2005) byl pes domestikován z evropského vlka.

Podle VonHoldt et al. (2010) je ale místem domestikace psa Blízký východ. Většina zkoumaných psích plemen sdílí stejné haplotypy s tamními vlky. Také Gray et al. (2010) se domnívají, že domestikace psa proběhla na Blízkém východě. Výzkum byl zaměřen na původ haplotypu IGF-1, který se podobá haplotypům nacházejícím se u vlků zde žijícím. Další studie ale poukazují na to, že se může jednat pouze o projev historického křížení vlků a v této oblasti a nemusí tedy jít o proces domestikace (Wayne et al., 1992; Freedman et al., 2014).

Dle rozdílných výsledků několika studií je velmi pravděpodobné, že k domestikaci psa mohlo dojít nezávisle na sobě v různých částech světa (Vilà et al., 1997). V další studii fylogenetická analýza výrazně oddělila psy pocházející z Evropy a Blízkého východu od psů východoasijských. Oddělení těchto dvou kladů není záležitostí posledních let, ale muselo k němu dojít před více než 4 800 lety (Frantz et al., 2016). Je tedy možné, že domestikace proběhla v těchto dvou oblastech. Tuto myšlenku podporuje i to, že ve střední Eurasii nebyly objeveny tak staré fosilie, jako v západní či východní části. Odlišná příslušnost k haploskupinám mezi starobylými a dnešními evropskými psy naznačuje, že populace evropských psů byla částečně nahrazena psy z východní Asie. Většina mitochondriálních sekvencí starobylých psů patří ke skupinám C a D, ale dnešní psi mají sekvence řadící se do haploskupin A a B. Některá plemena dnešních psů jako např. sibiřský husky nebo grónský pes navíc vykazují dvojí původ (Frantz et al., 2016).

Co se týče datování procesu domestikace, výsledky řady studií se shodují na období svrchního paleolitu mezi 40 000 - 15 000 lety (Dayan, 1994; Druzhkova et al., 2013; Freedman et al., 2014; Germonpré et al., 2009; Germonpré et al., 2015; Pang et al., 2009;

Savolainen et al., 2002; Thalmann et al., 2013; Verginelli et al., 2005; Wang et al., 2016). Crockford et al., (2012) popsali archeologické nálezy patřící pravěkým psům a zařadili je do období před 30 000 lety. Podle jiných studií došlo k domestikaci psa až v neolitickém období (Axelsson et al., 2013; Drake et al., 2015). Z rozdílných výsledků lze usuzovat, že proces domestikace mohl začít na několika místech současně (Pionnier – Captain et al., 2011).

### **3.2 Domestikace**

Podle Darwina (1868) probíhá domestikace podobně jako evoluce s tím rozdílem, že ke změnám nedochází přirozeným výběrem, ale výběrem umělým. Zeder (2015) uvádí, že domestikace je postupné cílevědomé přetváření divoce žijících druhů organismů v druhy vhodné k chovu a následné zaměření na dosažení různých specifických vlastností. Price (1984) definuje domestikaci zvířat jako proces, kterým jsou zvířata chovaná v zajetí adaptována na člověka a nově vytvořené prostředí. Výsledkem adaptace zvířat takovému prostředí a vlivem selekce dochází u domestikovaných zvířat jak k morfologickým, tak i fyziologickým změnám, které jsou dále dědičně přenášeny na potomky. Domestikovaná zvířata jsou většinou úplně závislá na péči člověka (Price, 1999). Na domestikované živočichy a rostliny se může pohlížet taktéž z ekonomického hlediska jako na produktivní kapitál nebo způsob integrace do sociální struktury lidské společnosti (Russell, 2002; Zeder, 2012).

### **3.3 Teorie domestikace**

Každý druh reaguje na domestikaci specifickým způsobem, a tak se liší i změny, které nastaly v důsledku domestikace. K procesu domestikace nedošlo u dnešních domestikovaných živočichů ve stejnou dobu, stejným způsobem a na jednom místě (Zeder, 2012). Existuje několik teoretických cest domestikace (Zeder, 2012), viz podkapitoly 3.3.1 – 3.3.3.

Podle Pitulko et Kasparov (2017) je pravděpodobné, že domestikace psa zahrnovala následující fáze:

#### **3.3.1 Teorie cesta komenzála**

Jde vlastně o „symbiotickou cestu,“ kdy člověk vytvoří nové prostředí, a vhodní jedinci se postupně přibližují k lidem a využívají jeho zdrojů, např. zbytky potravy, možnost lovu kořisti v blízkosti lidí (Coppinger et Coppinger, 2001). Pitulko et Kasparov (2017) nazývá tuto teorii jako přirozený výběr zvířete prostřednictvím potravního chování

v ekologickém prostředí utvořeném lidskou činností. Tato zvířata si sami postupně mohou vytvořit vztah s člověkem (Zeder, 2012). Teorie cesty komenzála je přijímána jako pravděpodobně nejpřesnější teorie o samodomestikaci vlka (Morey, 1994). Pokud by podstoupili vlci cestu komenzála, s největší pravděpodobností tito vlci nebyli alfa vlci, ale vlci na spodní příčce hierarchie. Tito vlci byli mnohem méně agresivní a mohli být méně nebezpeční lidem a mohli tak využívat tento způsob zisku obživy (Zeder, 2012). Lidé z tohoto vztahu neměli zpočátku žádný užitek. Teprve až postupem času docházelo k vývoji společného soužití, a i oni začali ze vztahu profitovat (Coppinger et Coppinger, 2001). Podle Germonpré et al. (2012) je však tato teorie samodomestikace u vlka jen málo pravděpodobná, protože prehistorický člověk se živil převážně jako sběrač a v jeho okolí nebylo mnoho zbytků, které by mohly posloužit jako potrava pro vlky.

Druhou možností, jak si mohl člověk domestikovat vlka, byla, že vybral jeho mláděta z nory, ať už jako společníka nebo jako pomocníka k lovu potravy (van Kerkhove, 2004). Budiansky (2002) však tuto domněnku vyvrací s tím, že i ochočený vlk může pro člověka představovat nebezpečí. Podle Germonpré (2012) je druhá varianta pravděpodobnější, neboť vlci představovali pro člověka významný zdroj kožešiny používané na ošacení, ze zubů byly vyráběny šperky a významnou roli hráli v rituálech. Tuto teorii podporují i četné kosterní nálezy vlků nalézané společně s kostmi lidí od dob středního pleistocénu (Olsen, 1985).

Další zvíře, které se pravděpodobně domestikovalo cestou komenzála, byla kočka (Zeder, 2012), a to pravděpodobně v oblasti Blízkého východu (Driscoll et al., 2007). V lidských hrobech na Kypru starých 8 500 let, byly nalezeny i pohřbené kočky domácí, což poukazuje na vzájemný vztah člověka a koček (Zeder, 2012). Dále do této kategorie lze zařadit kura, krůty a morčata. Pravděpodobně touto cestou prošla i prasata, která podle nalezených ostatků byla nejdříve domestikována na Blízkém východě v celoročně osídlených oblastech v blízkosti lesů, kde stejně jako psi pojídala odpadky (Zeder, 2012). Ale podle genetických studií existovalo mnoho na sebe nezávislých lokalit, kde došlo k domestikaci prasat (Larson et al. 2007).

### **3.3.2 Teorie cesta kořisti**

Tato teorie se zakládá na tom, že lidé pozorovali přirozené migrační toky zvířat a následovali je. Domestikace těchto druhů zvířat započala pravděpodobně jako reakce na nedostatek potravy nebo kvůli nepříznivým přirozeným podmínkám, kdy se snížila početnost lovené zvěře. Lidé začali experimentovat s novými loveckými strategiemi a postupně se začali ubírat spíše cestou zemědělce než lovce. Ve chvíli kdy se lidé začali

usazovat a přecházet na zemědělský způsob života měli více možností k ochočování a následně i k domestikaci divokých zvířat (Zeder, 2012).

Do této kategorie lze zařadit domestikaci ovcí a koz (Larson et Burger, 2013), které byly domestikovány v oblasti Blízkého východu přibližně před 10 000 lety (Zeder, 2012). Dalšími zvířaty domestikovanými touto cestou byli buvoli v jižní Asii (Fuller, 2011), jaci v Tibetu, a případně další druhy skotu, jako je například mithan v Jižní Asii; velbloudovití (lamy a alpaky) v Jižní Americe taktéž spadají do této kategorie (Zeder, 2012).

### **3.3.3 Teorie cílené cesty**

Využití „cílené cesty“ jako jednu z možných domestikačních cest je mnohem obtížnější. Zvířata domestikována touto cestou pravděpodobně neměla klíčové charakteristiky chování, které mají jiné přizpůsobivé druhy zvířat (např. vracení se do lidských sídel, kde se najdou zbytky potravy, či snadnější manipulovatelnost ve stádu). V důsledku toho domestikace těchto zvířat vyžaduje záměrné úsilí ze strany lidí, a využití pokročilejších technologií (Zeder, 2012).

Touto cestou byl domestikován například kůň nebo osel před 6 000 lety. Také velbloud dvouhrbý ze střední Asie a velbloud jednohrbý z Arabského poloostrova byli ochočeni a posléze domestikováni kvůli masu, mléku, ale především kvůli přepravě (Zeder, 2012). V posledních dvou stoletích bylo domestikováno mnoho nových druhů zvířat pro potřebu lidí, a to především kožešinová zvířata, jako jsou norci a lišky, jako zdroj masa např. nutrie, bizoni, emu (také pro vejce), jeleni, pižmoni, paovce, daňci, jeleni milu. A v neposlední řadě mnoho papoušků jako společníků člověka, jako např. andulka (Zeder, 2012).

### **3.4 Domestikační změny u psa**

Domestikovaný pes má největší variabilitu ve fenotypu ze všech domestikovaných zvířat (Wayne, 2001).

Jednou z prvních morfologických změn, která se začala objevovat u všech domestikovaných zvířat, byla změna velikosti zvířete (Napierala et Uerpmann, 2010). Podle Pacquet (2003) mají vlci delší končetiny v porovnání se psy. Bylo prokázáno, že u vlků žijících v blízkosti lidí se postupně začal měnit tvar lebky a u lebek nalezených v Předmostí u Přerova se často objevovala polyodontie (Germonpré et al., 2012). V průběhu procesu domestikace došlo k poměrně výraznému zmenšení hlavy až o 20 % (Coppinger et Coppinger, 2001), zmenšení velikosti mozkovny, s čímž je spjat i pokles hmotnosti mozku až o 30% (Schoenebeck et Ostrander, 2013), při porovnání stejně velkého psa a vlka je rozdíl

ve velikosti mozku rozdíl velikosti mozku 10% v neprospěch psa (Coppinger et Coppinger, 2001). Dalšími změnami, které se objevily, bylo shlukování zubů, zkrácení nosu či zkracování čelistí (Janeczek et al., 2008). Změny na zubech mohly ovšem nastat již předtím, než se vlci přiblížili k lidským sídlům a než začal proces domestikace (Zeder, 2012; Morey, 1994). Jak uvádí Coppinger et Schneider (1995) zuby psů jsou výrazně menší, než je tomu u vlků.

Další morfologickou změnou, kterou můžeme pozorovat, je pak různé postavení a tvar očí nebo uší (Van der Geer, 2008). Jednou z prvních morfologických změn, způsobenou domestikací, kterou lze na první pohled pozorovat, je zatočení ocasu a druhotně pak také změna jeho nasazení či nesení (Trut et al., 2004). U psů můžeme navíc pozorovat velkou variabilitu zbarvení, délky a typu srsti, což je také důsledkem domestikačního procesu (Cieslak et al., 2011).

### 3.4.1 Belyaevův experiment

Vědci se dlouho zabývali otázkou, proč se při procesu domestikace objevovaly nové znaky a proč můžeme na dnešních domestikovaných zvířatech pozorovat velmi podobné morfologické změny. Na tyto otázky by mohl odpovědět experiment Dmitrije Konstantinoviče Belyaeva (Trut, 1999).

Belyaev byl sovětský genetik a bývalý ředitel Ústavu cytologie a genetiky v Novosibirsku na Sibíři. Předpokládal, že morfologické a fyziologické změny pozorované u domácích zvířat jsou výsledkem genetických změn, ke kterým došlo v průběhu selekce (Trut 1999). Podle Belyaeva na počátku domestikace nebyla klíčová velikost či využití zvířete, ale specifické chování, jako je podřízenost a krotkost. Belyaev si vybral jako jedině selekční kritérium ve svém experimentu právě krotkost a jako cílový druh si vybral stříbrnou varietu lišky obecné (*Vulpes vulpes*) (Trut 1999, 2009).

Na začátku experimentu bylo vybráno 130 lišek – 30 samců a 100 samic. Všechny pocházely z kožešinových farem, kde byli vybráni ti nejkrotší jedinci. Lišky byly chovány v samostatných klecích, kde nepřicházely do kontaktu s lidmi. Liščata zůstávala s matkou přibližně do věku 2 měsíců, poté byla odstavena do klece bez matky a následně ve třetím měsíci věku byla rozdělena do samostatných klecí (Trut, 1999, 2009). Liščata procházela testem, podle něhož byla rozřazena do čtyř kategorií podle krotkosti.

Do 3. kategorie byla zařazena liščata, která útočila na chovatele nebo se snažila o útěk. Liščata 2. kategorie snášela manipulaci a ošetřování, ale nevykazovala přátelskou reakci na experimentátora. Po 4. generaci selektivního chovu se začala objevovat liščata 1. kategorie,

keré již vyžadovala pozornost a začalo se objevovat kňučení či vrtění ocasem při přiblížení se experimentátora ke kleci (Trut, 2009). Po 6 generacích se vytvořila „elitní skupina – EI,“ která projevovala snahu o navázání kontaktu s člověkem mnohem více než lišky 1. kategorie. U těchto lišek bylo pozorováno očichávání a olizování experimentátora a „žadonění“ o pozornost kňučením. Do nově vytvořené skupiny EI spadalo jen 1 % jedinců, ale počet těchto jedinců postupně s pokračujícím chovem narůstal, a již v 10. generaci 18 % procent liščích mláďat patřilo do EI. Ve 20. generaci stoupl počet takto krotkých lišek na 35 % a v dnešní době patří již téměř všechny lišky zařazené do tohoto experimentu do kategorie EI (Trut, 1999, 2009).

Jednou z prvních domestikačních změn, které se u lišek objevily, byla ztráta pigmentu v určitých oblastech těla. Tato změna byla zaznamenána i u jiných domestikovaných zvířat např. u psů nebo hospodářských zvířat. Ztráta pigmentu vedla v některých případech ke vzniku odznaku ve tvaru hvězdy. Tyto znaky se objevovaly především na hlavě – viz obrázek č. 1.



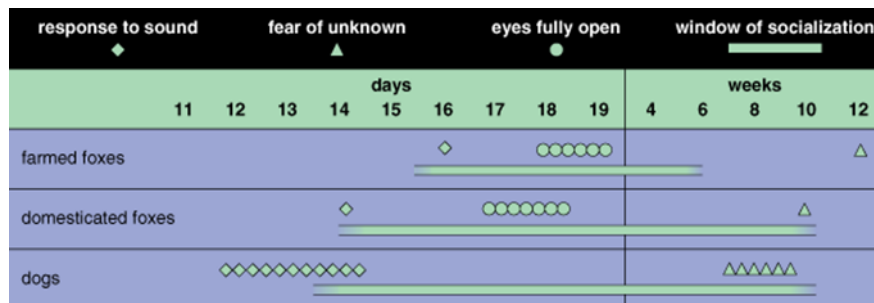
*Obr. 1. Ztráta pigmentu na hlavě lišky a vznik barevného vzoru podobného jako u jiných domestikovaných zvířat (Trut, 1999)*

Další velmi nápadnou morfologickou změnou bylo postupné klopení uší či zatočení ocasu. V 15. generaci lišek se začaly objevovat jedinci s kratšími ocasy a končetinami (Trut, 1999, 2009). Byla také pozorována změna velikosti a tvaru lebky. Lebky se zmenšovaly, zkracovaly a v rostrální části rozšiřovaly ve srovnání s kontrolní skupinou. Další změnou byla



„feminizace“ lebek u samců. Lebka samců je obvykle mohutnější, ale v experimentu se u lišek pohlavní dimorfismus snižoval (Trut, 1999).

Jednou z prvních behaviorálních změn u experimentálních lišek bylo otevírání uší a očí liškat v ranějším věku ve srovnání s divokými neselektovanými liškami, čímž došlo i k prodloužení tzv. „socializačního okna“ (Trut, 1999, 2009). „Socializační okno“ je významné nejen u lišek, ale i u dalších psovitých šelem. Toto „okno“ slouží mláďatům k prozkoumávání okolí a socializaci s dalšími mláďaty, rodiči nebo člověkem. Uzavírá se v době, kdy mládě začne posuzovat cizí vjemy jako negativní a začíná je vnímat jako hrozbu. Díky prodloužení tohoto „okna“ měly pokusné lišky mnohem více času na socializaci s experimentátorem (Trut, 1999). Viz obrázek č. 2.



Obr. 2. Socializační okna neselektovaných lišek z kožešinové farmy (farmed foxes), lišek selektovaných na krotkost (domesticated foxes) a psů (dogs). Kosočtverec znázorňuje otevírání uší, trojúhelník strach z neznámého a kolečko otevírání očí. Plná čára značí socializační okno. (Trut, 1999)

Opožděná reakce na strachové podněty je spojena se změnou hladiny kortikosteroidů. U neselektovaných divokých lišek se hladina kortikosteroidů začne výrazně zvyšovat ve věku 2 - 4 měsíců a obdobné hladiny jako má dospělý jedinec lišky dosáhnou ve věku 8 měsíců. U experimentálních lišek se hladina kortikosteroidů začala zvyšovat později, což ponechávalo jedincům delší čas na socializaci, jak bylo uvedeno výše. Po více než 10 generacích řízené selekce lišek se hladina kortikosteroidů snížila téměř o polovinu a zároveň se zvýšila hladina hormonu serotoninu (Trut, 1999, 2009).

U dospělých jedinců bylo možné častěji zaznamenat některé šteněčí vlastnosti (pedomorphosis) jako je klopení uší, kňučení a poddajnost (Trut, 1999; Trut, 2009).

Domestikační změny	Domestikovaná zvířata
Obří či zakrslá velikost	Všechna
Strakaté zbarvení srsti	Všechna
Vlnité či kudrnatá srst	Ovec, pes, kůň, prase, koza, myš, morče
Zatočení ocasu	Pes, prase
Kratší ocas, menší počet ocasních obratlů	Pes, kočka, ovce
Svěšené uši	Pes, kočka, prase, kůň, ovce, koza, skot
Změna v reprodukčním cyklu	Všechna až na ovce

Tab 1. Domestikační změny u různých druhů domestikovaných zvířat (Trut, 1999)

Zmenšení velikosti lebky je obecně jedním z prvních reakcí na silný selekční tlak na krotkost (Plogmann et Kruska, 1990). Zmenšením mozkovny nejsou však všechny mozkové části ovlivněny stejně. U domestikovaných druhů zvířat se redukovaly různé části mozku různě, např. u prasat nedošlo k výrazným změnám ve velikosti spánkového laloku a zadního čtverhrbolí středního mozku, ale došlo ke zmenšení předního čtverhrbolí středního mozku (Plogmann et Kruska, 1990). Experimenty s domestikovanými liškami také podporují hypotézu, že zmenšení velikosti mozku je reakcí na silný selekční tlak na krotkost a sníženou reaktivitu, která je základem domestikace zvířat. Jak ale prokázali Rehkämper et al. (2008), nemusí nutně dojít pouze ke zmenšování oblastí v mozku, kdy např. u domácích holubů došlo v důsledku domestikace ke zvětšení části mozku, která je zodpovědná za paměť a učení – limbický systém. U psa došlo naopak k dramatickému zmenšení limbického systému až o 40 % (Kruska, 1988). Tato část se skládá z hipokampu, hypotalamu, hypofýzy a amygdaly, a tato část mozku reguluje endokrinní a autonomní nervový systém, který naopak ovlivňuje chování jako je agrese, strach a reakce na stres (Zeder, 2012)

Výraznou změnou prošla i oblast reprodukce. Lišky v přírodě pohlavně dospívají v 8. měsíci věku a jsou výhradně monoestrické, přičemž početnost vrhu se pohybuje v rozmezí od 1 do 13 mláďat (Trut, 1999). Lišky zařazené do experimentu dospívaly přibližně o měsíc dříve a vrhy byly početnější v průměru o jedno mládě. Doba reprodukce se prodloužila a některé samice byly ochotné se pářit i mimo sezónu, ovšem ani jedno mládě narozené mimo sezónu nepřežilo (Trut, 2009).

### 3.4.2 Příčiny domestikačních změn

Inbreeding jako možná příčina domestikačních změn byl zohledněn i v experimentu Belyaeva, který použitím lišek z různých kožešinových farem udržel koeficient inbreedingu přibližně na hodnotě 0,02 – 0,07 (Trut 1999, 2009). Ačkoliv byl inbreeding důležitý

v prvopočátcích domestikace dnešních domácích zvířat, autoři se shodují, že konkrétně u lišek inbreeding nehraje významnou roli (Morey, 1994; Trut, 1999).

Další z možností je opožděná či brzká reakce v ontogenezi. Belyaev zjistil, že barevná změna vzoru na hlavě je řízena genem Star („hvězda“). Bylo zjištěno, že tento gen ovlivňuje migrační rychlost melanoblastů embryonálních melanocytů, které jsou zodpovědné za zbarvení srsti zvířete. Melanocyty se tvoří v ektodermu, které dále migrují do různých částí epidermis embrya. Za normálních okolností tento přesun začíná okolo 28. až 31. dne vývoje embrya. U experimentálních lišek docházelo ke zpoždění této migrace v průměru o 2 dny. Toto zpoždění mohlo být příčinou ztrát některých melanoblastů a následně tak mohlo dojít ke vzniku typického vzoru na hlavě (Trut, 1999).

### **3.5 Archeologické nálezy**

Archeologické nálezy mohou výrazně přispívat k objasnění procesu domestikace psa. Psí lebka lze odlišit od té vlčí na základě několika morfologických znaků, psi mají kratší a širší rostrum, širší mozkovnu, kratší lebku (Germonpré et al., 2009; 2012) a širší patro (Germonpré et al., 2012; Morey, 1992). Patrně v důsledku zmenšení čelistí došlo již v samotných počátcích domestikace psů k nahloučení zubů (Germonpré et al., 2012). V počátcích domestikace nejsou změny dostatečně patrné a je téměř nemožné s přesností určit, zda se jedná o pozůstatky vlka nebo psa (Ding et al., 2012).

Společné naleziště kostí vlků a předků člověka, byly objeveny v Zhoukoudian v severní Číně. Podle odhadů je stáří těchto pozůstatků 300 000 let (Olsen, 1985). Výrazně mladší (150 000 let) nález byl objeven v jeskyni Lazaret na území jižní Francie (Galibert et al., 2011). Na základě těchto nálezů se lze domnívat, že předchůdci člověka a prehistoričtí vlci žili v těsné blízkosti.

#### **3.5.1 Belgie – jeskyně Goyet**

Jeskyně Goyet se nachází ve vápencovém útesu v údolí Samson u přítoku řeky Maas. Jeskyně se skládá z několika komor, ve kterých bylo nalezeno velké množství paleolitických artefaktů (Germonpré et al., 2009). Artefakty zde nalezené pochází z různých období, a to z mousterianu, aurignacien, gravettien a magdalenien, což svědčí o znovuosídlování jeskynního komplexu od pleniglaciálu až do pozdního glaciálu. Eduard Dupont (geolog a archeolog) našel v roce 1860 i fosilní lebku psovitě šelmy. Její stáří bylo původně odhadováno na 32 000 let (Germonpré et al., 2009), ale později na základě radiokarbonové metody bylo stáří určeno na 36 000 let (Germonpré et al., 2012). Na základě analýzy DNA je lebka zařazena do období paleolitu. Podle nepublikovaných Dupontových poznámek se lebka

našla v postranní galerii jeskyně, společně s pozůstatky mamuta, rysa a jelena. Tato lebka patří mezi nejstarší kosterní pozůstatky psa, nesoucí rozdílné znaky od pozůstatků vlka. (Germonpré et al., 2009).

### **3.5.2 Avdeevo**

Avdeevo je jedno z gravettianských sídel, ležící v Rusku poblíž města Kursk. Bylo zde nalezeno velké množství pozůstatků mamutů, ale i lišek a vlků, kteří byli pravděpodobně loveni kvůli kožešině. Našlo se zde několik kosterních pozůstatků psovitých šelem, zubů, a především jednu celou lebku psovité šelmy. Naleziště v Avdeevo je datováno do období 20 000– 21 000 let nazpět (Germonpré et al., 2012).

### **3.5.3 Rusko – Kostenski 17**

Kostenski 17 je jedno z míst v oblasti Kostenski-Borshchevo ležící na západním břehu Donu poblíž Voroněži. Celá tato oblast byla zasypána sopečným popelem a její stáří se datuje na 41 000 – 38 500 let (Holliday et al., 2007). Byla zde nalezena i kompletní lebka psovité šelmy (Germonpré et al., 2012). Bylo prokázáno, že nalezené kosterní pozůstatky patřily vlkům (Hoffecker et al. 2010). Ačkoli tyto nálezy nedokazují počátek domestikace psa ani spolupráce lidí a vlků, dokazují, že lidé a vlci žili v této lokalitě v období raného paleolitu společně (Germonpré et al., 2012).

### **3.5.4 Česká republika – Předmostí u Přerova**

Předmostí u Přerova je velmi známá archeologická lokalita. V této oblasti se provádí vykopávky od roku 1880. Bylo zde nalezeno mnoho lidských ostatků a dalších kostí z období paleolitu. Celou oblast osidlovala takzvaná gravettianská kultura, která osídlila i další oblasti Evropy (Germonpré et al., 2012). Bylo zde nalezeno více než 1000 pozůstatků koster mamutů, člověka, a také pozůstatky psovitých šelem. Z celkového počtu nálezů kosterních pozůstatků 8 % patřilo psovitým šelmám (Germonpré et al. 2012). V roce 1894 bylo nalezeno 8 kompletních koster vlka, ale jejich lebky byly odděleny od koster nebo rozbity. Častý výskyt perforovaných lebek dokazuje, že se pravděpodobně jednalo o rituál a mozky psovitých šelem byly pojídány. Součástí rituálu bylo patrně i vkládání kostí do tlamy mrtvého psa, což opět poukazuje na zvláštní vztah lidí a psovitých šelem (Germonpré et al., 2012). Již v roce 1894 zde byla nalezena kompletní kostra psovité šelmy (Germonpré et al., 2012). Tento nález velmi připomínal nález kostry psovité šelmy na archeologickém nalezišti lovců - sběračů ze středního holocénu na Sibiři v místě Shamanka (Losey et al., 2011). Dále zde byly objeveny 3 dolní čelisti patřící psovitým šelmám (Germonpré et al., 2012). U těchto

nálezů předchůdců psa se vyskytovala polyodontie zubů častěji než u vlků ze stejného období. Mohla by to být první známka genetické izolace psovitých šelem v Předmostí z plenigaciálské vlčí populace (Germonpré et al., 2012).

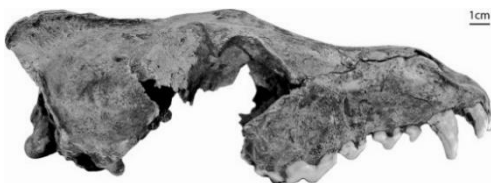
### **Lebky z Předmostí u Přerova**

#### **OK 1069 (Předmostí 3)**

Má tři chybějící zuby (pravý C, část levého P2 a levý P3) a svědčí o ztrátě zubu ante mortem. Taktéž se tu projevuje částečné vypadávání zubů: levý C / levý P1, pravý P2 / P3 / P4; P3 je částečně otočený ve srovnání s osou P2 a P4. Mozkovna je perforovaná. Tento exemplář byl přiřazen do skupiny "Canis lupus minor". Dolní čelist je přítomna (Germonpré et al., 2012). Při porovnání lebky OK 1060 a OK 1069 je patrné, že na OK 1069 je jasně patrná perforace a ztráta levého špičáku.



*Obr. 3. Předmostí lebka OK 1060 (Germonpré et al., 2012)*



*Obr. 4. Předmostí lebka OK 1069 (Germonpré et al., 2012)*



Obr. 5. Horní patro lebky OK 1069. Je zde vidět ztráta špičáku a zacelení zubního lůžka, znázorněné šipkou. P3 je částečně otočený oproti ose P2 a P4, znázorněno přerušovanou šipkou (Germonpré et al., 2012).

### Předmostí 1

Jedná se o největší lebku z Předmostí. Nosní kost byla rozbita ante mortem. Psovité šelma žila dost dlouho na to, aby její nosní kost opět srostla, nicméně kost je deformována a vykazuje zvýšenou pórovitost. Mozkovna tohoto zvířete byla perforována na levé straně mozkovny. Tato psovité šelma byla přiřazena do skupiny „Canis lupus major“. Dolní čelist je také přítomna (Germonpré et al., 2012).



<sup>1cm</sup> Obr. 6. Perforace na levé straně mozkovny (Germonpré et al., 2012).

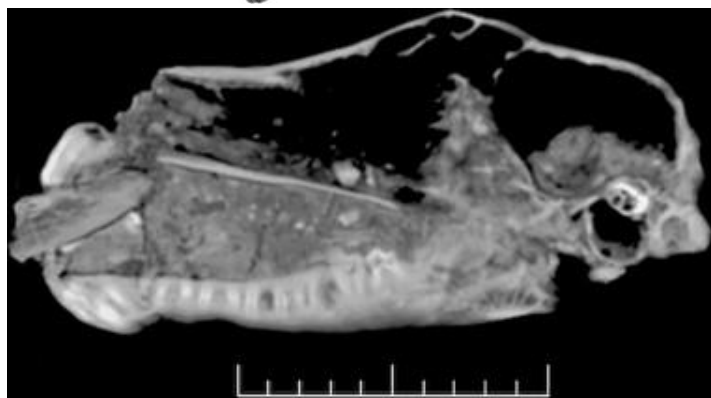


<sup>1cm</sup> Obr. 7. Rozbitá a uzdravená nosní kost je znázorněna šipkou (Germonpré et al., 2012).

Velkou zvláštností na této lebce je fragment velké, ploché kosti (šířka: 43 mm, délka: 45 mm, tloušťka: 18 mm), který leží mezi horními a dolními řezáky a byl vložen ante mortem do ústní dutiny. Korunka pravého špičáku byla poškozena, když zvíře bylo ještě naživu (Germonpré et al., 2012).



Obr. 8. Lebka Předmostí (–), je zde dobře viditelná kost vložená do ústní dutiny (Germonpré et al., 2012).



Obr. 9. CT sken, lebky Předmostí (–) z levé strany. Je zde dobře viditelná kost vložená do tlamy (Germonpré et al., 2012).

### 3.5.5 Jeskyně Razboinichya – Altaj jižní Sibiř

Jeskyně Razboinichya se nachází v sibiřském pohoří Altaj a byla objevena v roce 1962. V této jeskyni se nachází jílovitý sediment, díky kterému se dochovalo velké množství kosterních pozůstatků. Celkem zde bylo nalezeno přes 70 000 kosterních nálezů. Byly zde nalezeny pozůstatky lišek, vlků, jeskyních hyen, medvědů, ale i ovcí a kozorožců. V roce 1975 zde byla nalezena lebka psovitě šelmy, která byla později určena jako psí (Ovodov et al., 2011). V roce 2007 byly vzorky poslány do tří různých nezávislých institucí: Tucsonu v Arizoně (USA), Oxfordu (Velká Británie) a Groningenu (Nizozemsko), kde bylo pomocí radiokarbonové metody určeno datování nalezených lebek do období před 29 950 - 27 850 lety. Stáří lebky odpovídá kalibrovanému věku před 33 500 - 33 000 lety (Ovodov et al., 2011).

Dále byla lebka změřena podle pravidel von den Driesh (1976) a porovnána s dalšími lebkami - vlčí lebkou z pleistocénu, lebkou prehistorického psa, lebky moderních vlků ze Severní Ameriky a Evropy, lebkou pravěkého psa z Grónska, lebkou z Předmostí. Podle Ovodova et al., (2011) výsledné měření metrických kritérií lebky nález spadá do neolitických a pozdějších psů. Lebka je krátká a poměrně široká, zuby nejsou tak natěsnané jako zuby neolitických psů, velikostně zuby odpovídají zubům vlka a jsou nepatrně opotřebené, což naznačuje mladého jedince. Podle těchto výsledků došli autoři k závěru, že se mohlo jednat o psa na počátku domestikace, který už vykazoval prvotní domestikační rysy (Ovodov et al., 2011). Nalezená lebka z jeskyně Razboinichya je velmi podobná psům z jeskyně Goyet. Tisíce kilometrů vzdálené lokality archeologických nálezů v Evropě a na Sibiři, také dokazují, že domestikace psa mohla mít své kořeny v různých lokalitách (Ovodov et al., 2011).



*Obr. 10. Fotografie lebky psovité šelmy z jeskyně Razboinichya A – Pohled shora, B – Profil, C – Horní patro lebky, D – Levá dolní čelist, E – Řada zubů dolní levé čelisti. Trojúhelníkový otvor v lebce je pozůstatek odběru na radiokarbonové datování z roku 2007 (Ovodov et al., 2011).*



### 3.5.6 Jeskyně Kesslerloch

Jeskyně Kesslerloch leží v nejsevernější části Švýcarska nedaleko hranic s Německem. Archeologické vykopávky zde započaly v roce 1873 (Napierala et Uerpmann, 2010). Švýcarský paleontolog Ludwig Rüttimeyer zde objevil kusy horní čelisti, podobné lebce malého psa, jejíž stáří bylo radiokarbonovou metodou určeno na 12 225 let. U jižního vchodu jeskyně byly nalezeny fragmenty lebky další psovité šelmy, konkrétně kousky horní a dolní čelisti a dále kus loketní kosti. Podle poznámek jednoho z výzkumníků (K. Hescheler) se zuby podobaly ovčáckým psům, podle jeho závěru byly tyto psí pozůstatky určeny jako pozůstatky recentního psa. Velikosti zubů u psa z Kesslerlochu jsou velmi podobné těm, které zkoumala ve své práci Germonpré et al. (2009). Z porovnání velikosti zubů psa z jeskyně Kesslerloch, zubů recentních vlků a nálezů z Eliseevichi, Kniegrotte a Mezin, vyplývá, že pes z Kesslerloch pravděpodobně nepocházel z oblasti Alp, ale byl dovezen z jiné oblasti. Jeho zuby naznačují, že byl více podobný vlkům z Arábie (Napierala et Uerpmann, 2010).



Obr. 11. Různé pohledy na pozůstatek psa z Kesslerlochu (Napierala et Uerpmann, 2010).

### 3.5.7 Bonn - Oberkassel

Na tomto nalezišti byly objeveny dvě kostry psů. Jeden ze psů byl pohřben v lidském hrobě, kde ležel muž a žena. Tento hrob byl objeven horníky v roce 1914 a pes z toho hrobu je považován za nejstaršího pohřbeného psa (Janssens et al., 2016). Pes v tomto hrobě ležel na boku a byl posypán červeným hematitem. Není známo, jestli byl pes zabit kvůli pohřbu či

zemřel přirozeně. Janssens et al., (2016) se zabýval výzkumem těchto kostí a došel k překvapivým závěrům, že podle radiokarbonové metody se stáří psa neshoduje se stářím nalezených lidských kostí. Stáří psa se určilo na 14 500 let. Bylo také zjištěno, že byl přibližně 5-7 měsíců starý a vážil 7-15 kg.



*Obr. 12. Kostra psa z Bonn - Oberkassel (Janssens et al., 2016)*

Čistě psí hroby se objevovaly až mnohem později v období neolitu, například na Hyaonimské terase a na Ein - Mahalla 11 600 př.n.l. Ve Skandinávii v období mezolitu jsou nálezy hrobů staré 8 500 – 6 500 let nebo masivní hrob psů (1200 jedinců) v Aškelonu (Izrael) datovaný 2 500 př.n.l. (Morey, 2006). Ale pohřbívání psů v lidských hrobech se vyskytovalo převážně v Novém světě. Zdá se, že společné pohřbívání má velký symbolický význam. Pes byl pravděpodobně symbolem strážce před zlem, pomocník při lovu či doprovod do posmrtného života (Morey, 2006).

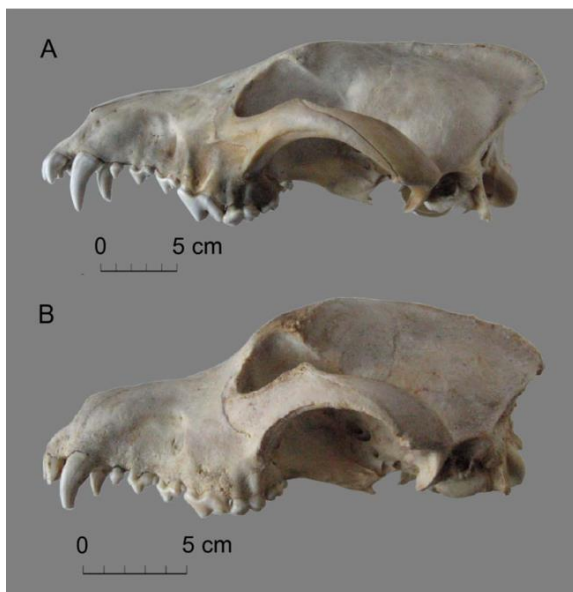
### **3.5.8 Rusko – Eliseevichi**

Na archeologickém nalezišti v Eliseevichi v Rusku byly objeveny dvě lebky patřící dospělým psům, jejichž stáří se odhaduje na 13 000 – 17 000 let. Na těchto lebkách lze nalézt podobu s lebkou sibiřského huskyho, ačkoli byly celkově větší a jejich čelní kost byla plošší (Sablin et Khlopachev, 2002).

### 3.5.9. Rusko – Zhokhov

Na východní Sibíři se nachází naleziště Zhokhov. V současné době je Zhokhov nejstarší archeologickou lokalitou na arktickém území. Kromě četných důkazů o osídlení lidmi v raném holocénu, kosterních pozůstatků severních sobů a ledních medvědů (Pitulko et al., 2015) zde byly v letech 1989-90 nalezeny i pozůstatky malého masožravce, obdobné velikosti jako je pes domácí (Pitulko et Kasparov, 1996). Stáří kosterních pozůstatků psů bylo datováno do období 8 910 let před současností (Pitulko et Pavlova, 2015). V nalezišti Zhokhov jsou kosti psů zastoupeny pouze malým počtem fragmentů (151), což představuje cca 0,5 % všech identifikovatelných kosterních nálezů (Pitulko et al., 2015). V místě byly nalezeny dvě téměř úplné lebky, z nichž jedna byla oddělena od těla zvířete. Obě lebky se lišily velikostí a výsledky analýz dokazují, že se jednalo o dospělé (Pitulko et Kasparov, 2017).

Lebky byly podrobeny měření, a to zejména poměr oblasti kraniální k celkové délce lebky a poměr výšky nosu k celkové délce lebky. Tento parametr je univerzálním kritériem, na základě kterého lze spolehlivě rozlišit lebku vlka a psa. Navíc bylo provedeno zkoumání mitochondriální DNA těchto pozůstatků (Lee et al., 2015). Výsledky tohoto výzkumu dokazují, že se jednalo o jedince patřící k haplotypu mtDNA psů ze severní části Eurasie. Významné je, že předci těchto zvířat se lišili jak morfologicky, tak i geneticky od vlků, tj. mohou být označeny jako *Canis familiaris* a jsou cenným zdrojem dat pro určení procesu domestikace psa. Podle kosterních pozůstatků z lokality Zhokhov byla odhadnuta hmotnost jedinců na 18 a 28,5 kg. Rozměry lebek poukazují na dobře vyjádřenou morfologii těchto zvířat. S největší pravděpodobností se jednalo o silné lovecké psy využívané na specializovaný lov ledního medvěda (Pitulko et al., 2015) nebo psy využívané k přepravě nákladu (Pitulko et al., 1998).



Obr. 13. Vizuální rozdíl v morfologii lebky vlka (A) a psa (B) (Pitulko et Kasparov, 2017)

### 3. 5. 10. Dunajská oblast

Dunajská oblast je rozlehlý kaňon oddělující jižní Karpaty od severozápadního předhůří Balkánu. Oblast byla obydlena od pozdního pleistocénu. Kosterní pozůstatky psů pocházejí ze čtyř lokalit, které se nacházejí na pravém břehu řeky Dunaj: Vlasac, Padina, Lepenski Vir a Hajducka Vodenica. Výzkum byl zaměřen na morfologické měření částí lebek, které jsou považovány za nejdůležitější pro spolehlivé rozlišení psa a vlka. Jedná se o dolní čelist, dále velikost a pozici zubů (Benecke, 1987; Clark, 1996; Clutton-Brock, 1997). Stáří vzorků se odhaduje do doby raného mezolitu, do období 9 400 až přibližně 7 500 před současností. Neexistují žádné archeologické důkazy z období 7 500 až 6 200 let před současností, a tudíž se zdá, že během této pozdní mezolitické fáze mohlo být místo zcela opuštěné (Boric et Dimitrijevic, 2009). Dle analýzy kosterních pozůstatků psů je ale zřejmé, že domestikace psů v Dunajské soutěsce proběhla v průběhu mezolitu, pouze jeden nález byl zařazen do období středního neolitu. Nálezy prokázaly celkové zmenšování těla a zkracování čelistí (Dimitrijevic et Vukovic, 2005).

## 4. Závěr

Jak dokazují četné archeologické nálezy, soužití lidí a vlků má zřejmě mnohem delší trvání, než se doposud předpokládalo. Etnografie a archeologie Sibíře i dalších území jsou bohaté na důkazy, že pes i vlk hráli zvláštní roli v životě lidí a byli součástí mnohých kultur obyvatel nejméně od doby holocénu. V současnosti však stále není možné odpovědět na otázku, kdy a kde došlo k domestikaci psa. Na základě současných poznatků se zdá, že proces domestikace začal na několika místech současně. Datování období je velmi spornou záležitostí, avšak podle archeologických vykopávek je pravděpodobné, že byli psi domestikováni v období paleolitu zhruba před 30 000 lety. Nejstarší nalezenou lebku psa je lebka z jeskyně Goyet v Belgii. Lebka patřila paleolitickému psu, který žil pravděpodobně před 36 000 lety. Další podobně staré lebky nalezené na Ukrajině v Mezinu a Mezhyrichu byly podrobeny analýze DNA, na základě čehož bylo zjištěno, že tyto psovitě šelmy vykazovaly výraznou genetickou variabilitu. Podle genetických studií je nejpravděpodobnějším lokalitou domestikace psa Evropa. Existují však i alternativní názory, které naznačují, že původ psa domácího je v jihovýchodní Asii. Tato myšlenka podporuje teorii, že v různých částech světa docházelo k různým událostem vedoucím k domestikaci domácích psů. Teorie je v souladu s archeologickými záznamy ovšem domestikace je natolik složitý proces, že vyžaduje bezesporu mnoho dalších výzkumů.

## 5. Seznam použité literatury

- Ardalan, A., Kluetsch, C. F. C., Zhang, A.-B., Erdogan, M., Uhlén, M., Houshmand, M., Tepeli, C., Ashtiani, S. R. M., Savolainen, P. Comprehensive study of mtDNA among Southwest Asian dogs contradicts independent domestication of wolf, but implies dog-wolf hybridization. *Ecology and Evolution*. 2011, **1**(3), 373-385 [cit. 2018-04-07].
- Axelsson, E., Ratnakumar, A., Arendt, M. L., Maqbool, K., Webster, M. T.; Perloski, M.; Liberg, O.; Arnemo, J. M.; Hedhammar, A.; Lindblad-Toh, K. The genomic signature of dog domestication reveals adaptation to a starch-rich diet. *Nature* 495. 2013, pages 360–364
- Benecke N. Studies on early dog remains from Northern Europe. *Journal of Archaeological Science*. 1987, **14**(1), 31-49 [cit. 2018-04-07].
- Borić, D., Dimitrijević, V. 2009. Apsolutna hronologija i stratigrafija Lepenskog Vira (Absolute Chronology and Stratigraphy of Lepenski Vir), 9–55.
- Budiansky, S. The covenant of the wild: Why animals chose domestication. *Environmental History*. 2002, **7**(4), 685-687 [cit. 2018-04-07].
- Cieslak, M., Reissmann, M., Hofreiter, M., Ludwig, A. Colours of domestication. *Biological Reviews*. 2011, **86**(4), 885-8
- Clark, K. M. Neolithic dogs: A reappraisal based on evidence from the remains of a large canid deposited in a ritual feature. *International Journal of Osteoarchaeology*. 1996, **6**(2), 211-219
- Coppinger, R., Schneider, R. Evolution of working dogs. In: Serpell, J. The domestic dog: its evolution, behaviour and interactions with people. New York: Cambridge University Press. 1995. 284 s. ISBN 0-521-42537-9.
- Coppinger, R., Coppinger, L., Dogs: A New Understanding of Canine Origin, Behavior and Evolution. Scribner, New York. 2001.
- Crockford, S. J., Kuzmin, Y. V. Comments on Germonpré et al., *Journal of Archaeological Science* 36, 2009 “Fossil dogs and wolves from Palaeolithic sites in Belgium, the Ukraine and Russia: osteometry, ancient DNA and stable isotopes”, and Germonpré, Lázkičková-Galetová, and Sablin, *Journal of Archaeological Science* 39, 2012 “Palaeolithic dog skulls at the Gravettian Předmostí site, the Czech Republic”. *Journal of Archaeological Science*. 2012, **39**(8), 2797–2801.

- Darwin, Ch. *The Variation of Animals and Plants Under Domestication*. London: John Murray, 1868. 486 s.
- Dayan, Tamar. Early domesticated dogs of the Near East. *Journal of Archaeological Science*. 1994, **21**(5), 633-640.
- Ding, Z. L., Oskarsson, M., Ardalan, A., Angleby, H., Dahlgren, L.- G., Tepeli, C., Kirkness, E., Savolainen, P., Zhang, Y.P., Origins of domestic dog in Southern East Asia is supported by analysis of Y-chromosome DNA. *Heredity*. 2012, **108**, 507–514.
- Dimitrijevic, V., Vukovic, S., Was the Dog Locally Domesticated in the Danube Gorges? Morphometric Study of Dog Cranial Remains From Four Mesolithic–Early Neolithic Archaeological Sites by Comparison With Contemporary Wolves. *International Journal of Osteoarchaeology*. 2015, **25**(1), 1-30
- Drake, A.G., Coquerelle, M., Colombeu, G., 2015. 3D morphometric analysis of fossil canid skulls contradicts the suggested domestication of dogs during the late Paleolithic. *Scientific reports*, 5. doi: 10.1038/srep08299
- Driscoll C, M Menotti-Raymond, AL Roca et al. The Near Eastern origin of cat domestication. *Science*. 2007, **317**(5837), 519-523.
- Druzhkova, A. S., Thalmann, O., Trifonov, V. A., Leonard, J. A., Vorobieva, N. V, Ovodov, N. D., Graphodatsky, A. S., Wayne, R. K. Ancient DNA analysis affirms the canid from Altai as a primitive dog. *Plos One*. 2013. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0057754>.
- Frantz, L.A.F., Mullin, V.E., Pionnier-Capitan, M., Lebrasseur, O., Ollivier, M., Perri, A., Linderholm, A., Mattiangeli, V., Teasdale, M.D., Dimopoulos, E.A., Tresset, A., Duffraisse, M., McCormick, F., Bartosiewicz, L., Gál, E., Nyerges, E.A., Sablin, M.V., Bréhard, S., Mashkour, M., Bălăşescu, A., Gillet, B., Hughes, S., Chassaing, O., Hitte, C., Vigne, J.-D., Dobney, K., Hänni, C., Bradley, D.G., Larson, G., Genomic and archaeological evidence suggests a dual origin of domestic dogs. *Science*. 2016, **352**(6290), 1228-1231
- Freedman, A.H., Gronau, I., Schweizer, R.M., Vecchyo, D.O.-D., Han, E., Silva, P.M., Galaverni, M., Fan, Z., Marx, P., Lorente-Galdos, B., Beale, H., Ramirez, O., Hormozdiari, F., Alkan, C., Vilà, C., Squire, K., Geffen, E., Kusak, J., Boyko, A.R., Parker, H.G., Lee, C., Tadiogola, V., Siepel, A., Bustamante, C.D., Harkins, T.T., Nelson, S.F., Ostrander, E.A., Marques-Bonet, T., Wayne, R.K., Novembre, J., Genome sequencing highlights the dynamic

early history of dogs. *Plos Genetics*. 2014. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1004016>.

Fuller, D. Q. Finding plant domestication in the Indian subcontinent. *Current Anthropology*. 2011, 347-S362

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

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

Germonpré, M., Lázničková-Galetová, M., Losey, R.J., Rääkkönen, J., Sablin, M.V., Large canids at the Gravettian Předmostí site, the Czech Republic: The mandible. *Quaternary International*. 2015, **359-360**(2), 261-279.

Galibert, F., Quignon, P., Hitte, Ch., Andre, C. Toward understanding dog evolutionary and domestication history. *Comptes Rendus Biologies*. 2011, **334**(3). 190-196.

Gray, M. M., Sutter, N. B., Ostrander, E. A., Wayne, R. K. 2010. The IGF1 small dog haplotype is derived from Middle Eastern grey wolves. *BMC Biology*. 2010, **8**(16).

Hoffecker, J. F., Kuzmina, I. E., Syromyatnikova, E. V., Anikovich, M. V., Sinitsyn, A. A., Popov, V. V., Holliday, V. T. Evidence for Kill-Butchery Events of Early Upper Paleolithic Age at Kostenki, Russia. *Journal of Archaeological Science*. 2010, **37**(5). 1073-1089.

Janssens, L. A. A., Street, M., Miller, R., Hazewinkle, H. A. W., Giemsch, L., Schmitz, R. The oldest case yet reported of osteoarthritis in a dog: an archaeological and radiological evaluation. *Journal of small animal practice*. 2016, **57**(10), 568–574.

Janeczek, M., Chrószcz, A., Onar, V., Pazvant, G., Pospieszny, N. Morphological analysis of the foramen magnum of dogs from the Iron Age. *Anatomia Histologia Embryologia*. 2008, **37**(5). 359-361.

Larson, G, U Albarella, K Dobney et al. Ancient DNA, pig domestication, and the spread of the Neolithic into Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2007, **104**(39), 15276–15281



Larson, G., Burger, J. A population genetics view of animal domestication. *Trends in Genetics*, 2013 **29**(4), 197–205.

Lee, E. J., Merriwether, D. A., Kasparov, A. K., Nikolskiy, P. A., Sotnikova, M. V., Pavlova, E. Y., Pitulko, V.V.,. Ancient DNA analysis of the oldest Canid species from the Siberian Arctic and genetic contribution to the domestic dog. *Plos One*. 2015, **10**(5), e0125759.

Leonard, J. A., Wayne, R. K., Wheeler, J., Valadez, R., Guillén, S., Vilà, C. Ancient DNA evidence for Old World origin of New World dogs. *Science*, 2002, **298**(5598), 1613–1616.

Losey, R., Bazaliiskii, V., Garvie-Lok, S., Germonpré, M., Leonard, J., Allen, A., Katzenberg, A.M, Sablin, M.. Canids as Persons: Early Neolithic Dog and Wolf Burials, Cis-Baikal, Siberia. *Journal of Anthropological Archaeology*. 2011, **30**(2). 174-189. 10.1016/j.jaa.2011.01.001.

Lindblad-Toh, K., Wade, C.M., Mikkelsen, T.S., Karlsson, E.K., Jaffe, D.B., Kamal, M., Clamp, M., Chang, J.L., Kulbokas, E.J., Zody, M.C., Mauceli, E., Xie, X., Breen, M., Wayne, R.K, Ostrander, E.A., Ponting, C.P., Galibert, F., Smith, D.R, DeJong, P.J, Kirkness, E., Alvarez, P., Biagi, T., Brockman, W., Butler, J., Chin, C.W., Cook, A., Cuff, J., Daly, M.J., DeCaprio, D., Gnerre, S., Grabherr, M., Kellis, M., Kleber, M., Bardeleben, C., Goodstadt, L., Heger, A., Hitte, C., Kim, L., Koepfli, K.P., Parker H.G., Pollinger, J.P., Searle, S.M., Sutter, N.B., Thomas, R., Webber, C., Baldwin, J., Abebe, A., Abouelleil, A., Aftuck, L., Ait-Zahra, M., Aldredge, T., Allen, N., An, P., Anderson, S., Antoine, C., Arachchi, H.,Aslam, A., Ayotte, L., Bachantsang, P., Barry, A., Bayul, T., Benamara, M., Berlin, A., Bessette, D., Blitshteyn, B., Bloom, T., Blye, J., Boguslavskiy, L., Bonnet, C., Boukhgalter, B., Brown, A., Cahill, P., Calixte, N., Camarata, J., Cheshatsang, Y., Chu, J., Citroen, M., Collymore, A., Cooke, P., Dawoe, T., Daza, R., Decktor, K., DeGray, S., Dhargay, N.,Dooley, K., Dooley, K., Dorje, P., Dorjee, K., Dorris, L., Duffey, N., Dupes, A., Egbiremolen, O., Elong, R., Falk, J., Farina, A., Faro, S., Ferguson, D., Ferreira, P., Fisher, S.,FitzGerald, M., Foley, K., Foley, C., Franke, A., Friedrich, D., Gage, D., Garber, M., Gearin, G., Giannoukos, G., Goode, T., Goyette, A., Graham, J., Grandbois, E., Gyaltzen, K.,Hafez, N., Hagopian, D., Hagos, B., Hall, J., Healy, C., Hegarty, R., Honan, T., Horn, A., Houde, N., Hughes, L., Hunnicutt, L., Husby, M., Jester, B., Jones, C., Kamat, A., Kanga, B., Kells, C., Khazanovich, D., Kieu, A.C., Kisner, P., Kumar, M., Lance, K., Landers, T., Lara, M., Lee, W., Leger, J.P., Lennon, N., Leuper, L., LeVine, S., Liu, J., Liu, X.,Lokyitsang, Y., Lokyitsang, T., Lui, A., Macdonald, J., Major, J., Marabella, R., Maru, K., Matthews, C., McDonough, S., Mehta, T., Meldrim, J., Melnikov, A., Meneus, L., Mihalev, A., Mihova, T., Miller, K., Mittelman, R.,

Mlenga, V., Mulrain, L., Munson, G., Navidi, A., Naylor, J., Nguyen, T., Nguyen, N., Nguyen, C., Nguyen, T., Nicol, R., Norbu, N., Norbu, C., Novod, N., Nyima, T., Olandt, P., O'Neill, B., O'Neill, K., Osman, S., Oyono, L., Patti, C., Perrin, D., Phunkhang, P., Pierre, F., Priest, M., Rachupka, A., Raghuraman, S., Rameau, R., Ray, V., Raymond, C., Rege, F., Rise, C., Rogers, J., Rogov, P., Sahalie, J., Settipalli, S., Sharpe, T., Shea, T., Sheehan, M., Sherpa, N., Shi, J., Shih, D., Sloan, J., Smith, C., Sparrow, T., Stalker, J., Stange-Thomann, N., Stavropoulos, S., Stone, C., Stone, S., Sykes, S., Tchuinga, P., Tenzing, P., Tesfaye, S., Thoulutsang, D., Thoulutsang, Y., Topham, K., Topping, I., Tsamla, T., Vassiliev, H., Venkataraman, V., Vo, A., Wangchuk, T., Wangdi, T., Weiland, M., Wilkinson, J., Wilson, A., Yadav, S., Yang, S., Yang, X., Young, G., Yu, Q., Zainoun, J., Zembek, L., Zimmer, A., Lander, E.S.. Genome sequence, comparative analysis and haplotype structure of the domestic dog. *Nature*. 2005, **438**(7069), 803–819.

Morey D. F.. Size, shape, and development in the evolution of the domestic dog. *Journal of Archaeological Science*. 1992, **19**(2): 181–204.

Morey D. F., Burying key evidence: the social bond between dogs and people. *Journal of Archaeological Science*. 2006, **33**(2), 158-175

Morey, D. F. The early evolution of the domestic dog. *American Scientist*. 1994, **82**(4), 336–47.

Napierala, H., Uerpmann, H. P. A new palaeolithic dog from a central Europe. *International Journal Osteoarcheology*. 2010, **22**(2). 127–137.

Olsen, S. J. Origins of the domestic dog: the fossil record. University of Arizona Press. Tucson. 1985, 118 s. ISBN: 0816509093.

Ovodov, N.D., Crockford, S.J., Kuzmin, Y.V., Higham, T.F., Hodgins, G.W., van der Plicht, 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*. 2011, **7**(6), 1

Pacquet, P. C., Carbyn, L. N. Grey wolf. In: Feldhamer, G. A., Thompson, B. C., Chapman, J. A. (eds.). *Wild Mammals of North America: Biology, Management, and Conservation*. JHU Press. Druhé vydání. Baltimore. 2003, 1216 s. ISBN: 0801874165.

- Pang, J.F., Kluetsch, C., Zou, X.J., Zhang, A.B., Luo, L.Y., Angleby, H., Ardalan, A., Ekstrom, C., Skollermo, A., Lundeberg, J., Matsumura, S., Leitner, T., Zhang, Y.P., Savolainen, P., 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*. 2009, **26**(12), 2849-2864
- Pitulko, V.V., Kasparov, A.K., Ancient Arctic hunters: material culture and survival strategy. *Arctic Anthropology*. 1996, **33**(1), 1-36
- Pitulko, V.V., Ivanova, V.V., Kasparov, A.K., Pavlova, E.Y. Reconstructing prey selection, hunting strategy and seasonality of the early Holocene frozen site in the Siberian High Arctic: a case study on the Zhokhov site faunal remains, De Long Islands. *Environmental Archaeology*. 2015. **20**, 120.
- Pitulko, V. V., Kasparov, A. K. Archaeological dogs from the Early Holocene Zhokhov site in the Eastern Siberian. *Arctic Journal of Archaeological Science: Reports*. 2017, **13**, 491–515
- Plogmann, D.; Kruska, D. Volumetric comparison of auditory structures in the brains of European wild boars (*Sus scrofa*) and domestic pigs (*Sus scrofa f. dom.*). *Brain, Behavior and Evolution*. 1990, **35**(3): 146-155.
- Price, E. O. Behavioral aspects of animal domestication. *Quarterly Review of Biology*. 1984, **59**(1), 1–32.
- Price, E. O. Behavioral development in animals undergoing domestication. *Applied Animal Behaviour Science*. 1999, **65**(3), 245–71.
- Rehkämper, G., H. D. Frahm, J. Cnotka. Mosaic evolution and adaptive brain component alteration under domestication seen on the background of evolutionary theory. *Brain, Behavior, and Evolution*. 2008, **71**(2), 115–26.
- Russell, N. The wild side of animal domestication. *Society and Animals*. 2002, **10**(3), 285–302.
- Sablin, M. V. Khlopachev, G. A. The Earliest Ice Age Dogs: Evidence from Eliseevichi 1. *Current Anthropology*, 2002, **43**(5), 795–799.
- Savolainen, P., Zhang, Y.P., Luo, J., Lundeberg, J., Leitner, T., Genetic evidence for an East Asian origin of domestic dogs. *Science*. 2002, 298(5598), 1610-1613

- Schoenebeck, J. J., Ostrander, E. A. The Genetics of Canine Skull Shape Variation. *Genetics*. 2013, **193**(2). 317–325.
- Shannon, L. M., Boyko, R. H., Castelhana, M., Corey, E., Hayward, J. J., McLean, C., White, M. E., Abi Said, M., Anita, B. A., Bondjengo, N. I., Calero, J., Galov, A., Hedimbi, M., Imam, B., Khalap, R., Lally, D., Masta, A., Oliveira, K. C., Pérez, L., Randall, J., Tam, N. M., Trujillo-Cornejo, F. J., Valeriano, C., Sutter, N. B., Todhunter, R. J., Bustamante, C. D., Boyko, A. R. Genetic structure in village dogs reveals a Central Asian domestication origin. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2015, **112**(44), 13639–13644.
- Thalmann, O., Shapiro, B., Cui, P., Schuenemann, V.J., Sawyer, S.K., Greeneld, D.L., Germonpré, M.B., Sablin, M.V., Lopez-Giraldez, F., Domingo-Roura, X., Napierala, H., Uerpmann, H.P., Loponte, D.M., Acosta, A.A., Giemsch, L., Schmitz, R.W., Worthington, B., Buikstra, J.E., Druzhkova, A., Graphodatsky, A.S., Ovodov, N.D., Wahlberg, N., Freedman, A.H., Schweizer, R.M., Koepi, K.P., Leonard, J.A., Meyer, M., Krause, J., Paabo, S., Green, R.E., Wayne, R.K., Complete mitochondrial genomes of ancient canids suggest a European origin of domestic dogs. *Science*. 2013, **342**(6160), 871–874
- Trut, L. N. Early canid domestication: The farm-fox experiment. *American Scientist*. 1999, **87**(2): 160–169.
- Trut, L. N., Plyusnina, I. Z., Oskina, I. N. An experiment on fox domestication and debatable issues of evolution of the dog. *Russian Journal of Genetics*. 2004, **40**(6). 644–655.
- Trut, L. N., Oskina, I. N., Kharlamova, A. V. Animal evolution during domestication: the domesticated fox as model. *Bioessays*. 2009, **31**(3), 349-360
- Van der Geer, A. A. E. *Animals in Stone: Indian Mammals Sculptured Through Time*. Brill. Leiden. The Netherlands. 2008. 461 s. ISBN: 9004168192.
- Van Kerkhove, W. A Fresh Look at the Wolf-Pack Theory of Companion – Animal Dog Social Behavior. *Journal of Applied Animal Welfare Science*. 2004, **7**(4). 279–285.
- Vilà, C., Savolainen, P., Maldonado, J. E., Amorim, I.R., Rice, J.E., Honeycutt, R.L., Crandall, K.A., Lundeberg, J., Wayne, R.K., Multiple and ancient origins of the domestic dog. *Science*. 1997, **276**(5319), 1687–1689.

- Verginelli, F., Capelli, C., Valentina, C., Muisani, M., Falchetti, M., Ottini, L., Palmirotta, R., Tagliacozzo, A., Mazzorin, I. D. G, Mariani-Costantini, R. Mitochondrial DNA from Prehistoric Canids Highlights Relationships Between Dogs and South-East European Wolves. *Molecular Biology and Evolution*. 2005, **22**(12). 2541-2551.
- Von Den Driessh, A., A Guide to the Measurement of Animal Bones from Archeological Sites. Harvard University, Peabody Museum. 1976. ISBN 0873659503.
- VonHoldt, B.M., Pollinger, J.P., Lohmueller, K.E., Han, E., Parker, H.G., Quignon, P., Degenhardt, J.D., Boyko, A.R., Earl, D.A., Auton, A., Reynolds, A., Bryc, K., Brisbin, A., Knowles, J.C., Mosher, D.S., Spady, T.C., Elkahoulou, A., Geffen, E., Pilot, M., Jedrzejewski, W., Greco, C., Randi, E., Bannasch, D., Wilton, A., Shearman, J., Musiani, M., Cargill, M., Jones, P.G., Qian, Z., Huang, W., Ding, Z.L., Zhang, Y.P., Bustamante, C.D., Ostrander, E.A., Novembre, J., Wayne, R.K., Genome-wide SNP and haplotype analyses reveal a rich history underlying dog domestication . *Nature*. 2010, **464**, 898–902.
- Wang, X., Tedford, R. H., Taylor, B. E. Phylogenetic systematics of the Borophaginae (Carnivora, Canidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 1999. 243. 1-391.
- Wang, X., Tedford, R. H., van Valkenburgh, B., Wayne, R. K. Evolutionary history, molecular systematics, and evolutionary ecology of Canidae. Oxford University Press. Oxford. 2004. ISBN: 9780198515562.
- Wang, X., Tedford, R. H., Anton, M. Dogs: Their fossil relatives and evolutionary history. Columbia University Press. New York. 2008, 219 s. ISBN: 9780231135283.
- Wang, G., Zhai, W., Yang, H., Fan, R., Cao, X., Zhong, L., Wang, L., Liu, F., Wu, H., Cheng, L., Poyarkov, A.D., Poyarkov, N.A., Tang, S., Zhao, W., Gao, Y., Lu, X., Irwin, D.M., Savolainen, P., Wu, C.-I., Zhang, Y., The genomics of selection in dogs and the parallel evolution between dogs and humans. *Nature Communications*. 2014, **4**(1860)
- Wayne, R. K., Cranial morphology of domestic and wild canids: the influence of development on morphological change. *Evolution*. 1986, **40**(2), 243-261
- Wayne, R. K. Molecular evolution of the dog family. *Trends in Genetics*. 1993, **9** (6). 218 - 224

Wayne, R. K.; O'Brien, S. J. Allozyme Divergence Within the Canidae. *Systematic Zoology*. 1987, **36**(4), 339–355.

Wayne, R. K., Lehman, N., Allard, M. W., Honeycutt, R. L. Mitochondrial DNA Variability of the Gray Wolf: Genetic Consequences of Population Decline and Habitat Fragmentation. *Conservation Biology*. 1992, **6**(4), 559–569.

Wayne, R. K. Consequences of Domestication: Morphological Diversity of the Dog. V: Ruvinsky, A., Sampson, J. *The Genetics of the Dog*. První vydání. CABI Publishing. New York. 2001. p. 564. ISBN: 0851990789.

Zeder, M. A. The Domestication of Animals. *Journal of Anthropological Research*. 2012, **68**(2), 161–190.

Zeder, M. A. Core questions in domestication research. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2015, **112**(11), 3191-3198.

## 6. Seznam obrázků a tabulek

Obr. 1. Ztráta pigmentu na hlavě lišky a vznik barevného vzoru podobného jako u jiných domestikovaných zvířat (Trut, 1999) .....	16
Obr. 2. Socializační okna neselektovaných lišek z kožešinové farmy (farmed foxes), lišek selektovaných na krotkost (domesticated foxes) a psů (dogs). Kosočtverec znázorňuje otevírání uší, trojúhelník strach z neznámého a kolečko otevírání očí. Plná čára značí socializační okno. (Trut, 1999).....	17
Tab 1. Domestikační změny u různých druhů domestikovaných zvířat (Trut, 1999).....	18
Obr. 3. Předmostí lebka OK 1060 (Germonpré at al., 2012) .....	21
Obr. 4. Předmostí lebka OK 1069 (Germonpré et al., 2012) .....	21
Obr. 5. Horní patro lebky OK 1069. Je zde vidět ztráta špičáku a zacelení zubního lůžka, znázorněné šipkou. P3 je částečně otočený oproti ose P2 a P4, znázorněno přerušovanou šipkou (Germonpré et al., 2012). .....	22
Obr. 6. Perforace na levé straně mozkovny (Germonpré at al., 2012). .....	22
Obr. 7. Rozbitá a uzdravená nosní kost je znázorněna šipkou (Germonpré et al., 2012). .....	22
Obr. 8. Lebka Předmostí (-), je zde dobře viditelná kost vložená do ústní dutiny (Germonpré et al., 2012). .....	23
Obr. 9. CT sken, lebky Předmostí (-) z levé strany. Je zde dobře viditelná kost vložená do tlamy (Germonpré et al., 2012). .....	23
Obr. 10. Fotografie lebky psovitě šelmy z jeskyně Razboinichya A – Pohled shora, B – Profil, C – Horní patro lebky, D – Levá dolní čelist, E – Řada zubů dolní levé čelisti. Trojúhelníkovitý otvor v lebce je pozůstatek odběru na radiokarbonové datování z roku 2007 (Ovodov et al., 2011). .....	24
Obr. 11. Různé pohledy na pozůstatek psa z Kesslerlochu (Napierala et Uerpmann, 2010)...	25
Obr. 12. Kostra psa z Bonn - Oberkassel (Janssens et al., 2016).....	26
Obr. 13. Vizualní rozdíl v morfologii lebky vlka (A) a psa (B) (Pitulko et Kasparov, 2017)	28

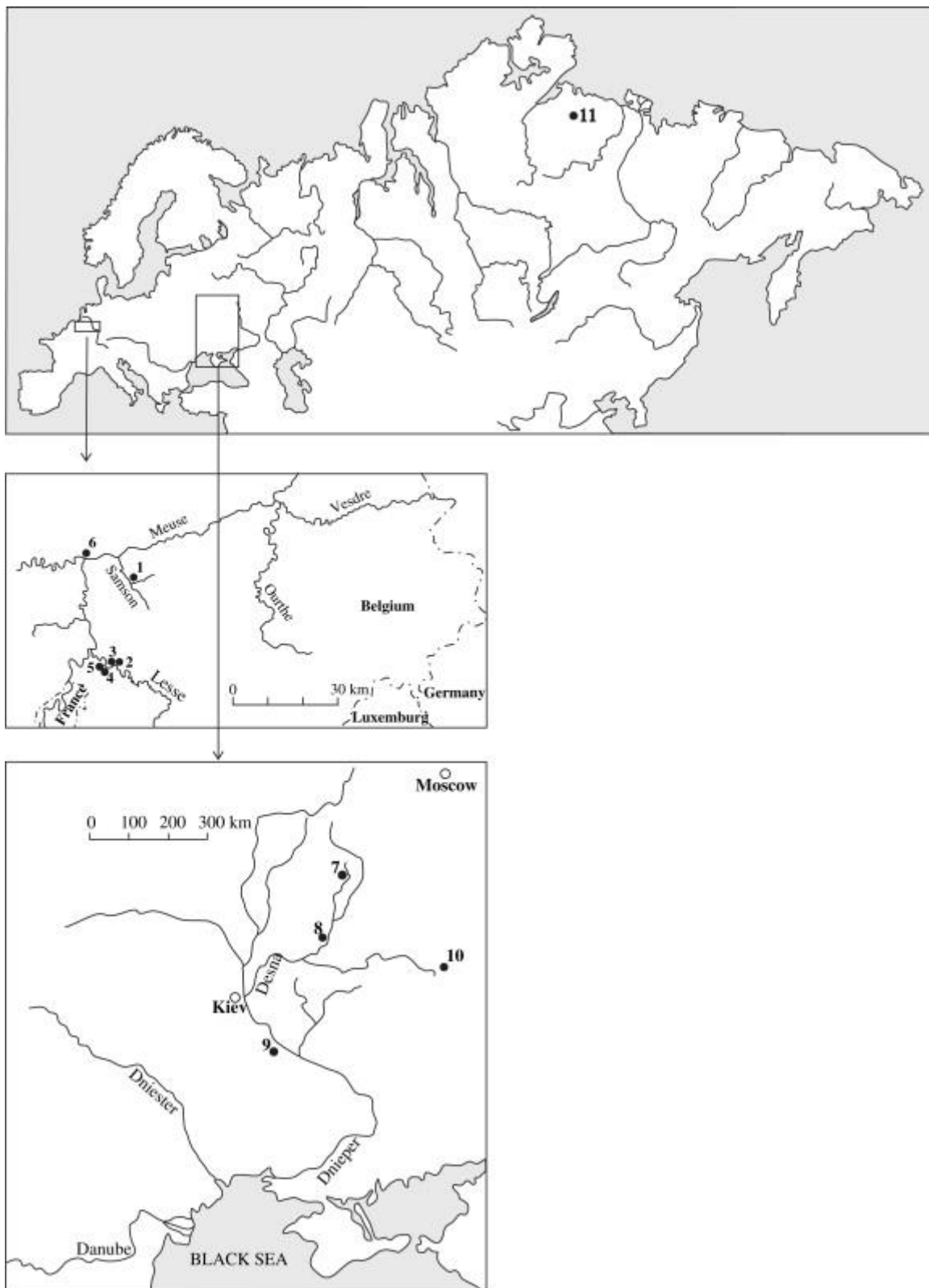
## 7. Přílohy



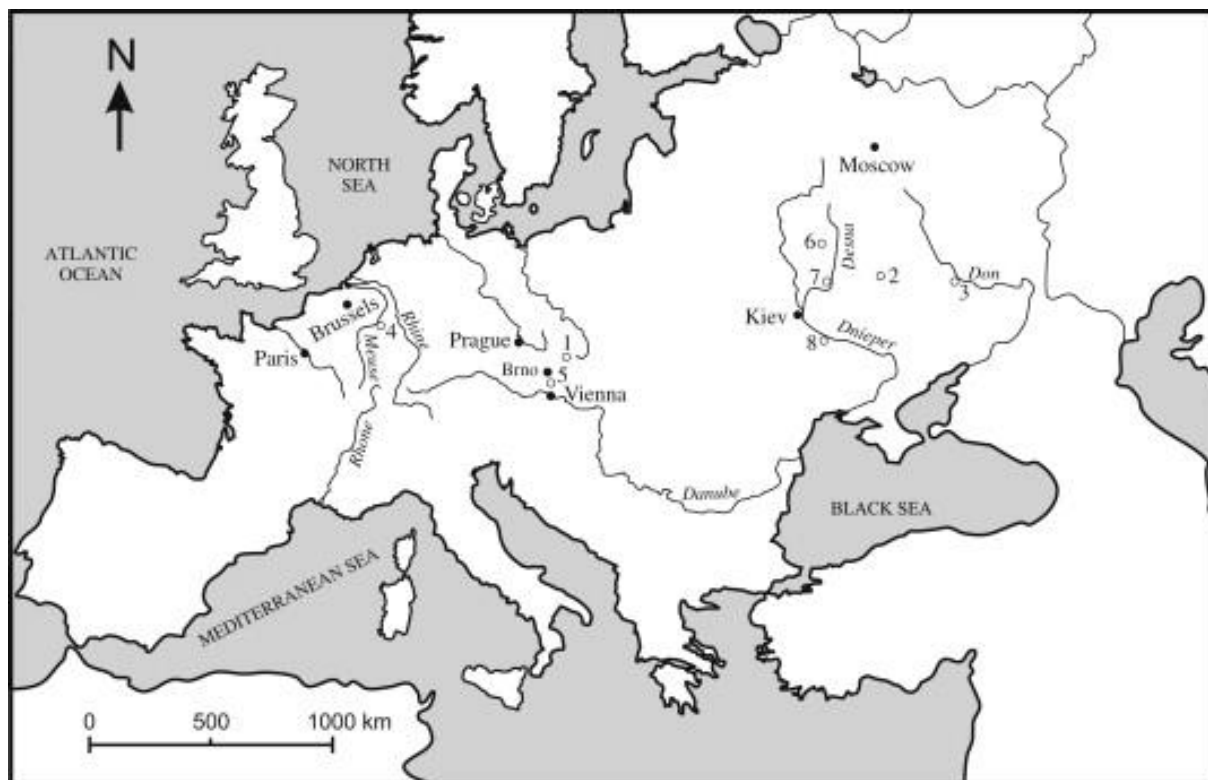
Příloha č. 1. Ukázka domestikčních změn na modelu lišky

(<http://domesticatedsilverfox.weebly.com/how-the-foxes-changed.html>)





Příloha č. 2. Archeologické lokality 1, Goyet; 2, Furfooz (Trou des Nutons and Trou du Frontal); 3, Trou de Chaleux; 4, Trou Balleux; 5, Trou de la Naulette; 6, Grands Malades; 7, Eliseevich I; 8, Mezin; 9, Mezhirich; 10, Avdeevo; 11, Jakutsko (Germonpré et al., 2009).



*Příloha č. 3. Archeologické lokality 1. Předmostí u Přerova, 2. Avdeevo, 3. Kostenki, 4. Goyet, 5. Dolní Věstonice, 6. Eliseevichi, 7. Mezin, 8. Mezhirich (Germonpré et al., 2012).*

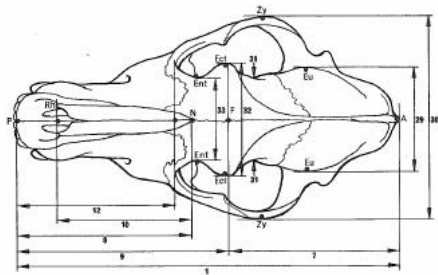


Figure 14a: *Canis* cranium, dorsal view.

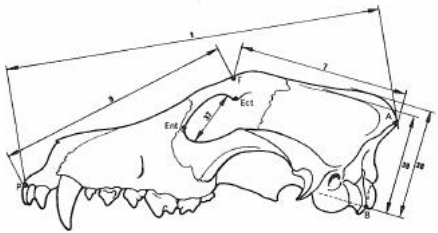


Figure 14b: *Canis* cranium, left side view.

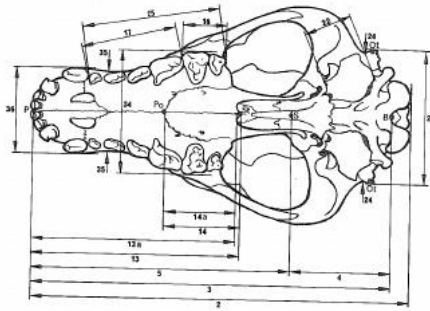


Figure 14c: *Canis* cranium, basal view.

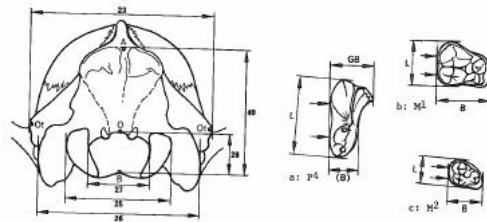


Figure 14d: *Canis* cranium, nuchal view.

Figure 15a-c: *Canis* maxillary teeth, Length (L) and breadth (B) M 18, 18a, 20, 21

Measurements of the cranium of *Ursus* (Fig. 16a,b,c)

Because the skull of the bear is very similar in form to that of the dog, one can use the same dimensions for its measurement. One has to leave out measurements no. 13a and 14a because the indentation of the edges of the Choanae is much weaker in bears. Also it is unusual for the neurocranium capacity of bears to be measured.

Additionally, the following toothrow measurement should be taken:

Length from  $P^4 - M^2$  (measured along the alveoli on the buccal side) (-)

The taking of length and breadth measurements of single teeth ( $P^4-M^2$ ) should be done as depicted in Figure 16a-c. Single teeth can be measured properly only when they are removed from the alveoli.

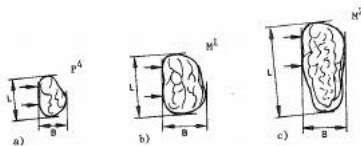


Figure 16a-c: *Ursus* maxillary teeth, length (L) and breadth (B)

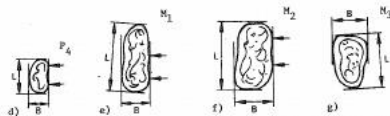


Figure 16d-g: *Ursus* mandibular teeth, length (L) and breadth (B) (See below, page 62.)

Measurements of the cranium of *Felis* (Fig. 17a,b,c)

- 1) Total length: Akrokranium - Prosthion (+)
- 2) Condylolateral length: aboral border of the occipital condyles - Prosthion (+)
- 3) Basal length: Basion - Prosthion (+)
- 4) Basicranial axis: Basion - Symphion (= Intersphenoid suture) (+)
- 5) Nasofacial axis: Symphion - Prosthion (+)
- 6) Neurocranium length: Basion - Nasion. Can be taken only with curved callipers (+)
- 7) Upper neurocranium length: Akrokranium - Frontal midpoint (+)
- 8) Viscerocranium length: Basion - Prosthion (+)
- 9) Facial length: Frontal midpoint - Prosthion (+)
- 10) Lateral length of "snout": oral border of the orbit of one side - Prosthion (+)
- 11) Median palatal length: Staphylion - Prosthion (+)
- 11a) Palatal length: the median point of intersection of the line joining the deepest indentations of the Choanae - Prosthion (-)
- 12) Length of the cheek-tooth row (measured along the alveoli on the buccal side) (-)
- 13) Length of the prenasal row (measured along the alveoli on the buccal side) (-)
- 14) Length of  $P^4$ . As in the dog taken from the buccal part of the cingulum (-)
- 15) Length of the carnassial alveolus. Not shown in Fig. 17 (+)
- 16) Greatest diameter of the auditory bulla: from the most aborolateral point to the most coronal point (-)
- 17) Least diameter of the auditory bulla: from the middle of the opening of the external acoustic meatus up to the most medial protrusion of the bulla on the opposite side of the bulla (-)
- 18) Greatest mastoid breadth = greatest breadth of the occipital triangle: Orlion - Orlion (+)
- 19) Greatest breadth of the occipital condyles (+)
- 20) Greatest breadth of the foramen magnum (+)
- 21) Height of the foramen magnum: Basion - Opisthion (+)
- 22) Greatest neurocranium breadth = greatest breadth of braincase: Euryon - Euryon (-)
- 23) Zygomatic breadth: Zygion - Zygion (+)
- 24) Frontal breadth: Ectorbitale - Ectorbitale (+)
- 25) Least breadth between the orbits: Entorbitale - Entorbitale (+)
- 26) Greatest palatal breadth: measured across the outer borders of the alveoli (-)
- 27) Breadth at the canine alveoli (+)
- 28) Least breadth aboral of the supraorbital processes = breadth of the postorbital constriction (+)
- 29) Facial breadth between the infraorbital foramina (least distance) (+)
- 30) Greatest inner length of the orbit: Ectorbitale - Entorbitale (+)
- 31) Greatest inner height of the orbit (+)
- 32) Height of the occipital triangle: Akrokranium - Basion (-)
- 33) Neurocranium capacity = capacity of braincase (cc). Taken in the same way as for the dog M 42 (+)