

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra zoologie a rybářství



Rozdíly v chování vlka a psa

Bakalářská práce

Martina Brummerová

Kynologie

prof. RNDr. Miroslav Barták, CSc.

© 2019 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Rozdíly v chování vlka a psa" 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 15.4.2019

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala prof. RNDr. Miroslavu Bartákovi, CSc, za odborné vedení mé bakalářské práce, jeho cenné rady a připomínky. Dále bych chtěla poděkovat paní Ing. Lilianě Kanavalové, za její pomoc, trpělivost a inspiraci při vypracování této bakalářské práce.

Rozdíly v chování vlka a psa

Souhrn

Bakalářská práce předkládá resumé poznatků týkajících se chování dvou zástupců z čeledi Canidae, psa domácího (*Canis lupus familiaris* Linnaeus, 1758) a vlka obecného (*Canis lupus* Linnaeus, 1758).

Mezi vlky a psy byly zjištěny rozdíly jak v oblasti komunikace, sociálního uspořádání a získávání potravy, tak v oblasti sociálně kognitivních schopností. Vlk, jakožto striktně monogamní zvíře žije ve smečce, kde rozmnožující se pár vždy společně vychovává své potomky. Na rozdíl od vlka se samec psa o samici, ani o potomky nestará. Rozdíly byly zjištěny také ve stylu získávání potravy. Vlk ve většině případů loví ve smečce. Naproti tomu pes většinou shání potravu v okolí lidských obydlí a pohybuje se samotářsky.

Odlišnosti byly zaznamenány také v komunikačních projevech vlků a psů. Vizuální komunikace psů je díky různým změnám morfologie složitější. Rozdíly ve vokalizačních projevech jsou nejmarkantnější u štěkání a vytí. Vlci na rozdíl od psů používají vytí daleko častěji než psi a na druhou stranu psi používají štěkání jako nejdůležitější projev sociální interakce. Bylo zjištěno, že psi používají štěkání, na rozdíl od vlků, také jako signál ke hře.

Olfaktorická komunikace formou značkování má také odlišnosti. Bylo zjištěno, že u vlků značkují se zdviženou nohou pouze dominantní samci, naproti tomu u psů takto značkují všichni jedinci. Z tohoto jednání vyplynulo, že všichni psi se považují za dominantní jedince.

Z výzkumů, které se specializují na kognitivní schopnosti vlků a psů, vyplynulo, že psi jsou oproti vlkům více zaměřeni na projevy lidských gest a v průběhu výzkumů hledají u lidí podporu a pomoc. Jeden z nejnovějších průzkumů, který se zaměřoval na chování během vzájemné spolupráce psa a vlka s člověkem ukázal, že vlci mají tendenci iniciovat společné chování, pokud spolupracují s člověkem. Naproti tomu psi raději čekají na podnět ze strany člověka a nechávají se jím vést.

Z prostudovaných informací se jeví, že rozdíly v chování vlka obecného a psa domácího jsou zapříčiněny jak domestikací, tak vlivem člověka a prostředím, ve kterém jedinci žijí.

Klíčová slova: vlk obecný, pes domácí, domestikace, komunikace, behaviorální rozdíly

Differences in wolf and dog behavior

Summary

This bachelor work is mainly issuing the knowledge about behavior of two representatives of family Canidae, the dog (*Canis lupus familiaris* Linnaeus, 1758), and the wolf (*Canis lupus* Linnaeus, 1758).

There have been discovered differences between dogs and wolves in areas such as communication, social arrangement, obtaining food and social cognitive abilities. A wolf, as strictly monogamic animal, lives in a pack, where the reproductive pair always raises their offspring together. Despite wolf, a dog does not make any monogamic pairs and the male does not look after his offsprings or the female. Differences have also been discovered in obtaining of food. A wolf hunts in a pack. On the other side a dog is looking for a food near human residences and moves alone in most times.

These two representatives also vary in communication. Visual communication of dogs is, thanks to many different changes in morphology, more complex. The differences in a vocal presentation are the greatest in barking and howling. Wolves use howling far more often and the other way around, dogs use barking as the most important presentation in a social interaction. It has been found out, that a dog uses barking also as a signal to play, where a wolf does not.

Olfactoric communication in form of marking has its differences as well. Due observing, there have been ascertained, that only a dominant male wolf is marking with lifted leg. Where on the other side every dog is marking with a lifted leg. From this discussion ensued that all dogs consider themselves as dominant.

From study, which specialize in cognitive abilities of wolves and dogs, implicated that despite wolves, dogs are more focused on presentation of human gestures and are looking for support and help from a human. One of the most recent study has taken its focus on behavior of cooperation between wolves and dogs and a man. This study has shown that wolves have tendencies to initiate their group behavior, while working with a man. But dogs on the other hand wait for initiation from human side and they let themselves be lead. From these studied information comes up that differences in behavior between a wolf and a dog are rooted in domestication, influence of human and in environment, where these representatives live on.

Keywords: wolf, domestic dog, domestication, communication, behavioral differences

Obsah

1 Úvod	7
2 Cíl práce	9
3 Přehled literatury	10
Vlk obecný (<i>Canis lupus</i>) a pes domácí (<i>Canis lupus familiaris</i>)	10
3.1 Evoluce	10
3.1.1 Evoluce psovitých.....	10
3.2 Domestikace	12
3.2.1 Domestikace obecně	12
3.2.2 Domestikace psa	14
3.3 Domestikační syndromy	15
3.3.1 Ztráta agresivního chování, zvýšení přítulnosti.....	16
3.3.2 Změna zbarvení srsti.....	17
3.3.3 Změny v utváření uší a ocasu	17
3.3.4 Hormonální změny	18
3.4 Behaviorální rozdíly mezi vlkem a psem	18
3.4.1 Sociální uspořádání a rozmnožování	19
3.4.2 Preference získávání potravy	21
3.4.3 Komunikace	22
3.4.3.1 Vokalizace – štěkání	23
3.4.3.2 Vokalizace – vytí	24
3.4.3.3 Taktilní komunikace	25
3.4.3.4 Olfaktorická komunikace.....	26
3.4.3.5 Vizuální komunikace	29
3.4.4 Sociálně kognitivní schopnosti	33
3.4.4.1 Sociálně kognitivní schopnosti – ukazovací gesta.....	34
3.4.4.2 Sociálně kognitivní schopnosti – pozorování pohledu	38
3.4.4.3 Sociálně kognitivní schopnosti – vzájemná spolupráce s člověkem.....	40
4 Závěr	41
5 Seznam literatury	44

1 Úvod

Jednou z nejrozšířenějších psovitých šelem na světě je vlk obecný (*Canis lupus*). Obdobně je jedním z nejrozšířenějších domestikovaných druhů živočichů na světě pes domácí (*Canis lupus familiaris*). Jelikož dnes víme, že pes domácí se v průběhu domestikace vyvinul z vlka obecného, svádí nás tato skutečnost k neustálému porovnávání těchto dvou zástupců čeledi Canidae (Šmejda & Pavelka 2007). Ačkoliv psa domácího můžeme obdivovat v různých velikostních, tvarových i barevných variacích, genetická studie dokazuje, že společný předek všech psů je vlk (Morell 1997).

Domestikované druhy získaly v průběhu svého ochočování dovednosti, které jim umožňovaly lepší a snazší spolupráci s lidmi. Naopak možná ztratily dovednosti týkající se nezávislého řešení problémů. Výzkumy v oblasti kognitivních schopností, které probíhaly v průběhu posledních dvaceti let, ukazují, že pes domácí je oproti vlku obecnému více citlivý na gesta a náznaky ze strany člověka (Kaminski & Marshall – Pescini 2014).

Téma své práce jsem si vybrala z důvodů snahy odpovědět na otázky týkající se základních rozdílů v utváření fyzických odlišností, rozdílů sociálního chování či rozdílů v kognitivních schopnostech těchto dvou druhů.

Chováním psů a vlků se zabývalo a zabývá mnoho světových vědců, např. Mech (2003), Morey (1994), Kaminská (2014, 2017), Clutton – Brock (1987), Marshall – Pesciniová (2016, 2017), Miklósi (2003), Gácsi (2009) a řada dalších. Jejich poznatky jsou v této práci shrnuty a vzájemně porovnány.

První kapitola je zaměřena na popis evoluce psovitých šelem. Tato část mapuje výskyt, postupné osidlování světa a rozšíření psovitých.

Ve druhé kapitole jsou nastíněny možné počátky domestikace a je zde charakterizován proces domestikace psa. Jsou zde uvedeny důvody, které lidi vedly k postupnému ochočování vlků, jakožto i následky samotné domestikace, kterými se rozumí rozdíly mezi vlky a současnými psy.

Ve třetí kapitole jsou popsány některé domestikační syndromy, kterými se vyznačují domestikovaní savci, jak po morfologické, tak behaviorální stránce.

Čtvrtá kapitola se zabývá odlišnostmi v etologii vlka a psa. Chování vlka a psa bylo zkoumáno mnoha studiemi (Feddersen – Petersen 2000; Mech 2003; Bradshaw & Rooney 2016), přičemž jejich generalizovaným závěrem je, že ačkoliv si jsou vlci a psi v určitých

ohledech stále velice podobní, proces domestikace měl na vývoj psa jako takového velký vliv. V této sekci jsou předloženy odlišnosti v rozmnožování, péči o potomstvo, získávání potravy, dorozumívání se jedinců stejného druhu a v neposlední řadě rozdíly v sociálně kognitivních schopnostech.

Právě posledně zmíněné oblasti se v posledních letech výzkumu věnovalo několik vědců (Miklósi et al. 2003; Gácsi et al. 2009; Range et al. 2019) a byly objeveny zajímavé odlišnosti mezi těmito dvěma představiteli.

2 Cíl práce

Cílem práce bylo pokusit se zmapovat vývoj čeledi psovitých a pokusit se shromáždit dostupné informace týkající se domestikace psa, včetně identifikace domestikačních syndromů, které byly domestikací zapříčiněny. Na základě zpracování literárních rešerší bylo druhým cílem porovnat vybrané rozdíly v chování psa domácího, které ho odlišují od jeho volně žijícího předka, vlka obecného. V tomto ohledu byl větší důraz kladen na porovnání sociálně kognitivních schopností obou představitelů.

3 Přehled literatury

Vlk obecný (*Canis lupus*) a pes domácí (*Canis lupus familiaris*)

Pes domácí, stejně jako vlk obecný, jsou taxonomicky zařazeni do stejné říše – Animalia, kmene – Chordata, třídy – Mammalia, řádu – Carnivora, čeledi – Canidae, rodu – *Canis*, druhu – *lupus*. Pes domácí (*Canis lupus familiaris*) je zařazen jako poddruh vlka obecného (*Canis lupus*) (Thalmann et al. 2013; Fan et al. 2016).

V současné době je známo pět druhů vlka obecného žijících na území severní Ameriky a osm druhů žijících v Evropě a v Asii (Mech 1997). Na severovýchodě Spojených států žije další samostatný druh vlka, a to vlk rezavý neboli rudohnědý (*Canis rufus*) (Mech & Nowak 2010).

V současnosti známe stovky plemen psa domácího. Tato plemena nás překvapují svou morfologickou a behaviorální rozmanitostí. Mnoho těchto plemen vzniklo během posledních několika staletích a navzdory existujícím fenotypovým rozdílům, byla u plemen psů zaznamenána genetická homogenita (Greer et al. 2003).

Parker et al. (2004) se pokusili zjistit genetické vazby mezi různými plemeny psů za použití molekulárních markerů. Do svého výzkumu zahrnul markery osmdesáti pěti plemen a zjistil, že genetické rozdíly mezi těmito plemeny se vyskytují ve 30 %.

3.1 Evoluce

3.1.1 Evoluce psovitých

Čeď Canidae, jak jsou psovití latinsky nazýváni, spadá pod řád Carnivora. Jeho zástupci jsou lehce identifikovatelní podle typu zubů, jež se nazývají trháky. Jde o horní nejzadnější zub třenový a spodní první stoličku. Celkem jsou v čelisti tyto zuby čtyři.

Tato čeď je velice rozvětvená a její zástupci mají společný sociální systém (např. až na pár výjimek žijí monogamicky). Říje probíhá ve stejnou dobu v každé populaci a matky rodí mláďata pouze jednou ročně (Finarelli 2007).

Čeď psovitých čítá třicet šest žijících a přibližně sto šedesát pět vyhynulých druhů (Wang & Tedford 2010). Různorodost jednotlivých druhů je velice výrazná. Tato různorodost se projevuje například ve způsobu stravování. Existují druhy všežravé (omnivore), masožravé (carnivore) a druhy hmyzožravé (insectivore). Mezi všežravce lze zařadit například psa maikonga nebo psa hřivnatého, mezi hmyzožravce psa ušatého a mezi masožravce vlka obecného, či dhoula (Sillero Zubiri et al. 2004).

V oblasti životního prostoru psovitých šelem je třeba upozornit na jejich plošné rozšíření. Vyskytují se na všech kontinentech kromě oblastí západní Indie, Filipín, Taiwanu, Bornea, Madagaskaru, Nového Zélandu, Antarktidy a oceánských ostrovů. Nami sledovaná čeď obsahuje celkem 3 podčeďi, z nichž dvě jsou již vyhynulé s názvy Borophaginae a Hesperocyoninae a jedna dosud žijící Caninae. Největší zástupci této podčeďi dorůstají velkých rozměrů a váží i sto kilogramů. Naopak nejmenší zástupce může dosahovat hmotnosti pouze jednoho kilogramu (Noga et al. 2004).

Co se evoluce psovitých šelem týče, jsou známy tři důležité milníky, které přispěly k diverzifikaci jednotlivých druhů. Za první milník je označováno časové období Oligocén (před 33,9 – 23,3 miliony lety), kdy došlo k prvnímu velkému rozdělení druhů. Druhým milníkem je období vrcholného Miocénu (před 23,03 – 5,33 miliony let), kdy došlo k rozdělení mnoha dalších čeďi. Na přelomu Miocénu a Pliocénu (přibližně před 5 miliony let) došlo ke třetí vlně evoluce, jež vedla k přerozdělení psovitých šelem a jejich následný rozptyl do Eurasie. Nejstarší dochované fosilie pocházejí z období před 40 milióny let. Konkrétně se jednalo o nález fosilie rodu *Hesperocyon*.

Šlo o malé zvíře, dosahující velikosti lišky, jehož potravou byli drobní živočichové či rostliny. Velice výjimečnou a pro psovité šelmy neobvyklou dovedností bylo, že tento jedinec dokázal bez větších problémů šplhat po stromech a zde také lovit. Od této doby prošly končetiny psovitých značným vývojem, což nakonec umožnilo úspěšnou adaptaci na život a pohyb v otevřené krajině.

První zmínky a výskyt psovitých šelem byl zaznamenán právě v Severní Americe. Postupem času se psovití rozšířili také do oblasti Jižní Ameriky, což proběhlo pravděpodobně v období vrcholného Pliocénu. Přes oblast Beringovy úžiny se následně zástupci Canidae dostali do oblasti Eurasie. Došlo k radiační explozi, která měla za následek vznik vlků, šakalů a psů hyenovitých. V období vrcholného Miocénu se zástupci Canidae vrátili do Severní Ameriky. Druhým kontinentem po Americe, kde se dle nálezů Canidae objevili, byla Afrika (Uhlířová et al. 2011).

3.2 Domestikace

3.2.1 Domestikace obecně

Pokud mluvíme o domestikaci, mluvíme povětšinou o procesu zdomácnování, ochočování a přibližování se zvířeti působením na jeho psychiku. Jedná se o:

„Domestikační proces, který většinou začíná ochočením zvířete. Ochočení divokého zvířete ještě ale zdaleka není domestikací. Ochočený vlk se nestane domácím psem a zdivočelý pes se nestane opět vlkem. Ochočení je jev týkající se jedince, kdežto domestikace je proces měnící celou populaci“ (Mikulica 1985).

Počátky domestikace zvířat v globálním měřítku se dávají do souvislosti se počátkem vlastní produkce potravin u lidí a jsou zaznamenány přibližně před 12 000 – 11 000. Ačkoliv je domestikace v mnoha případech označována za rychlou a je na ní mnohdy nahlíženo jako na způsobenou cíleným záměrem člověka, je domestikace proces velice složitý. Proplínají se v ní společné vztahy mezi zvířaty, lidmi a rostlinami. Působení těchto vzájemných vztahů probíhalo během dlouhé doby a bylo řízeno kombinací ekologických, biologických a lidských faktorů. Tento proces v sobě zahrnoval široké rozmezí vztahů od komensalismu/ mutualismu po nízko úrovně ovládnutí a přímou kontrolu rozmnožování (Larson et al. 2014).

Zeder et al. (2006) uvádí, že během domestikace dochází v chování domestikovaného jedince, k postupným drobným změnám, které vznikají v průběhu dlouhého časového období.

Domestikaci lze chápat jako koevoluční, vzájemný, propojený vztah mezi domestikovaným zvířetem a člověkem. Proto je domestikace jedním z klíčových faktorů ve vývoji lidské společnosti. Příčina počátků domestikace živočichů a rostlin je v současnosti hledána ve dvou oblastech. První směr je založen na teorii shromažďování zvířat člověkem. Druhý směr na teorii postupného osidlování nových nik.

Morey (1994) ve své práci uvádí, že mnoho vědců, včetně Darwina, vidí domestikaci jako proces, který započal výhradně na základě lidské volby. Jiní vědci přišli s domněnkou, že tento proces souvisí se změnou prostředí – v určitém období došlo k problémům týkajících se obstarávání si potravy a přirozeným výběrem došlo k domestikaci. Ta zvířata, která byla méně bázlivá mohla těžit ze situace, kdy je člověk začal krmit.

Skutečnost, že se u domestikovaných zvířat projevují neobvyklé dědičné znaky, se nazývá „syndrom domestikace“. Tyto zvláštní charakteristické znaky, které jsou typické pro domestikaci, se vyskytují napříč většiny druhů zvířat. Může se jednat o depigmentaci, svěšené uši, kratší obličejová část lebky, menší zuby, menší kapacita mozku, mladistvé chování trvající do pokročilého věku, zakroucené ocasy a také například ovlivnění reprodukce (Benítez – Burraco et al. 2018).

Domestikace vedla k přizpůsobení zvířat žijících v zajetí na toto prostředí. Kombinací genetických změn bylo dosaženo změny chování. Genetické změny jsou utvářeny během mnoha generací, stejně tak jako změny způsobené změnami životního prostředí.

V populaci organismů procházejících procesem domestikace se vyskytují genetické změny, které mohou být způsobeny náhodně nebo selekcí člověkem. Je tedy zřejmé, že abychom mohli jednoznačně říci, že všechny genetické a fenotypové odlišnosti byly zapříčiněny domestikací, nemohl by člověk zasahovat do tohoto procesu selekcí.

Změny genových frekvencí mohou usnadnit přizpůsobení se životu v zajetí. Podobně mohou k přizpůsobení se pomoci opakující se přírodní události a postupy ovlivňující vývoj zvláštních biologických znaků.

Původní vzorce chování zvířat se měnily. Ztráta těchto vzorců byla zapříčiněna zvýšením prahové reakce na vyskytující se nové stimuly v zajetí. Některé chování mohlo být také změněno působením člověka. Jako nejdůležitější změna provázející proces domestikace je snížená reakce na změny, které se vyskytují v prostředí, kde zvíře žije. Jelikož zvířatům byla poskytována potrava a člověk kontroloval také reprodukci těchto zvířat, snížila se konkurence mezi člověkem a domestikovanými jedinci v dosažení důležitých zdrojů nutných pro přežití.

Opakem domestikace je feralizace, což můžeme popsat jako schopnost domestikovaných zvířat zdivočet a opět mít schopnost přežít v přírodním prostředí bez pomoci člověka. Ovšem na to, aby zvíře mohlo projít úspěšnou feralizací, mohou mít do značné míry svůj podíl změny genetické informace populace. Proto by přírodní zásobárny genů měly být chráněny během chovu divokých zvířat v zajetí, aby v případě potřeby mohly být obnoveny volně žijící populace zvířat (Price 1984).

3.2.2 Domestikace psa

Během doby ledové, v éře zvané Pleistocén, začal domestikovaný pes žít s lidmi. Toto období můžeme zařadit časově do doby před 14 000 – 10 000 lety. Jelikož lidé a psi se během doby ledové soustřeďovali na podobnou kořist, je pravděpodobné, že mezi nimi postupně docházelo k vytváření společenství, z kterého měl užitek jak pes, tak člověk. (Clutton – Brock 1987).

Během domestikace docházelo k postupnému přibližování se ke zvířatům a k pokusům porozumět jejich chování. Jednalo se o dlouhý pozvolný proces. Dnešní postupy, jak zvířata ochočit (nikoli však domestikovat), jsou pro srovnání krátké a jednoduché. V procesu domestikace musel člověk nejprve vytvořit podmínky, které byly vhodné a výhodné pro něho a současně vhodné pro zvíře – psa. Díky tomuto vzniklému prostředí mohlo dojít k prvnímu sblížení, což je činnost nezbytná pro úspěšný domestikační proces.

Symbióza, jak vztahu mezi psem a člověkem v tomto případě říkáme, vznikla, protože člověk potřeboval společníka pro lov. K možnosti, že z divokého zvířete se stane zvíře krotké, přispěl také fakt, že jak člověk, tak i pes vedl obdobný způsob života a měl podobné sociální chování. Člověk i pes jsou druhy, které přirozeně žily ve smečkách, což vzájemné sblížení usnadnilo. Člověk poskytl ochranu psům a *vice versa*. Pes postupem času pojal člověka jako člena smečky. Pes proto přirozeně a poměrně bez problému k člověku tíhl. Smečna pro jedince obecně znamenala, že jedinec bude snáze shánět potravu, lépe ochrání svá mláďata, své teritorium a další členy smečky. Smečka byla svého druhu zárukou přežití a zachování druhu (Šmejda & Pavelka 2007).

I když je obecně známo, že pes domácí vznikl z vlka obecného a vlk je tedy přímým předkem tohoto zvířete, jsou zde mnohé odlišnosti, které psa od vlka odlišují. Mnohé z těchto odlišností vznikly kvůli domestikaci. Například kapacita mozku psa bývá až o třetinu menší než kapacita mozku vlka. Nijak to však neovlivňuje psí inteligenci. Je to způsobeno soužitím s člověkem, neboť zjednodušeně řečeno, člověk psovi mnohé věci podsouvá, a tudíž o nich pes nemusí dlouze přemýšlet. Je tedy zbaven určité míry samostatnosti, čehož důsledkem je zmenšení smyslového centra v mozku.

Změnou prošel také trávicí trakt psa – pes je na rozdíl od vlka všežravec. Je to způsobeno rovněž člověkem, neboť člověk psovi předkládal různé druhy potravy, nikoli pouze maso.

Trávicí trakt se prodloužil, což mu umožnilo trávit i nemasitou potravu. Vlk je naopak masožravec a je schopen najednou pozřít velké množství masa, což pes nedokáže.

Rozdílný druh stravování psa a vlka je rovněž vidět na skusu. Pes má skus většinou nůžkový, kdežto vlk většinou klešťový. Rovněž počet štěnat je u psa větší než u vlka. Velká plemena psů rodí i 12 štěnat a feny psů hárají dvakrát ročně. Je to způsobeno komfortem, který člověk může psovi poskytnout a ve kterém pes žije. Existuje zde větší pravděpodobnost, že fena všechna svá mláďata uživí, a ta následně přežijí.

Fena vlka hárá pouze jednou ročně a štěňata jsou nejčastěji dvě či tři. Výjimkou není ani jedno štěně ve vrhu. Je to způsobeno tím, že zde hrozí větší riziko úhynu, podmínky pro štěňata jsou tvrdší a prostředí je pro mláďata nehostinnější než v lidském obydlí pro psa (Šmejda & Pavelka 2007).

Podle Foxe (1978) jsou mezi psy a jejich předky vlky znatelné rozdíly jak v rozmnožování, tak v dospívání. Samci psa mohou produkovat spermie také v průběhu celého roku, ale samci vlka neprodukují buď žádné spermie mimo reprodukční období, nebo je produkují pouze v malém množství. Rozdílnost v pohlavním dopívání je také zřetelná. Psi pohlavně dospívají ve stáří 6 – 12 měsíců. Oproti tomu vlci jsou schopni dosáhnout pohlavní dospělosti někdy okolo 24 měsíců věku.

3.3 Domestikační syndromy

Wilkins et al. (2014) ve své práci uvádí, že domestikovaní savci se vyznačují výraznými dědičnými vlastnostmi, které se u jejich předků nevyskytují. Představuje zde domněnku, že syndromy domestikace mohou být také způsobeny nedostatkem buněk nervového hřebene během embryonálního vývoje. Převážnou většinu změněných vlastností, morfologických i fyziologických, lze vysvětlit jako přímé důsledky těchto nedostatků.

Jako domestikační syndromy lze označit tyto změny:

- postupná ztráta agresivního chování, zvýšení přítulnosti,
- změna zbarvení srsti,
- zmenšení velikosti zubů,
- změny velikosti lebky,
- změny v utváření uší a ocasu,
- změny cyklů reprodukce,
- změna velikosti mozku,
- změna koncentrace hormonů,
- prodloužení období s juvenilním chováním.

Některé domestikační syndromy jsou níže uvedeny podrobněji.

3.3.1 Ztráta agresivního chování, zvýšení přítulnosti

Podle Belyaeva (1969) je snížení agrese, a naopak zvýšení podílu milého a laskavého chování, nejvýznamnější behaviorální změnou všech domácích zvířat oproti divokým předkům.

Během experimentů se selekcí a následným křížením lišek, krys a norků za účelem zvýšení krotkosti, bylo zřetelně prokázáno, že toto křížení může vést k celé řadě morfologických změn (Belyaev 1974; Trut, 1999).

Podle Pendletonové et al. (2018) by tento rys v chování mohl být zapříčiněn změnami v aktivitě a umístění buněk nervového hřebene během vývoje jedince v embryonální fázi, jak již ve své práci také naznačili Wilkins et al. (2014).

3.3.2 Změna zbarvení srsti

Změny v pigmentaci kůže a srsti nacházející se u domácích zvířat jsou jedny z nejnápadnějších a nejstabilnějších změn, které byly zaznamenány během domestikace.

Všechny druhy domácích zvířat mají ve své srsti určitá místa depigmentace. Většinou se jedná o bílé skvrny nebo větší bílé plochy. Tato bílá místa mívají nepravidelný tvar a přednostně se nacházejí na spodní straně krku, pod krkem, nad očima, na tlapkách či na špičce ocasu. V některých případech se může jednat také o skvrny hnědé (Belyaev 1974).

Trut et al. (2009) uvádí, že změny pigmentace se objevují jako jeden z prvních znaků během domestikace krys a lišek. Ve své další práci Trut (1999) zmiňuje fakt, že projev ztráty pigmentace části hlavy a těla je způsoben a ovládán genem, nazvaným „Star“. Společně se svou kolegyní Ludmilou Prasolovou objevila, že tento gen má vliv na přesun melanoblastů, předchůdců pigmentových buněk melanocystů. Tyto buňky mají vliv na zbarvení srsti, tvoří se během embryonálního vývoje v nervovém hřebeni a poté jsou přesouvány do různých částí embryonální pokožky.

3.3.3 Změny v utváření uší a ocasu

Jak uvádí ve své práci Wilkins et al. (2014), již dle poznatků Darwina jsou svěšené uši znakem domestikace. Téměř u všech domácích zvířat můžeme vidět (alespoň u některých plemen) svěšené uši. Naproti tomu existuje jediný divoký savec se svěšenýma ušima – slon. Podle Trut (1999) je velice pravděpodobné, že během domestikace mohou být spuštěny intenzivní změny v neurochemických a neurohormonálních mechanismech, které regulují vývin zvířete. Z tohoto důvodu se znak, jako jsou svěšené uši, vyskytující se u novorozených lišek a psů, může vyskytovat i u dospělých jedinců, jelikož během ontogeneze, vlivem možného snížení činnosti hormonů nadledvinek, může být zabráněno v napřímení uší.

Rozdíly byly také zjištěny v postavení ocasu. U některých domestikovaných savců se vyskytují změny v délce a postavení ocasu. Jako výsledek křížení lišek na krotkost se po osmé generaci objevil zakroucený ocas. Po patnácté až dvacáté generaci křížení se liškám ocas také zkrátil. A stejně jako u těchto cíleně křížených lišek, se zakroucený a zkrácený ocas objevuje i u některých plemen psů.

3.3.4 Hormonální změny

Během výzkumů zaměřujících se na průběh selekce na změny krotkosti zvířat, byly u některých z nich zaznamenány změny neurohormonálních a neurochemických procesů (např. stabilní pokles produkce hormonů nadledvinek). Během doby, kdy se zvíře musí vyrovnat se stresem, jsou uvolňovány hormony, jako jsou kortikosteroidy, které stimulují tělo k čerpání více energie z bílkovin a tuků, uložených v těle jako rezervy.

Změny se objevují také v produkci serotoninu – hormonu k potlačení agresivního chování jedince. Při porovnání hladin výskytu serotoninu, byly u domestikovaných lišek naměřeny zvýšené hladiny tohoto hormonu, stejně jako aminokyseliny tryptofanu, základního enzymu nutného pro jeho tvorbu (Trut 1999).

3.4 Behaviorální rozdíly mezi vlkem a psem

Obecně si jsou vlci a psi podobní. Mají stejný počet chromozómů – 78, rozdíl v sekvencích RNA a DNA je u obou představitelů pouze 0,2 % a během studie, porovnávající DNA u dvaceti šesti vlků a u zástupců třinácti rozdílných plemen psů, byly nalezeny některé zcela stejné úseky mitochondriální DNA (Wayne & Gittleman 1995).

Pokud se zaměříme na chování, lze si všimnout podstatných odlišností. Například vlci i v případě, že jsou ochočeni, stále reagují na neznámé podněty prudkými reakcemi. Reakce na cizí a neznámé podněty jsou u vlků doprovázeny agresivitou a obranným chováním. Toto chování se u většiny domestikovaných psů neobjevuje.

Dále vokalizace formou štěkání je u psů výraznější a častější než u vlků. Vlci a kojoti ve volné přírodě štěkají pouze příležitostně. Oproti tomu velcí psi typu bloodhound štěkají často, a to hlubokým tónem. Malá plemena většinou tónem ostrým. Tyto projevy vokalizace jsou důsledkem domestikace (Clutton – Brock 1987). Dále je zde rozdíl v chování psa k člověku. Domestikovaní psi se naučili během procesu domestikace být podřízeni lidem (Morey 1994).

3.4.1 Sociální uspořádání a rozmnožování

Převládající názor na vlka, že se jedná o zvíře, žijící ve smečce, kde jedinci mezi sebou neustále soupeří a jsou pod kontrolou tzv. alfa páru, tedy hlavního samce a samice, jsou založeny na výzkumech a pozorování vlků žijících většinou v zajetí. V novém pojetí výzkumu v posledních třinácti letech, který vychází z pozorování vlků ve volné přírodě v severozápadní části Kanady, vyplývá, že typickým vlčím uspořádáním je rodina, kde dospělí rodiče určují a vedou aktivitu celé smečky. Samice v takové rodině pečuje o mláďata a ochraňuje je, zatímco samec většinou vyhledává kořist, loví a přináší úlovek do skupiny (Mech 1999).

Vlci žijí ve skupině čítající až čtyři desítky jedinců, ale mohou přežít i jako jednotlivci. Ačkoli vlčí smečky žijí povětšinou ve svém teritoriu, pokud je to nutné (např. v důsledku nedostatku potravy během zimního období) mohou se přemísťovat i stovky kilometrů od místa, kde vychovávají své potomky (Mech & Boitani 2003).

Mech a Nelson (1990) ve své práci uvádějí, že základní jednotkou ve společenském uspořádání ve vlčí skupině je pářící se pár a jejich potomci. Jsou známé také varianty, které zahrnují: a) dospělého samce a dvě dospělé samice nebo b) dospělého samce, jeho mladého (povětšinou ročního) syna z předešlého páření a novou družku nebo c) dospělou samici s novým druhem a jeho mladšími bratry.

Počty členů smečky, jejich postavení ve smečce či určení pářícího se páru se mění podle úmrtí ve smečce, opuštění smečky některými jedinci nebo narozením nových mláďat (Mech 1995). Období, po které je chovný pár spolu, trvá od jednoho do osmi let. Ve většině případů se ovšem alfa pár společně rozmnožuje pouze 3 až 4 roky (Mech & Boitani 2003).

Jak uvádí Smith et al. (1997), vlci žijí zpravidla v monogamním uspořádání, i když jsou známé výjimky. Vlčí pár tvoří obvykle samec a samice, kteří nejsou příbuzní.

Období, ve kterém se může samice vlka úspěšně rozmnožovat je obvykle kratší než reprodukční období samice psa. Lze tak usuzovat na základě výzkumu Moreye (1994), který tvrdí, že nebyl znám případ březí samice vlka mladší 22 měsíců a podle pozorování Lentfera a Sanderse (1973), kteří tvrdí, že nebyl znám také případ březí samice vlka starší devíti let, pokud žila v zajetí, nebo sedmi let, pokud žila ve volné přírodě. Naproti tomu samice psa začíná být plodná mezi šesti až patnácti měsíci věku (Wildt et al. 1981).

Jak již bylo uvedeno, samice vlka hárá pouze jedenkrát ročně. Na rozdíl od vlčice, většina samic psa hárá dvakrát během roku. I když jsou známy případy, kdy více samic psů

hárá během zimy a jara oproti podzimu a létu. Tyto případy naznačují, že v určitých chladnějších oblastech, může být reprodukční chování psa podobné chování vlka a toto chování je pravděpodobně pozůstatkem sezónnosti druhu (Christie & Bell 1971; Linde – Forsberg & Wallén 1992).

Vlci jsou monogamní zvířata, před začátkem pářícího období utvoří rodičovské páry, následně spolu zůstávají roky a starají se společně o svá mláďata na rozdíl od většiny plemen psů (Malcolm, 1985). Zdá se, že tento rozdíl oproti vlkům, totiž že pes netvoří monogamní páry, je jedna z nejdůležitějších behaviorálních změn způsobených domestikací (Kretchmer & Fox 1975).

Jak již bylo uvedeno, základ smečky vlků tvoří rodina. Tato rodina je většinou složena z rodičů, jejich aktuálních potomků a potomků z minulého roku. Průměrná rodina se skládá ze 4 – 8 jedinců, i když jsou známy případy, kdy smečku tvořilo až pět generací.

Během ledna až března je nejvhodnější doba pro rozmnožování vlků. Pokud dojde k úspěšnému páření, za šedesát jedna až šedesát čtyři dnů se narodí mláďata. Mláďata se rodí od března do května, což pro celou skupinu vlků znamená výhodu, neboť v těchto měsících se rodí mláďata kopytníků, tudíž potenciální kořist.

V jednoho vrhu se rodí v průměru dvě až šest mláďat. Tento omezený počet má své opodstatnění. Proto, aby měla vlčata zvýšenou šanci na přežití, je výhodnější přivést na svět méně potomků a dopřát jim možnost kojení z více struků. Během prvního měsíce po narození se matka od mláďat v naprosté většině případů téměř nevzdaluje. Může se stát, že občas se účastní lovu s ostatními jedinci ze smečky. Pokud se samice lovu neúčastní, přináší jí samec část kořisti, eventuálně vyvrhne již natrávenou potravu.

V tomto směru je chování vlka zásadně odlišné od chování psa. Pes o samici, která porodila mláďata, ani o mláďata samotná, nejeví zájem. Psi jsou schopni oplodnit v podstatě neomezený počet fen, jelikož nežijí monogamním životem a feny hárají převážně dvakrát ročně. Z toho vyplývá, že psi jsou schopni se rozmnožovat v průběhu celého roku a tím si zajistit předání svých genů ve velkém počtu.

Naproti tomu samec vlka se může rozmnožovat pouze během omezené doby, která trvá přibližně čtyři týdny. Jelikož je vlk teritoriální zvíře, je nepravděpodobné, že by v takto krátkém období rozmnožování našel více hárajících se samic. Z toho vyplývá, že samec vlka má omezené možnosti v páření, a tudíž předávání svých genů potomkům a je zcela zřejmé, že úhyn

každého mláděte je pro vlka velká ztráta. Z tohoto důvodu se pravděpodobně vlci starají o svou smečku tak dobře (Sigr & Meyer 2015).

3.4.2 Preference získávání potravy

Potravní spektrum psovitých je velice různorodé a může obsahovat jak rostlinnou, tak živočišnou složku. V případě živočichů sahá od drobných savců až po velké býložravce.

Upřednostňování určitého zdroje potravy se může v čase měnit. Tyto změny mohou být zapříčinovány a ovlivňovány lokalitou, ve které se určitý zvířecí druh vyvíjel, může být také ovlivněn energetickými požadavky, proteinovými požadavky a v neposlední řadě rozmístěním a dosažitelností zdrojů potravy (Bradshaw et al. 2000).

Pes domácí a vlk obecný jsou vhodné zástupci psovitých pro studium potravní specifikace, preference výběru určité potravy a strategie, jak si potravu opatřit, neboť tyto dva, velice si blízké druhy, mají zásadně odlišný styl v obstarávání si potravy (Frantz et al. 2016).

Tyto rozdíly jsou nejvíce zřetelné, pokud pozorujeme volně žijící psy, kteří tvoří více než 75 % veškeré populace psů ve světě (Lord et al. 2013; Hughes & Macdonald 2013).

Dle Doherty et al. (2017) loví pes většinou samotářsky. Ve většině případů pes nachází potravu v blízkosti lidských obydlí a konzumuje odpadky (Newsome et al. 2014). Výzkumy ukázaly, že podstatnou část potravy volně žijících psů představují obiloviny, zbytky lidské potravy a lidské výkaly (Marshall – Pescini et al. 2017).

Fleming et al. (2017) uvádí, že vlci jsou naopak především lovci, lovcí ve většině případů ve skupině, a to i v případě, pokud se smečka momentálně nachází v okolí lidských obydlí.

Pokud uvážíme, že úspěšnost lovu štváním kořisti je poměrně nízká (pohybuje se v rozmezí 10 až 49 %), vyžaduje tato činnost mimořádnou vytrvalost a velkou motivaci k získání potravy (Mech et al. 2015).

Další skutečnost, kterou je nutné vzít v úvahu, je vliv hladu na jedince. Hlad jako takový může ovlivnit zažité vzorce chování a tendence v upřednostňování určitého druhu potravy, a to jak u psů, tak u vlků. Hlad jako motivační faktor může vést ke skutečnosti, že zvířata začnou konzumovat nový druh potravy (Berridge 2004; Ramsey et al. 2007).

To, na jakém druhu potravy je vlk nebo pes závislý, může být do jisté míry určeno také informací uloženou v genech – např. vlci, oproti psům, mají sníženou schopnost trávit škroby (Axelsson et al. 2013).

Skutečnost, že vlci jsou zvyklí spolupracovat během lovu, a že se musí starat o svá mláďata, může vysvětlovat to, že vlci jsou ochotni se o svou kořist dělit více a častěji než psi. Psi ve srovnání s vlky jsou během krmení méně tolerantní k ostatním jedincům. Během krmení mají tendenci udržovat ostatní psy ve větší vzdálenosti a tuto strategii upřednostňují na rozdíl od chování vlků. Vlci v rámci smečky spolu během krmení neustále komunikují, snaží se být v bezprostřední blízkosti a zajistit si tak přístup k potravě (Dale et al. 2017).

Krom toho ve své práci Marshall – Pescini et al. (2016) uvádí, že vlci jsou při hledání potravy také více ochotni riskovat.

3.4.3 Komunikace

Dle Philipse a Austada (1990) komunikace mezi zvířaty nastává tehdy, pokud „zvířata předávají informace vhodným posluchačům za použití signálů“.

Signály máme na mysli určitá chování a typické rysy. Tyto signály se neustále vyvíjí a kódují informace v nich přenášené. Znalosti signálů a informací v nich zakódovaných je základem pro správné pochopení zvířecí komunikace (Smith 1990).

Komunikace probíhá jak v rámci jednoho druhu, tak mezidruhově. Rozdělit ji můžeme na komunikaci vizuální, taktilní, olfaktorickou, vokalizační a chuťovou (Siniscalchi et al. 2013).

Komunikace psů a vlků, žijících ve smečkách, se vyznačuje určitými rozdíly ve schopnosti uspořádání vzájemných vztahů, ve schopnosti spolupráce a soutěživosti, vedoucí k vytvoření daného sociálního postavení jedince.

Mnoho plemen psů není schopno komunikovat v důsledku abnormálních morfologických změn, odlišujících je od vlka. Například brachycefalická plemena mají čelo a čenichové partie zkráceny a zvrásněny a z tohoto důvodu je jim z velké části zabráněno vrčet. Takto utvářené tělesné partie postrádají schopnost mimické reakce, která je naopak velice zřetelná u vlků.

Bylo zjištěno, že dolichocefalická plemena, vyznačující se plochou a prodlouženou mozkovnou, často vystupující týlní kostí a prodlouženou čenichovou partií, se vyznačují lepšími komunikačními schopnostmi. Nicméně jejich vyjadřovací schopnosti jsou stále v porovnání s vlky sníženy. Naproti tomu vokalizační projevy psů se zdají být neustále rozvíjeny a zdokonalovány. Především v podobě štěkání se z nich stává jeden z nejdůležitějších projevů sociální interakce (Feddersen – Petersen 2000).

Níže jsou blíže představeny některé z výše uvedených typů komunikací.

3.4.3.1 Vokalizace – štěkání

Štěkání se během domestikace výrazně změnilo. Štěkání různých plemen psů se v různých situacích liší jak frekvencí, tak melodičností a celkovou harmonií.

V porovnání se štěkáním vlků, které se vyznačuje hlučnými projevy především během agonistického setkání jedinců, sloužící jako signál varovný, psi štěkají v nesrovnatelně větším měřítku. Psi štěkání zahrnuje širokou škálu zvuků, od harmonického a přátelského až po velice ostrý a hlučný.

Dále Feddersen – Petersen (2000) také uvádí, že při častějším štěkání používají psi různé akustické formy. Ten používají nejenom jako varovný signál, ale také jako prostředek při navazování kontaktu s lidmi a jako signál ke hře. Štěkání tohoto typu se vyznačuje jasným, harmonickým zvukem plným tónů ve vyšších frekvencích, které signalizují přátelské chování.

Pro vlčí štěkání jsou naopak charakteristické nízko posazené hrubé tóny (Pongrácz 2017).

Psi často používají tento typ komunikace jako signály ke hře. Tento jev nebyl v případě vlků prozatím pozorován. Psi reagují na štěkání ostatních psů a toto chování u nich navozuje pocit vzrušení.

Pokud se na štěkání psů budeme dívat jako na celek, tak ve většině případů je toto chování zaměřeno na člověka nebo na okolnosti a situace spojené se životem s ním (Feddersen – Petersen 2000).

Štěkání se pro psy stalo jakousi „ochrannou známkou“. Zatímco vlci používají tento druh komunikace pouze v několika málo situacích, zahrnujících například ochranu potravních zdrojů nebo agonistické chování, a jejich štěkot je krátký a prudký, tak psi štěkají v nepoměrně větším měřítku, ve všech možných situacích a tato komunikace se pro psy stala silným komunikačním nástrojem (Pongrácz 2017).

3.4.3.2 Vokalizace – vytí

Snad nic není pro vlka charakterističtější než jeho vytí.

Vytí je jedním z nejnápadnějších projevů hlasové komunikace vlků, které se vyznačuje vysokými kmitočty, poměrně dlouhým trváním (do 10 vteřin) ve frekvencích 150 – 2000 Hz (Cohen and Fox 1976).

Dle Tembrocka (1976) je vytí zvukem, který se projevuje silnějšími kmitočty na začátku a na konci této vokalizace. Uprostřed mohou být zaznamenána skoková přerušení.

Rozlišujeme proto dva typy vytí. První se nazývá „FL AT“. Tento typ lze popsat jako stabilní, v základní frekvenci projevující se zvuk s rostoucí silou na začátku vytí.

Naproti tomu druhý typ vytí, nazývaný jako „Breaking howls“, se vyznačuje proměnlivou frekvencí, charakterizovanou prudkými změnami a pauzami (Palacios et al. 2007).

Ve své práci Joslin (1967) poukazuje na fakt, že vlci vyjí jak v situacích, kdy jsou osamoceni, tak v případě, kdy jsou součástí smečky. Obvykle je vytí odstartováno zvukovým projevem jednoho vlka a následně se přidávají ostatní jedinci.

Vytí v rámci smečky je často proměnlivé a může být aktivováno v případě, že smečka slyší výt cizí vlky. Vlci ve smečce neodpovídají pouze reálným jedincům stejného druhu, ale reagují také na nahrávky vytí a na lidské zvuky imitující vlčí vokalizaci (Harrington & Mech 1979).

Vytí je důležité pro komunikaci jedinců jak uvnitř smečky a hraje velkou úlohu v udržení soudržnosti všech jejích členů. V případě odloučení některých členů od smečky slouží vytí jako signál vypovídající o pozici smečky a osamocených jedinců. Podle frekvence vytí dokáží vlci identifikovat jednotlivce, a pokud se jedná o lokalizaci cizích vlků, mohou zjistit také pravděpodobné stáří jedince, přičemž je známo, že dospělí vlci vyjí při nižších

frekvencích. Vytí může být, bez výrazných změn, slyšeno na velké vzdálenosti, a proto mohou být informace spolehlivě přenášeny (Tooze et al. 1990).

Mezi smečkami hraje vytí také roli v obraně teritoria. Vlci si navzájem sdělují polohu smečky a oznamují tím, že jsou ochotni bránit své potravní zdroje (Harrington & Mech 1979).

Zatímco vytí je vlky používáno převážně jako vokalizace na dálku, psi byli vývojem a selekcí přeměrováni na používání vokalizace především na kratší a střední vzdálenosti. Jako nástroj pro tuto komunikaci používají namísto vytí štěkání (Pongrácz 2017).

Pokud tedy porovnáme tyto dva typy vokální komunikace, je zřejmé, že zatímco štěkání je nejčastěji používaná vokalizace u psů, tak u vlků je jako nepoužívanější vokalizační prostředek používáno vytí.

3.4.3.3 Taktilní komunikace

Taktilní neboli dotykovou komunikaci můžeme zařadit mezi nejprimitivnější formy neverbální komunikace, neboť hmat bývá prvním smyslem savců, který je rozvíjen (Montagu 1971).

Pro psovitě je hmat klíčovým smyslem, protože prostřednictvím hmatu získává štěně první informace o svém okolí.

Taktilní druh komunikace je pro psy velice důležitý. Psi používají dotyky během vzájemného střetu a tím se snaží zapůsobit na protivníka. Jedná se o intenzivní fyzický kontakt, položení tlapy na záda nebo na tělo protivníka, který se nachází v podřízené pozici, uchopení čenichu podřízeného nebo mladého jedince nebo obejmutí a sevření jiného jedince během ritualizace agresivního chování. Dotyková komunikace je také používána k udržení sociálních vazeb. Sociální soudržnost je prohlubována specifickými činnostmi, jako je odpočívání v těsném kontaktu s dalším jedincem nebo jedinci, pokládání hlavy přes záda jiného psa během zdravení nebo během sexuálního chování, které předchází páření. Dále se může jednat o olizování tlamy jiného zvířete nebo o použití předních zubů k lehkému okusování druhého psa (Kuhne et al. 2012).

Taktilní komunikace vlků byla studována taktéž v malém měřítku (Fox & Cohen 1977). Můžeme uvést dvě základní úlohy taktilní komunikace. První úlohou je posilování sociálních vazeb prostřednictvím redukce stresu. Mezi první aktivity, které souvisejí se zmírněním stresu,

se řadí doteky mezi štěňaty a jejich matkou, mezi které můžeme počítat těsné dotýkání se, kojení, pomoc feny při vyprazdňování štěňat, ošetřování a krmení. Taktilní komunikace dospělých jedinců navazuje na tyto zkušenosti, a pokud se vlci mezi sebou dotýkají, působí na ně doteky uklidňujícím způsobem.

Druhou úlohou taktilní komunikace je kontakt během agresivního chování, který hraje roli v testování a vyhodnocování nebezpečnosti protivníka. Vlci získávají informace fyzickým kontaktem během hry a ritualizovaných soubojů. Během těchto aktivit vlci zjišťují, jak je protivník silný, obratný a potenciálně nebezpečný. Ve skutečnosti ze všech informací, jak zhodnotit protivníka (například vizuálně – velikost těla, vokalizačně – výška hlasu, olfaktoricky – hormonální profil), poskytuje vlkům taktilní komunikace nejspolehlivější informace týkající se aktuálního stavu jedince (Mech & Boitani 2003).

3.4.3.4 Olfaktorická komunikace

Pachová komunikace je pravděpodobně nejintenzivnější komunikací vlků a psů. Vlci, stejně jako psi, jsou závislí na získávání informací týkající se okolního světa prostřednictvím pachů.

Tímto způsobem získává vlk nebo pes informace ohledně druhu zvířete, může identifikovat jednotlivce, pohlaví, sociální postavení, věk, kondici a emocionální stav dalšího jedince. Prostřednictvím pachů získává také informace ohledně přítomnosti zdroje potravy. Olfaktorická komunikace může být přenášena prostřednictvím kožních žláz, žláz na tlapách, zádi, ocasu a uších, análních žláz, předkožkových žláz, slinných žláz, prostřednictvím výkalů či moči (Mech & Boitani 2003).

Pokud se zaměříme na poslední dva jmenované způsoby, můžeme zde nalézt několik odlišností vyskytující se mezi psy a vlky. Vlci používají výkaly jak s příměsí výměšků análních žláz, tak bez pro označení svého teritoria (Vilá et al. 1994).

Vlci žijící v zajetí zanechávají nejvíce výkalů v blízkosti brány, kterou vlastníci vstupují do vlího výběhu. Tento prostor je vlky vnímán jako prostor nejpravděpodobnějšího narušení jejich teritoria (Asa et al. 1985).

Divoce žijící vlci zanechávají výkaly nejčastěji podél stezek, pěšin a cest a částečně na křižovatkách těchto míst. Tyto důkazy, společně s pozorováním, že výkaly jsou umístěny na nápadných místech, naznačují, že jsou používány jako pachové značky (Vilá et al. 1994).

K podobným závěrům se došlo i u ostatních psovitých šelem. Nicméně někteří samci psů (někdy i feny) jsou schopni udělat stojku a umístit výkaly do vertikálních, vysokých míst, jako jsou například stromy a ploty (Sprague & Anisko 1973).

Ačkoliv výměšky žláz, výkaly a sliny přinášejí mnoho důležitých informací jak psům, tak vlkům, nejdůležitější a nejvíce prozkoumaný způsob olfaktorické komunikace, je komunikace prostřednictvím moči. Pachové značky psovitých šelem často vnímány jako synonymum pro značení močí. Ačkoli v mnoha výzkumech je význam značení močí zpochybňován, je zřejmé, že toto značení je základní funkcí většiny druhů zvířat (Doty 1986).

Dle Kleimana (1966) mohou být pachové značky reakcí na cizí, neznámé a ohrožující prostředí. Proto se zvířata používáním svých vlastních značek uklidňují a dodávají si pocit bezpečí.

Psi, stejně jako vlci, značkují močí častěji a silněji v místech, která jsou označena pachem jedinců stejného druhu nebo pachem jedinců ostatních psovitých šelem, a kde dochází k narušení jejich teritoria (Paquet 1991).

Samci psů značkují častěji v neznámém prostředí (Bekoff 1979). Vlci se mohou takovému neznámému prostředí, které je označeno močí cizích jedinců, cíleně vyhýbat (Peters & Mech 1975).

Pachové signály mohou u vlků vyvolávat pocit strachu, nejistoty nebo agrese. Jelikož je pro vlky velice nebezpečné, pokud by se zranili, mohou jim právě pachové informace pomoci k eliminování rizika střetu s jiným jedincem nebo smečkou a tím snížit riziko zranění.

Může také snížit energetický výdej během setkání, jelikož tak jedinci mohou odhadnout jak jeden druhého, tak samotnou situaci, a tím předejít vzájemným soubojům (Gosling 1982).

Vlci také značkují častěji podél hranice než uvnitř teritoria a vytvářejí tím jakousi pachovou clonu (Peters & Mech 1975).

U psovitých se setkáváme se dvěma typy močení. První je nazýván RLU – jedná se o postoj, kdy má jedinec zvednutou zadní nohu a snaží se močit na jedno místo co nejintenzivněji a umožnit tím jedincům stejného druhu snazší detekování. Psi tímto způsobem mohou také odhadnout velikost cizího jedince (Bekoff 1979).

Močení RLU je více používáno samci než samicemi psů (Sprague & Anisko 1973). Chovná samice vlka pravidelně značkuje během celého roku druhým způsobem. Jedná se o FLU. Při tomto postoji má jedinec zpravidla všechny čtyři nohy v kontaktu se zemí nebo má jednu zadní nohu trochu zvednutou směrem dopředu (Peters & Mech 1975).

Ačkoli značení hranic teritoria samicemi psů není tak časté, jako značení samicemi vlků, četnost značení fenami dramaticky vzrůstá během hárání (Beach 1974).

Během studia vzorce chování při močení, bylo zjištěno, že štěňata psa, stejně jako štěňata vlka, potřebují stimulovat vyprazdňování během prvních týdnů života. Štěňata psa začínají močit bez pomoci matky přibližně ve věku 3 týdnů. Tento čas koresponduje s obdobím, kdy vlčata začínají pozvolna opouštět doupě. To naznačuje, že během domestikace bylo uvedené chování štěňat, které má za úkol udržovat doupě v čistotě, zachováno (Mech & Boitani 2003).

Naproti tomu vzorec chování močení dospělých jedinců je u vlků složitější. Vlci začínají značkovat v období puberty. Stejně jako psi používají při močení pozici RLU. Největší odlišností je skutečnost, že ve vlčí komunitě takto značkují pouze dominantní samci. Podřízení samci vlků používají při močení stejnou pozici, jako v mládí, tudíž s mírně roztaženými zadními nohama a pokračují v tomto způsobu po celou dobu dospělosti. Výjimka nastává pouze v případě, pokud chce podřízený samec napadnout dominantního. Tyto skutečnosti naznačují, že všichni samci psů se považují za dominantní jedince (Asa et al. 1990).

Pokud se zaměříme na schopnost psovitých identifikovat různé pachy jako takové, můžeme i zde nalézt rozdíly mezi psy a vlky.

Výzkumem různé schopnosti rozpoznat pachy se zabývala Polgár et al. (2016). V pěti různých obtížnostech zkoumala schopnost nalézt potravu schovanou v plastových kontejnerech, které byly následně schovány pod keramické misky. Obtížnosti byly zajištěny různými počty otvorů ve víku kontejneru. Zkoumaní jedinci byli rozděleni do čtyř skupin, přičemž v první skupině byli psi, kteří byli vyšlechtěni k pachovým pracím (Baset, Beagle, Pointer, Viszla a další), ve druhé psi vyšlechtěni k jiným účelům (Anglický greyhound, Maďarský greyhound, Whippet, Sibiřský husky a další) ve třetí psi s přehnaně zkrácenými obličejovými rysy (Německý boxer, Bostonský teriér, Anglický bulldog, Bullmastif a další) a ve čtvrté vlci.

Pokud jedinci potravu našli, bylo jim dovoleno potravu sníst, pokud označili nesprávnou misku, byla ji ukázán prázdný kontejner.

Výsledkem bylo zjištění, že psi vyšlechtění k pachovým pracím a vlci byli v označování správných misek úspěšnější než další dvě skupiny psů. Úspěšnost byla vždy v procentuálním vyjádření vyšší než náhodný výběr.

Překvapujícího výsledku bylo dosaženo v případě, že se vytvořila skupina, kde byli namícháni psi ze všech tří skupin psů a druhou skupinu tvořili vlci. Při tomto testu měli v prvním pokusu vlci horší výsledky ve vyhledávání potravy. Úspěšnost psů byla 75 % a vlků 65 %.

Výrazné změny však nastaly, pokud se ten samý pokus uskutečnil opakovaně, kdy byly misky s potravou promíchány. Úspěšnost psů se nezměnila a činila stále 75 %, ovšem byl zde výrazný nárůst v úspěšném vyhledávání potravy u vlků. V tomto opakovaném pokusu dosahovali vlci úspěšnosti 90 %. Z této části výzkumu vyplývá, že vlci potřebují delší čas pro seznámení se s prostředím, kde k pokusům dochází. Bohužel není zcela jasné, zda tyto výsledky byly ovlivněny genetickými rozdíly mezi vlky a psy nebo rozdílnými životními podmínkami.

3.4.3.5 Vizuální komunikace

Vizuální komunikaci můžeme specifikovat jako vnímání svého okolí pomocí zraku.

Tento způsob komunikace probíhá jak mezi jedinci stejného druhu, tak mezidruhově. Pokud se zaměříme na vlky, tak je pro ně vizuální komunikace stejně tak důležitá jako komunikace akustická a olfaktorická. Nicméně vizuální signály mohou být prezentovány nejasněji. Navíc se mohou skládat z několika současně probíhajících pohybů mnoha částí těla, od čenichu až po ocas (Mech & Boitani 2003).

Schenkel (1947) ve své práci popsal vizuální komunikaci vlků. Charakteristické rysy obličeje nebo jeho části, jako jsou uši, oči, pysky, zuby, nos a čelo, stejně tak jako postoj jedince, srst a ocas jsou důležité součásti vizuální komunikace.

Předpokládá se, že změny v postavení těchto částí těla hrají zásadní roli ve vyjadřovacích schopnostech vlků. Podílí se na signalizaci agrese a sebejistoty či podřízenosti a úzkosti (Mech & Boitani 2003).

Vlci vyjadřují agresi a sebejistotu vysokým a rovným postojem, který je sklouben s naježením srsti na zádech a ocasu. Končetiny jsou pevné a pohyb pomalý a rozvážený. Tyto

dominantní signály, společně s dalšími signály umocňujícími velikost jedince naznačují odhodlanost vlka k útoku.

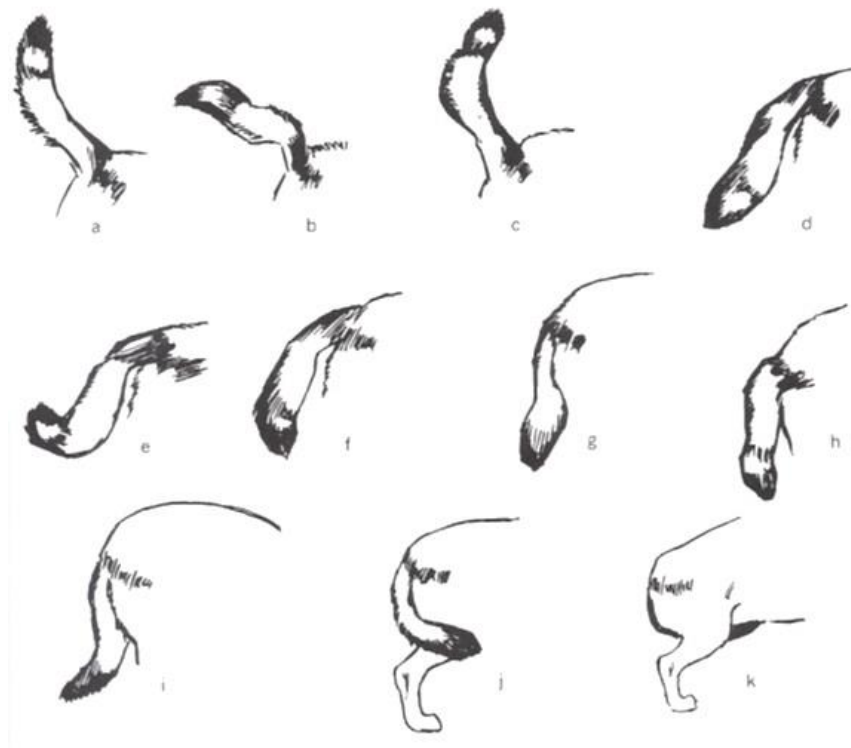
Naopak submisivní chování či chování vyjadřující strach je signalizováno postojem, který vyjadřuje, že je jedinec připraven k obraně, nebo k útoku. Tento postoj je vyjádřen v co nejmenší velikosti vlka – přikrčením se, skrytím zubů, přiléhavou srstí bez piloerекce a stažením ocasu a uší. V následující tabulce jsou shrnuty základní projevy vyjadřující agresivitu nebo strach.

Tabulka č. 1: Základní charakteristické rysy během sociální interakce (Schenkel 1947).

VYJÁDŘENÍ		
POVAHOVÝ RYS	AGRESIVITA	STRACH
Oči	Přímý pohled, doširoka otevřené oči	Přehlížejší pohled, přivřené oči
Uši	Vzpřímené, směřující vpřed	Přiléhající k hlavě, směřující dolů a do stran
Rty	Horizontálně stažené	Horizontálně roztažené
Tlama	Otevřená	Zavřená
Zuby	Vyceněné	Skryté
Jazyk	Zatažený	Vyplazený s tendencí olizovat tlamu druhého jedince
Nos	Skrčený – kůže zvrásněná	Prodloužená – kůže jemná
Čelo	Stažené, vráscité	Jemné, bez vrásek
Hlava	Vysoko nesená	Přikrčená
Krk	Vyklenutý	Prodloužený
Srst	Vzpřímená, naježená	Hladká, bez známek vzpřímení
Tělo	Vzpřímené, vysoké držení	Přikrčené, nízko držené
Ocas	Vysoko držený, mírně pohyblivý	Vtažený pod tělo, mávající

Jako nejtypičtější signál vizuální komunikace je označován pohyb a postavení ocasu. Zdvížený ocas opticky zvětšuje velikost jedince. Dále může být ukazatelem vnitřního naladění a odhodlání jedince účastnit se boje. Mávání ocasem je vyjádřením přátelství; submisivní vlci tak signalizují svoji podřízenost společně s kroucením zadní části těla. Naopak pomalý a ztuhlý pohyb ocasu může naznačovat, že jedinec je vzrušený a může zaútočit (Schenkel 1947).

Na obrázku níže jsou rozkresleny různé polohy ocasu, které naznačují různá vyladění zvířete.

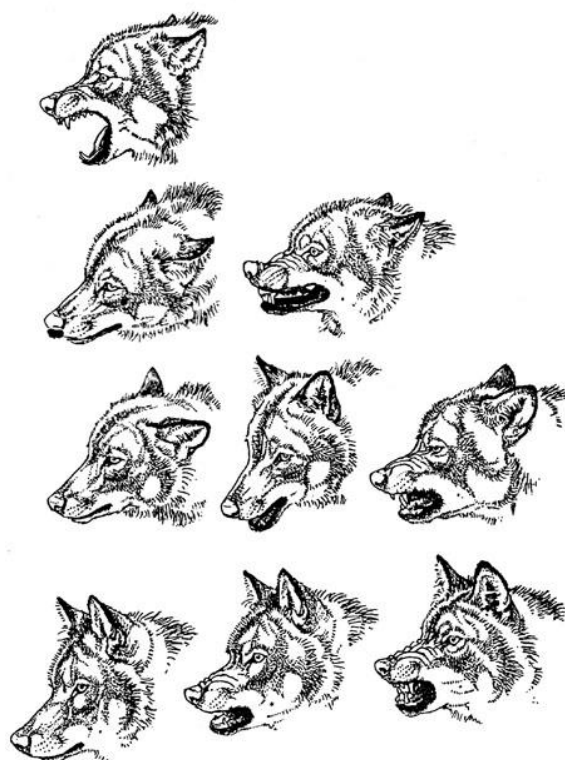


Obrázek č. 1: Základní postavení ocasu při vyjadřování emočního naladění jedince během sociální interakce (Schenkel 1947).

- a) Sebevědomí
- b) Asertivní hrozba
- c) Zastrasování (doprovázené kýváním ocasu do stran)
- d) Normální chování bez jakéhokoliv napětí
- e) Nejistá hrozba
- f) Normální chování (podobné jako d), většinou během jídla a sledování jiného jedince
- g) Deprese

- h) Chování naznačující naladění mezi hrozbou a obranou
- i) Aktivní podřízení (doprovázené kýváním ocasu do stran)
- j) Výrazné podřízení
- k) Výrazné podřízení

Neméně důležitým signálem vizuální komunikace je výraz obličejové mimiky. Různé úrovně vyjádření strachu a agrese ve své práci představil v roce 1981 Zimen (Mech & Boitani 2003). Některá mimická gesta jsou představena na obrázku č. 2.



Obrázek č. 2: Vyjádření různého stupně agresivity a strachu pomocí mimiky obličeje. Agresivita – stoupající zleva doprava. Strach – stoupající odspodu nahoru (Zimen 1981).

Vizuální komunikace psů zahrnuje rovněž změny postavení jednotlivých částí těla (Siniscalchi et al. 2018).

Prostřednictvím změn svých postojů a pozic různých částí svého těla mohou poskytnout druhému jedinci informace o svém vnitřním rozpoložení a záměrech svého chování. Během domestikace, působením umělé selekce, byla u některých plemen psů změněna jejich anatomie

i morfologie. Tyto změny snižují sociálně signalizační schopnost některých plemen. Například plemena s neúměrně zkrácenou obličejovou partií mají značně sníženou možnost komunikovat prostřednictvím své. Stejně tak plemena, která disponují trvale vzpřímenýma ušima nebo nepřirozeně krátkým ocasem, disponují pouze omezenou schopností vizuální komunikace. Hustá nebo dlouhá srst, vyskytující se u některých plemen, snižuje nebo dokonce vyřazuje působení vizuálních signálů jako je piloerекce nebo blokuje možnost zapojení očí, tlamy a nohou do této komunikace. Během setkání dvou jedinců stejného druhu jsou velikost těla a jeho postoj vnímány jako první vizuální signály poskytující důležité informace ohledně předpokládaného chování. Může se jednat o vyjádření důvěry, hrozby, ostražitosti nebo připravenosti k boji (Bradshaw & Rooney 2016).

Na druhou stranu mohou psi snížením své velikosti, snížením nesení ocasu nebo sklopením uší, předejít agresivní reakci a zabránit tak konfliktu během vzájemné interakce (Hecht & Horowitz 2015).

Psi dokáží rozpoznat asymetrické pohyby ocasu druhého jedince a tím nepřímo odvodit emocionální stav tohoto jedince (Siniscalchi et al., 2013).

Podle Kaminski et al. (2017) byly obličejové výrazy v minulosti považovány za nedobrovolné projevy emočního stavu jedince. Nicméně na základě nových výzkumů je zřejmé, že psi tuto komunikaci používají jako aktivní pokus komunikace s ostatními jedinci.

3.4.4 Sociálně kognitivní schopnosti

Kognitivní schopnosti patří k nástrojům umožňující jedincům se co nejlépe přizpůsobit změnám životního prostředí. Předpokládá se, že život zvířat v blízkosti lidí neustále ovlivňuje rozvoj sociálních schopností těchto zvířat.

Výzkumy během posledních dvaceti let ukazují, že psi jsou velice citliví na komunikativní podněty ze strany lidí. Reakcemi na lidská gesta předčí jiné živočišné druhy a často reagují na informace, které jim člověk poskytuje, až tehdy, pokud jsou předem nějakým způsobem upozorněni. Například pokud jsou osloveni jménem nebo pokud je navázán oční kontakt (Lampe et al. 2017).

Kognitivní rozdíly mezi vlky a psy se projevují v několika níže uvedených oblastech.

3.4.4.1 Sociálně kognitivní schopnosti – ukazovací gesta

Rozdíly mezidruhové komunikace psů a vlků, kteří byli vychováváni lidmi, se ve svém výzkumu zabýval Miklósi et al. (2003). Cílem výzkumu bylo zjistit, jak budou reagovat na gesta člověka a jak budou schopni řešit nastalé problémy.

Pro tento výzkum bylo vybráno 13 vlčích štěňat, která byla rozdělena do dvou skupin po 4 a 9 jedincích. Štěňata byla v první fázi výchovy umístěna do rodin a byla v každodenním kontaktu s lidmi. V těchto rodinách vlčata setrvala od 4. dne do 3 měsíců věku.

Po dosažení věku 3 měsíců, byly obě skupiny sloučeny a jedinci byli umístěni na farmu, kde společně obývali velkou zahradu. Během této doby byli v každodenním kontaktu s majiteli farmy a minimálně dvakrát týdně vlčata navštěvovali původní chovatelé, kteří se o ně starali do věku 3 měsíců. Během každého dne s nimi strávili minimálně 4 hodiny a prováděli základní výcvik (poslušnost, chůze na vodítku). Je tedy zřejmé, že se tohoto výzkumu účastnili vlci, kteří měli podobné zkušenosti s prostředím, lidmi a základním výcvikem, jako psi.

Psi, kteří se výzkumu zúčastnili, byli vybráni ze štěňat navštěvujících psí školu. Účast byla dobrovolná a pro výběr štěňat nebyly kladeny žádné speciální požadavky.

Výzkum byl rozdělen do dvou částí. První pokus byl prováděn na farmě, kde žili vlci, v místnosti o rozměrech 4 x 4 m. Testování začalo v době, kdy vlci dosáhli 4 měsíců věku a bylo prováděno jedenkrát týdně v průběhu následujících 7 měsíců. V tomto pokusu bylo zkoumáno, zda dokáží socializovaní vlci reagovat na experimentátora, který svými gesty (směřováním natažené ruky) naznačuje místo skryté potravy. Potrava byla schována na dvou místech vzdálených od sebe 1,5 metru a experimentátor stál mezi těmito místy. Vlci byli k nalezení potravy naváděni třemi způsoby. První způsob představoval ukázání na potravu ze vzdálenosti 50 cm (distální gesta), druhý ze vzdálenosti 5 – 10 cm (proximální gesta) a ve třetím případě se experimentátor potravy přímo dotkl.

Po vyhodnocení tohoto pokusu bylo zjištěno, že všichni vlci, kteří se tohoto pokusu zúčastnili, dokázali reagovat alespoň na jeden způsob označení skryté potravy způsobem, který vylučuje náhodu, přičemž jeden jedinec dokázal reagovat nenáhodně na všechny tři způsoby označení potravy a jeden na dva. Vlci byli úspěšnější v nacházení potravy při vyhodnocení proximálních gest nebo dotyků oproti gestům distálním. Toto jednání může být vysvětleno

realitou, že během výchovy si vlci spojí lidskou paži s přítomností potravy, protože tato asociace je upevňována během každého krmení.

Naproti tomu, pokud mají vlci reagovat na distální gesta, musejí sledovat celkové chování člověka, nejenom blízkost ruky a potravy. Jelikož se vlci často vyhýbají přímému pohledu člověka, nebo na člověka pohlédnou jen krátce, může být toto chování důvodem, proč jsou vlci v posuzování distálních gest méně úspěšní.

Zdá se tedy, že vlci, pokud jsou vychováni lidmi a mají během svého raného vývoje odpovídající zkušenosti s chováním lidí, se mohou naučit číst lidská gesta, což je v rozporu s chováním vlků, kteří byli socializováni pouze částečně.

Během tohoto výzkumu bylo zjištěno, že vlci vychovaní lidmi jsou schopni rozpoznat jejich gesta naznačující směr výskytu potravy, ale mezi výkony těchto vlků byli zaznamenány velké individuální rozdíly. Navíc výkony vlků byly vždy horší v porovnání s výkony psů, kteří byli vystaveni stejným situacím.

Druhého pokusu se účastnilo 9 psů a 7 vlků, kteří měli za úkol otevřít zásobník, ve kterém bylo ukryto maso, nebo z klece vytáhnout provaz, na jehož druhém konci bylo maso připevněno. Cílem tohoto pokusu bylo zjistit, jak budou jedinci reagovat v situace, pokud jim bude v získání potravy zamezeno.

Vlci i psi měli možnost před začátkem pokusu se seznámit s podmínkami a pokusit se během šesti opakujících se pokusů v rozmezí 10 minut tuto situaci vyřešit. Jakmile zvířata zjistila, jak se lze k potravě dostat, doba potřebná k získání potravy byla pouze několik vteřin jak pro psy, tak pro vlky. V tomto případě bylo chování všech jedinců podobné.

Po první části výzkumu byl zásobník mechanicky zabezpečen proti otevření a konec lana byl připevněn ke stěně klece tak, aby nebylo možné lano protáhnout. V obou těchto případech bylo docíleno toho, aby se psi ani vlci nemohli k potravě dostat. Během těchto pokusů se již v reakcích vlků a psů projeví rozdíly. Psi se v obou testech, jak v otevírání zásobníku, tak v protahování lana, dříve otáčeli na psovoda a také delší dobu psovoda pozorovali. Sedm psů z devíti se podívalo směrem k majiteli v případě, že se jim nedařilo potravu získat. V případě vlků se zpět ohlédli pouze dva ze sedmi.

Po vyhodnocení obou úkolů můžeme tvrdit, že v případě, kdy psi a vlci musí čelit nějakému problému (v našem případě nemožnost získat potravu pro ně již známým způsobem), se psi snaží navázat oční kontakt s psovodem častěji než vlci a tento kontakt také udržují delší dobu v porovnání s vlky. Psi byli ochotní přerušit aktivity vedoucí k získání potravy a z toho

můžeme usuzovat, že potrava není pro psy tak neodolatelná jako pro vlky. Oba dva pokusy byly ovlivněny skutečností, že se u vlků, a to i v případě, že byli socializováni, projevila nízká ochota podívat se na člověka. Naopak psi měli vždy snahu kontaktovat člověka pohledem.

Pokud vezmeme v úvahu, že během domestikace mohlo být chování psů, kteří dokázali komunikovat s lidmi, jedním ze selekčních vodítek, má toto dnešní chování pravděpodobně genetickou predispozici.

Podobným výzkumem se zabývala také Gácsi et al. (2009). Cílem výzkumu bylo zjistit, jak vlci a psi různého věku reagují na experimentátora, který svými gesty ukazuje na správné umístění skryté potravy.

Vlci, kteří se tohoto výzkumu zúčastnili, byli vychováváni v těsné kontaktu s lidmi. Žili s nimi v domě od maximálně desátého dne věku do čtyř měsíců. Byli průběžně seznamováni s cizími lidmi a před začátkem výzkumu neprojevovali strach ze setkání s experimentátorem a byli také seznámeni se zařízením místnosti, kde výzkum probíhal. Stejně tak psi byli vychováváni v těsné blízkosti lidí.

Ve výzkumu byly použity misky s potravou, které byly od sebe vzdáleny 1 – 1,5 m. Experimentátor stál uprostřed, přibližně 20 – 30 cm za miskami, vlci nebo psi byli připoutáni na vodítku a byli drženi chovatelem ve vzdálenosti 2,5 m před těmito miskami. Výzkum byl rozdělen do tří částí. Prvního pokusu se zúčastnili psi a vlci ve věku osmi týdnů, druhého ve věku čtyř měsíců a třetího pokusu se zúčastnili dospělí jedinci. První dva pokusy probíhaly v místnosti v ranních hodinách. Třetí pokus probíhal se psy také v místnosti, ale s vlky v klidném venkovním prostředí v průběhu dne. Aby bylo docíleno relativně stejného pocitu nasycení u všech jedinců, byla všechna osmitýdenní štěňata naposledy krmena 1,5 hodiny před začátkem pokusu. Čtyřměsíční štěňata byla naposledy krmena předcházející den večer. Dospělým vlkům byla potrava podána naposledy jeden až jeden a půl dne před testem a dospělým psům jeden den předem.

Před začátkem výzkumu se psi i vlci podrobili čtyřem zkouškám, během kterých jim experimentátor ukázal potravu a následně jí umístil do jedné z misek. Zkoušený jedinec byl poté vypuštěn chovatelem, a pokud zamířil ke správné misce, mohl potravu sníst. Z testu byli vyřazeni jedinci, kteří udělali dvě a více chyb nebo nejevili po nalezení o potravu zájem.

Během sledovaných pokusů již jedinci neměli možnost vidět, do jaké misky byla potrava schována. Po umístění misek na podlahu si experimentátor stoupl mezi tyto misky (v případě pokusů s osmitýdenními jedinci si klekl) a snažil se navázat s jedincem oční kontakt.

Pro navázání kontaktu bylo dovoleno jedince oslovit jménem nebo na sebe upozornit tleskáním, pokud to bylo potřeba. V momentě, kdy byl kontakt úspěšně navázán, ukázal experimentátor na misku s potravou. Pokud došlo k situaci, kdy jedinec zůstal stát na místě nebo běžel k experimentátorovi místo k misce, pokus se opakoval znovu. Pochopení gesta a následné nalezení správné misky bylo odměněno tím, že jedinec mohl vloženou potravu sníst. Označením nesprávné misky mu odměna byla odeprána.

Počty pokusů a vzdáleností, ze kterých bylo na misky ukázáno, se lišily podle věku jedinců. V případě výzkumu s osmitýdenními psy a vlky bylo s každým jedincem provedeno 10 pokusů a experimentátor použil proximální gesta (30 cm od misek). V případě čtyřměsíčních psů a vlků se již jednalo o čtrnáct pokusů a byla použita distální gesta (více jak 50 cm od misky). Stejná gesta byla použita i u dospělých jedinců, pouze počet pokusů se zvýšil na dvacet.

Po skončení výzkumu se vyhodnocovaly tři ukazatele chování. Prvním ukazatelem byla doba trvání očního kontaktu mezi experimentátorem a vlkem nebo psem, druhým ukazatelem byla doba, po kterou jedinci byli neklidní a měli tendenci bojovat, tedy chování, kdy se štěňata otáčela na psovoda, jenž je držel, nebo zvedala pření nohy. V případě jedinců starších čtyř měsíců se jednalo o tahání vodítkem nebo vyskakování do výšky. Třetím vyhodnocovaným ukazatelem bylo kousání do rukou chovatele, pokud je držel.

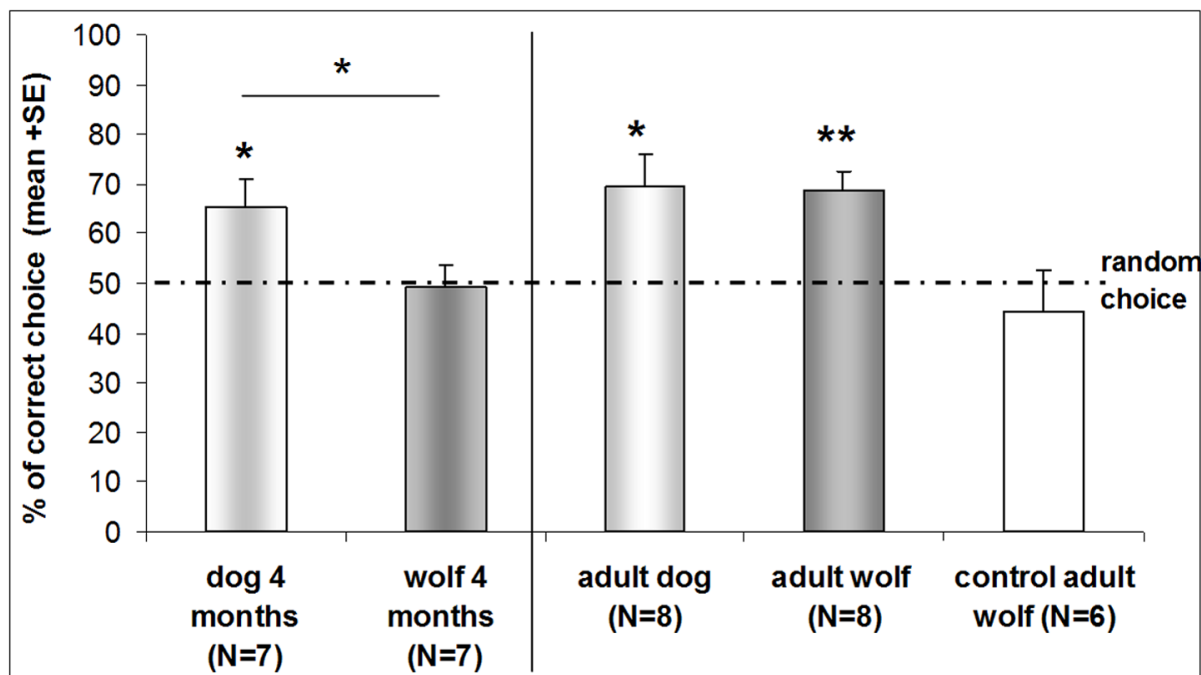
Výsledkem výzkumu bylo zjištění, že mezi vlky a psy jsou rozdíly ve všech ukazatelích chování, v každém zkoumaném věku.

Vlci potřebovali delší dobu k navázání očního kontaktu s experimentátorem. Vlci také více bojovali a projevovali neochotu být ovládnuti chovatelem a oproti psům podnikali více pokusů osvobodit se z držení chovatelem. Ve věku osmi týdnů vlčata kousala svého chovatele častěji než štěňata, přičemž ve věku čtyř měsíců a v dospělosti žádný pes ani vlk již neměl tendence svého chovatele kousnout.

Vlčata ve věku osmi týdnů byla schopná, stejně jako štěňata, reagovat na proximální gesta a reakce obou skupin byly podobné. Při dalším testu ve věku čtyř měsíců se projevíly rozdíly v chování vlků a psů v případě vyhodnocení distálních gest. V tomto testu vlci dosahovali horších výsledků. Z těchto výzkumů je patrné, že raná socializace vlků nemá zásadní vliv na zmenšení rozdílů v chování mladých psů a vlků.

Naproti tomu dospělí vlci se výrazně přiblížili ke správnému řešení úkolů a správně vyhodnotili distálních gest. Svými výkony se mohli se psy rovnat, a to i v případě, že jim nebylo umožněno provést zkušební test předem.

Pro lepší názornost můžeme výsledky výzkumu reakcí na distální gesta vidět níže.



Obrázek č. 3: Výsledky chování vlků a psů během úkolů používající distální gesta v porovnání s náhodným výběrem.

(% of correct choice = správné volby (%), dog 4 months = 4 – měsíční pes, wolf 4 months = 4 – měsíční vlk, adult dog = dospělý pes, adult wolf = dospělý vlk, control adult wolf = kontrolní skupina dospělých vlků, random choice = náhodný výběr; Gácsi et al. 2009).

3.4.4.2 Sociálně kognitivní schopnosti – pozorování pohledu

Pohledy a vzájemná pozorování na větší vzdálenosti jsou definovány jako spolupráce mezi jedinci. Umožňují jedinci, který pohled druhého přijímá, vytěžit z jeho vysílaných signálů informace o konkrétním prostředí, ve kterém se oba nachází. Zvířata si pohledy mezi sebou vyměňují a následně na tuto neverbální komunikaci reagují svým chováním. Spoléhají se přitom na základní reflexní mechanismy. Toto chování je důležitým předpokladem pro komplikovanější formy sociálního poznání (Werhahn et al. 2016).

Vyměňování si pohledů na větší vzdálenost může jedinci získat informace o okolí, o přítomnosti a lokaci potravy, nepřátel nebo příslušníků stejného druhu (Tomasello et al. 2001).

Různé druhy zvířat (havrani, vlci, primáti atd.) jsou v případě, že byly socializovány člověkem schopny sledovat lidské pohledy do vzdálených míst (Bräuer et al. 2005). Očekává se, že zvířata žijící s lidmi budou mít díky svým rozsáhlým zkušenostem získanými během domestikace lepší výsledky při reakcích na lidské pokyny a podněty (Gácsi et al. 2009). Je překvapující, že pes domácí, na rozdíl od divokých druhů, nesleduje lidský pohled do vzdálených míst (Agnetta et al. 2000).

Psi se odlišují od ostatních druhů tím, že sledují pouze lidské pohledy, které jsou jasně adresovány pouze jim. Naproti tomu vlci sledují lidský pohled i do vzdálenějších míst (Werhahn et al. 2016).

Tyto odlišnosti mohou být vysvětleny nedávno získanými poznatky, která upozorňují na fakt, že vysoké vystavení psů neustálým interakcím s lidmi jim může bránit ve striktním sledování pohledů chovatele, majitele nebo experimentátora (Bräuer et al. 2005).

Psi sledují lidský pohled do vzdálených míst v případě, že pokyny a podněty jsou prezentovány opakovaně a jsou jasně adresovány konkrétnímu jedinci. Bylo prokázáno, že to, jak je konkrétní pes cvičen a vychováván, velice silně ovlivňuje, jakou intenzitou tento pes sleduje lidský pohled do vzdálenějších míst v prostoru. Bylo zjištěno, že psi, kteří se častěji účastní výcvikových lekcí vedených člověkem, ať se již jedná o psí sportovní aktivity nebo kurzy zaměřující se na poslušnost, sledují méně často lidský pohled než ti psi, kteří netrénují natolik intenzivně. Navíc stačí pouze krátký trénink, který využívá oční kontakt, aby psi po tomto tréninku trávili více času sledováním člověka samotného, než aby sledovali jeho pohled (Wallis et al. 2015).

Vlci i v případě, že byli před testováním cvičeni, aby se zapojili do navázání očního kontaktu, sledovali během výcviku směr pohledu demonstrátora neustále, a to i v případě, že tyto pohledy byly minimálně komunikativní a nebyly zaměřeny na určitý cíl v okolí (Range & Virányi 2011).

3.4.4.3 Sociálně kognitivní schopnosti – vzájemná spolupráce s člověkem

Range et al. (2019) ve své nové studii naznačuje, že vzhledem k faktu, že během evoluce, kdy se pes s člověkem velice sblížil, by měl být právě pes vhodným kandidátem pro výzkum schopnosti spolupracovat.

Předpokládalo se, že evoluce skutečně mohla psům pomoci k tomu, aby lépe ovládali sociální dovednosti lidí, jako je tolerance a spolupráce.

Současná studie odhalila, že vlci jsou tolerantnější a jsou ochotnější spolupracovat s jedinci svého druhu oproti psům.

Názor, že selekce psů, která probíhala během domestikace, se podílela na zvyšování touhy psa spolupracovat s lidmi, nám mohl předpovídat, že spolupráce psa s člověkem bude lepší než spolupráce vlka s člověkem. Právě touto hypotézou se zabývala tato studie, během které byli testováni vlci odchovaní člověkem a psi žijící také s lidmi v kontaktu. Cílem výzkumu bylo zjistit, jak jsou jedinci ochotní spolupracovat s člověkem v případě, že se k potravě mohou dostat pouze společným popotahováním provazu, kdy za jeden konec tahal člověk a za druhý zkoumaný jedinec.

Výzkum prokázal, že mezi schopností úspěšně spolupracovat s blízkým nejsou mezi psem a vlkem, odchovaným lidmi ve stejných podmínkách jako pes, žádné rozdíly.

Nicméně výzkum ukázal zajímavé odlišnosti po podrobné analýze všech pokusů, kdy bylo zjištěno, že vlci mají tendenci iniciovat společné chování. Naproti tomu psi raději čekají na podnět, který jim dává člověk, a nechávají se jím vést. Toto poznání můžeme shrnout jednoduchou větou: „Vlci vedou, psi následují“.

Výsledky tohoto nového výzkumu nás vedou ke zjištění, že psi rozvíjeli odlišné, komplikovanější styly spolupráce s člověkem. Sociální interakce psů a vlků vykazují odlišnosti, a to jak v mezidruhové, tak vnitrodruhové komunikaci. Psi raději předcházejí konfliktům, a to i za cenu, že se člověkem nechají vést. Tento zvyk z nich činí ne zcela vyrovnaného partnera člověka.

Můžeme předpokládat, že počáteční selekce jedinců, vedoucí k potlačení strachu během domestikace vedla k tomu, že u psů byla vyselektována vyšší míra podřízenosti. Tím byly minimalizovány konflikty, psům bylo zajištěno bezpečné soužití s lidmi a možnost následné spolupráce s lidmi, kteří této spolupráce dokázali úspěšně využívat.

4 Závěr

Cílem této bakalářské práce bylo shromáždit dostupné informace týkající se dvou zástupců čeledi Canidae a to vlka obeckého (*Canis lupus*) a psa domácího (*Canis lupus familiaris*). Vytvořila jsem souhrn poznatků, zaměřených na rozdíly v chování těchto, dvou velice si blízkých, savců. Z tohoto souhrnu vyplývá, že i když si jsou psi a vlci v určitých hlediscích podobní, stále mezi nimi nacházíme určité morfologické, fyziologické i behaviorální rozdíly.

Zaměříme – li se na odlišnosti v chování, můžeme říci, že existují rozdíly patrné již během rozmnožování a starání se o potomstvo. Vlci jsou na rozdíl od psů sezónní, monoestrická zvířata. Tento způsob pomáhá vlkům úspěšně odchovat co největší počet potomků, jelikož rození potomků je nasměrováno k období hojnosti. Početnost vrhu vlků je menší oproti psům, jelikož se vlci musí neustále vyrovnávat s tvrdými životními podmínkami a tento fakt opět dovoluje vlkům moci úspěšně odchovat co největší počet štěňat. Skutečnost, že přežití jedinců závisí mnohdy na spolupráci celé smečky, je starost o potomstvo prioritou pro všechny členy smečky. Jelikož ve vlčí smečce se štěňata rodí pouze nejvýše postavenému páru, a tudíž samec z tohoto páru má možnost pouze jedenkrát za rok oplodnit samici, tím pádem předat své geny dál, je starost o potomstvo prioritou tohoto samce. Vlk na rozdíl od psa pečuje o matku vlčat, přináší jí potravu a v pozdějších dnech přináší potravu také potomkům.

Vlivem domestikace, kdy si psi navykli určitému komfortu získávání potravy od člověka, vedla tato realita psy ke změně chování. Feny začaly hárat dvakrát ročně, začalo se rodit více potomků s větší šancí přežití. Tím pádem nebylo pro samce nezbytné se o samici a potomky starat, protože tuto roli převzal člověk.

Psi během soužití s člověkem pochopili, že potrava je dosažitelná i jiným způsobem, než je lov, a proto se u nich začalo projevovat více sobecké chování, při němž se již nemusí spoléhat na smečku. Pokud je ovšem situace donutí lovit, upřednostňují samotářský způsob a z toho pramení skutečnost, že psi jsou oproti vlkům méně ochotní se případně o potravu dělit.

Další rozdíly v chování nacházíme ve způsobu komunikace. Pro používání vizuální komunikace jsou vlci lépe vybaveni než psi. Mimika vlčího obličeje je zřetelná, vyznačuje se nepřeborným množstvím variací a pes tuto mimiku není schopen překonat. Jelikož pes se ve většině případů ztotožnil s rolí dalšího ve smečce a za vůdce smečky akceptuje člověka, není pro něj v rámci interkomunikace důležité používat mimiku tak často, jako pro vlka. Pes se

během soužití s člověkem naučil rozpoznávat signály lidského chování a podle těchto signálů se chovat. Naproti tomu v komunikaci mezi sebou si psi zachovali mnoho podobných signálů, i když musíme připustit, že vlivem selekce mají některá plemena ztíženou pozici, neboť například zkrácení čenichové partie, nadměrné zvrásnění nebo naježení srsti v rámci plemene, znemožňuje těmto jedincům plnohodnotnou komunikaci.

Vlk, jakožto v naprosté většině striktně smečkové zvíře, je odkázán na jasnější vizuální komunikaci. Ta je totiž důležitým prostředkem, jak si potvrdit postavení ve smečce a v neposlední řadě předejít zbytečnému zranění.

Jako vokalizační komunikaci vlci upřednostňují vytí oproti štěkání, kterým se v podstatně větší míře projevují psi. Vlci se vytím nejen svolávají, udávají informace o své poloze, upozorňují soupeře o obsazenosti teritoria, ale vytí přispívá také k udržení soudržnosti celé smečky.

Psi jako komunikační prostředek upřednostňují štěkání a komunikaci tímto způsobem používají ve všech možných situacích, jak mezi sebou, tak s lidmi. U vlků je štěkání používáno ve většině případů pouze jako varovný signál.

Důležitým poznáním je fakt, že psi používají štěkání jako signál ke hře, přičemž toto chování nebylo u vlků ještě nikdy zaznamenáno.

Nejvíce zřetelné rozdíly jsem zaznamenala v oblasti kognitivních schopností. V průběhu posledních několika let bylo provedeno mnoho etologických výzkumů a byly mezi nimi i výzkumy zabývající se interakcemi člověka a psa nebo člověka a vlka.

V popředí zájmu byl výzkum zaměřující se na reakce při použití distálních gest. Zde bylo zjištěno, že psi jsou úspěšnější v chápání distálních gest člověka, který jim ukazuje směr výskytu potravy. Socializovaní vlci dosahovali horších výsledků, což můžeme vyhodnotit jako fakt, že ani časná socializace vlků nemá vliv na zmenšení rozdílů v chování mladých psů a vlků. Ve vyhodnocení proximálních gest dosahovali mladí psi i vlci podobných výsledků, ale tento výsledek můžeme vyhodnotit také tak, že socializovaní vlci byli během výchovy krmeni lidmi, a tudíž jim tato gesta mohla asociovat každodenní krmení.

Nicméně zcela zřejmě z tohoto výzkumu vyplynulo, že i socializovaní vlci potřebují daleko delší dobu k navázání očního kontaktu s lidmi.

Další výzkum zjistil odlišnosti, mezi psy a vlky, v hledání východiska, jak řešit problém. Pokud se vlci a psi setkají s komplikacemi, psi se snaží navázat oční kontakt s člověkem

mnohem častěji a dříve než vlci, kteří se naopak snaží vyřešit situaci sami. Také délka očního kontaktu mezi psem a člověkem byla delší než mezi vlkem a člověkem. Zcela jasně zde vyplynula skutečnost, že vlci projevují nízkou ochotu navázat oční kontakt s člověkem. Psi naopak dokazovali, že jsou ochotnější spolupracovat s člověkem.

Během výzkumu zaměřující se na intenzitu sledování pohledu člověka do prostoru bylo zjištěno, že vlci sledují, kam člověk hledí za všech okolností, přičemž psi pouze v případě, že jsou předem osloveni.

Závěrem lze říci, že těmito výzkumy bylo dokázáno, že domestikací se u psů projevila změna emocionálního naladění, které se projevuje například větší ochotou spolupracovat s člověkem nebo změna ve schopnosti reagovat na různé náznaky a gesta vysílaná člověkem. Ze získaných informací vyplývá, že rozdíly v chování vlků a psů jsou ovlivněny domestikací.

5 Seznam literatury

- Agnetta B, Hare B, Tomasello M. 2000. Cues to food location that domestic dogs (*Canis familiaris*) of different ages do and do not use. *Animal Cognition* **3**:107-112.
- Asa CS, Peterson EK, Seal US, Mech LD. 1985. Deposition of anal-sac secretions by captive wolves *Canis lupus*. *Journal of Mammalogy* **66**:89-93.
- Asa CS, Mech LD, Seal US, Plotka ED. 1990. The influence of social and endocrine factors on urine-marking by captive wolves (*Canis lupus*). *Horm. Behavioural* **24**:497-509.
- Axelsson E, Ratnakumar A, Arendt ML, Maqbool K, Webster MT, Perloski M. 2013. The genomic signature of dog domestication reveals adaptation to a starch-rich diet. *Nature* **495**:360-364.
- Beach FA. 1974. Effects of gonadal hormones on urinary behavior in dogs. *Physiology and Behavior* **12**:1005-1013.
- Bekoff M. 1979. Scent-marking by free-ranging domestic dogs: Olfactory and visual components. *Biology of Behavior* **4**:123-139.
- Belyaev DK. 1969. Domestication of animals. *Science Journal* **5**:47–52.
- Belyaev DK. 1974. Domestication, plant and animal. *Encyclopedia Britannica–Helen Hemingway Benton Publishing*. Chicago **15**:936-942.
- Benítez – Burraco A, Theofanopoulou C, Boeckx C. 2018. Globularization and Domestication. *Topoi* **37**:265-278.
- Berridge KC 2004. Motivation concepts in behavioral neuroscience. *Physiology & Behavior* **81**:179-209.
- Bradshaw JWS, Healey LM, Thorne CJ, Macdonald DW, Arden-Clark C. 2000. Differences in food preferences between individuals and populations of domestic cats *Felis silvestris catus*. *Applied Animal Behaviour Science* **68**:257-268.
- Bradshaw JW, Rooney N. 2016. Dog social behavior and communication. In *The Domestic Dog*. Serpell, J. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bräuer J, Call J, Tomasello M. 2005. All great ape species follow gaze to distant locations and around barriers. *Journal of Comparative Psychology* **119**:145-154.

- Clutton – Brock J. 1987. A natural history of domesticated mammals. Cambridge University Press, London.
- Cohen JA, Fox MW. 1976. Vocalizations in wild canids and possible effects of domestication. *Behavioural Processes* **1**:77-92.
- Dale R, Range F, Stott L, Kotrschal K, Marshall-Pescini S. 2017. The influence of social relationship on food tolerance in wolves and dogs. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **71**:107.
- Doherty TS, Dickman CR, Glen AS, Newsome TM, Nimmo DG, Ritchie EG. 2017. The global impacts of domestic dogs on threatened vertebrates. *Biological Conservation* **210**:56–59.
- Doty RL. 1986. Odor-guided behaviour in mammals. *Experientia* **42**:257-271.
- Fan Z, Silva P, Gronau I, Wang S, Armero AS, Schweizer RM, Ramirez O, Pollinger J, Galaverni M, Ortega DV, Du L, Zhang W, Zhang Z, Xing J, Vilá C, Marques-Bonet T, Godinho R, Yue B, Wayne RK. 2016. Worldwide patterns of genomic variation and admixture in gray wolves. *Genome Research* **26**:163-173.
- Feddersen – Petersen DU. 2000. Vocalization of European wolves (*Canis lupus lupus*) and various dog breeds (*Canis lupus familiaris*), *Archives Animal Breeding* **43**:387-398.
- Finarelli JA. 2007. Mechanisms behind active trends in body size evolution of the Canidae (Carnivora: Mammalia). *The American Naturalist* **170**:876-885.
- Fleming PJS, Nolan H, Jackson SM, Ballard GA, Bengsen A, Brown WY. 2017. Roles for the Canidae in food webs reviewed: Where do they fit? *Food Webs* **12**:14–34.
- Fox MW, Cohen JA. 1977. Canid communication. T.A. Sebeok, ed., *How animals communicate*. Indiana University Press, Bloomington. 728-748.
- Fox MW. 1978. *The Dog: Its Domestication and Behavior*. Garland Publishing Inc., New York.
- Frantz LAF, Mullin VE, Pionnier-Capitan M, Lebrasseur O, Ollivier M, Perri A. 2016. Genomic and archaeological evidence suggest a dual origin of domestic dogs. *Science* **352**:1228-1231.
- Gácsi M, Gyoöri B, Virányi Z, Kubinyi E, Range F, Belényi B, Miklósi A. 2009. Explaining dog wolf differences in utilizing human pointing gestures: Selection for synergistic shifts in the development of some social skills. *PLoS ONE* **4** (e6584) DOI: 10.1371/journal.pone.0006584.

- Gosling LM. 1982. A reassessment of the function of scent marking in territories. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **60**:89-118.
- Greer KA, Cargill EJ, Cox ML, Clark LA, Tsai KL, Credille KM, Dunstan RW, Venta PJ, Murphy E. 2003. Digging up the canine genome – a tale to wag about. *Cytogenetic and Genome Research* **102**:244-248.
- Harrington FH, Mech L D. 1979. Wolf howling and its role in territory maintenance. *Behaviour* **68**:207-249.
- Hecht J, Horowitz A. 2015. Introduction to dog behaviour. In *Animal Behaviour for Shelter Veterinarians and Staff*, 1st ed. Weiss, E., Mohan-Gibbons, H., Zawistowski, S., Wiley-Blackwell, London.
- Hughes J, Macdonald DW. 2013. A review of the interactions between free-roaming domestic dogs and wildlife. *Biological Conservation* **157**:341-351.
- Christie DW, Bell ET 1971. Some observations on the seasonal incidence and frequency of oestrus in breeding bitches in Britain. *Journal of Small Animal Practice* **12**:159-167.
- Joslin P. 1967. Movements and home sites of timber wolves in Algonquin Park. *American Zoologist* **7**:279-288.
- Kaminski J, Marshall-Pescini S. 2014. *The Social Dog: Behaviour and Cognition*. Academic Press, Cambridge.
- Kaminski J, Hynds J, Morris P, Waller BM. 2017. Human attention affects facial expressions in domestic dogs. *Scientific Reports* **7**:12914.
- Kleiman D. 1966. Scent marking in the canidae. *Symposia Zoological Society of London* **18**:167-177.
- Kretchmer KR, Fox MW 1975. Effects of domestication on animal behavior. *The Veterinary Record* **96**:102-108.
- Kuhne F, Hoessler JC, Struwe R. 2012. Affective behavioural responses by dogs to tactile human-dog interactions. *Berl. Die Berliner und Münchener Tierärztliche Wochenschrift* **125**:371-378.
- Lampe M, Brauer J, Kaminski J, Virányi Z. 2017. The effects of domestication and ontogeny on cognition in dogs and wolves. *Scientific Reports* **7**:11690.

- Larson G, Piperno DR, Allaby RG, Purugganan MD, Andersson L, Arroyo-Kalin M, Barton L, Vigueria CC, Denham T, Dobney K, Doust AD, Gepts P, Gilbert MT, Gremillion KJ, Lucas L, Lukens L, Marshall FB, Olsen KM, Pires JCh, Richerson PJ, Rubio de Casas R, Sanjur I, Thomas MG, Fuller DQ. 2014. Current perspectives and the future of domestication studies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **111**:6139-6146.
- Lentfer JW, Sanders DK. 1973. Notes on the captive wolf (*Canis lupus*) colony, Barrow, Alaska. *Canadian Journal of Zoology* **51**:623-627.
- Linde-Forsberg C, Wallén A. 1992. Effect of whelping and season of the year on the interoestrus intervals in dogs. *Journal of Small Animal Practice* **33**:67-70.
- Lord K, Feinstein M, Smith B, Coppinger R. 2013. Variation in reproductive traits of members of the genus *Canis* with special attention to the domestic dog (*Canis familiaris*). *Behavioural Processes* **92**:131-142.
- Malcolm JR. 1985. Paternal care in canids. *American Zoologist* **25**:853-856.
- Marshall-Pescini S, Besserlich I, Kratz C, Range F. 2016. Exploring Differences in Dogs' and Wolves' Preference for Risk in a Foraging Task. *Frontiers in Psychology* **7**:1-12.
- Marshall-Pescini S, Cafazzo S, Virányi Z, Range F. 2017. Integrating social ecology in explanations of wolf–dog behavioral differences. *Current Opinion in Behavioral Sciences* **16**:80–86.
- Mech LD, Nelson ME. 1990. Non-family wolf (*Canis lupus*) packs. *The Canadian field naturalist* **104**:482-483.
- Mech LD. 1995. A ten-year history of the demography and productivity of an arctic wolf pack. *Arctic* **48**:329-332.
- Mech LD. 1997. *The Arctic wolf: Ten years with the pack*. Voyageur press, Minneapolis.
- Mech LD. 1999. Alpha status, dominance, and division of labor in wolf packs. *Canadian Journal of Zoology* **77**:1196-1203.
- Mech LD, Boitani L. 2003. *Wolves: behavior, ecology, and conservation*. The University of Chicago Press, Chicago 60637
- Mech LD, Nowak RM. 2010. Systematic Status of Wild **Canis** in North-Central Texas. *Southeastern Naturalist* **9**:587-594.

- Mech LD, Smith DW, MacNulty DR. 2015. *Wolves on the Hunt: The Behavior of Wolves Hunting Wild Prey*. University of Chicago Press, Chicago.
- Miklósi A, Kubinyi E, Topál J, Gácsi M, Virányi Z, Csányi V. 2003. A simple reason for a big difference: wolves do not look back at humans, but dogs do. *Current Biology* **13**:763-766.
- Mikulica V. 1985. *Poznej svého psa*. Státní zemědělské nakladatelství, Praha.
- Montagu A. 1971. Touching: The human signification of the skin. *Behaviour and information technology* **23**:301-305.
- Morell V. 1997. The Origin of Dogs: Running With the Wolves. *Science* **276**:1647-1648.
- Morey DF. 1994. The Early Evolution of the Domestic Dog. *American Scientist* **82**:336-347.
- Newsome TM, Ballard GA, Crowther MS, Fleming PJS, Dickman CR. 2014. Dietary niche overlap of free-roaming dingoes and domestic dogs: the role of human-provided food. *Journal of Mammalogy* **95**:392-403.
- Noga M, Ambros M, Baláž I, Jančová A. 2004. Poznámky k faune cicavcov (Insectivora, Chiroptera, Lagomorpha, Rodentia, Carnivora, Artiodactyla) prírodnej rezervácie Žitavský luh a blízkeho okolia. *Rosalia* **17**:153-164.
- Palacios V, Font E, Márquez R. 2007. Iberian wolf howls: acoustic structure, individual variation, and a comparison with north American populations. *Journal of Mammalogy* **88**:606-613.
- Paquet PC. 1991. Scent-marking behavior of sympatric wolves (*Canis lupus*) and coyotes (*Canis latrans*) in Riding Mountain National Park. *Canadian Journal of Zoology* **69**:1721-1727.
- Parker HG, Kim LV, Sutter NB et al. 2004. Genetic structure of the Purebred Domestic Dog. *Science* **304**:1160-1164.
- Pendleton SL, Shen F, Taravella AM, Emery S, Veeramah KR, Boyko AR, Kidd JM. 2018. Comparison of village dog and wolf genomes highlights the role of the reural crest in dog domestication. *BMC Biology* DOI: 10.1186/s12915-018-0535-2.
- Peters R., Mech LD. 1975. Scent marking in wolves: A field study. *American Scientist* **63**:628-637.
- Philips M, Austad S. 1990. *Animal Communication and Social Evolution*. Bekoff and Jamieson Westview Press **1**:254-268.

- Polgár Z, Kinnunen M, Újváry D, Miklósi Á, Gácsi M. 2016. A Test of Canine Olfactory Capacity: Comparing Various Dog Breeds and Wolves in a Natural Detection Task. PLoS ONE 11 (e0154087) DOI: 10.1371/journal.pone.0154087
- Pongrácz P. 2017. Modeling evolutionary changes in information transfer. Effects of domestication on the vocal communication of dogs (*Canis familiaris*). European Psychologist **22**:219-232.
- Price EO. 1984. Behavioral Aspects of Animal Domestication. The Quarterly Review of Biology **59**:1-32.
- Ramsey G, Bastian ML, van Schaik C. 2007. Animal innovation defined and operationalized. Behavioral and Brain Sciences **30**:393-437.
- Range F, Virányi Z. 2011. Development of gaze following abilities in wolves (*Canis lupus*). PLoS ONE 6 (e16888) DOI: 10.1371/journal.pone.0016888.
- Range F, Marshall-Pescini S, Kratz C, Virányi Z. 2019. Wolves lead and dogs follow, but they both cooperate with humans. Scientific Reports **9**: 3796
- Schenkel R. 1947. Ausdrucks-studien an wolfen (Expression studies of wolves). Behaviour **1**:81-129.
- Sillero – Zubiri C, Hoffmann M, Macdonald DW. 2004. Canids: Foxes, Wolves, Jackals and Dogs. Status Survey and Conservation Action Plan. IUCN/SSC Canid Specialist Group. Cambridge, UK.
- Sigr A, Meyer M. 2015. Vlci – nový pohled na plachého lovce. Aventinum, Praha.
- Siniscalchi M, Lusito R, Vallortigara G, Quaranta A. 2013. Seeing left-or right-asymmetric tail wagging produces different emotional responses in dogs. Current Biology **23**:2279-2282.
- Siniscalchi M, d’Ingeo S, Minunno M, Quaranta A. 2018. Communication in Dogs. Animals **8**:131.
- Smith WJ. 1990. Communication and expectations: A social process and the cognitive operations it depends upon and influences. Bekoff and Jamieson Westview Press **1**:234-253.
- Smith D, Meier TJ, Mech LD, Burch JW, Adams LG, Wayne RK. 1997. Is incest common in grey wolf packs? Behavioral Ecology **8**:384-391.

- Sprague RH, Anisko JJ. 1973. Elimination patterns in the laboratory beagle. *Behaviour* **47**:257-267.
- Šmejda J, Pavelka L. 2007. Archeogenetika domestikovaných zvířat. *Archeologické Rozhledy* **59**:315-335.
- Tembrock G. 1976. Canid vocalizations. *Behavioural Processes* **1**:57-75.
- Thalmann O, Shapiro B, Cui P, Schuenemann VJ, Sawyer SK, Greenfield DL, Germonpre MB, Sablin MV, Lopez-Giraldez F, Domingo-Roura X, Napierala H, Uerpmann HP, Loponte DM, Acosta AA, Giemsch L, Schmitz RW, Worthington B, Buikstra JE, Druzhkova A, Graphodatsky AS, Ovodov ND, Wahlberg N, Freedman AH, Schweizer RM, Koepfli KP, Leonard JA, Meyer M, Krause J, Paabo S. 2013. Complete Mitochondrial Genomes of Ancient Canids Suggest a European Origin of Domestic Dogs. *Science* **342**:871–874.
- Tomasello M, Hare B, Fogleman T. 2001. The ontogeny of gaze following in chimpanzees, *Pan troglodytes*, and rhesus macaques, *Macaca mulatta*. *Animal Behaviour* **61**:335-343.
- Tooze ZJ, Harrington FH, Fentress JC. 1990. Individually distinct vocalizations in timber wolves, *Canis lupus*. *Animal Behaviour* **40**:723-730.
- Trut L. 1999. Early Canid Domestication: The Farm-Fox Experiment. *American Scientist* **87**:160-169.
- Trut L, Oskina I, Kharlamova A. 2009. Animal evolution during domestication: the domesticated fox as a model. *BioEssays* **31**:349–360.
- Uhlířová H, Ivanov M, Nývltová Fisáková M. 2011. Morfometrická analýza populací lišek z posledního glaciálu Moravy. *Acta Musei Moraviae - Scientiae Geologicae* **96**:87-110.
- Vilá C, Urios V, Castroviejo J. 1994. Use of faeces for scent marking in Iberian wolves (*Canis lupus*). *Canadian Journal of Zoology* **72**:374-377.
- Vilkins AS, Wrangham RW, Fitch WT. 2014. The „Domestication Syndrome“ in Mammals: A Unified Explanation Based on Neural Crest Cell Behavior and Genetics. *Genetics* **197**:795-808.
- Wallis LJ, Range F, Müller CA, Serisier S, Huber L, Virányi Z. 2015. Training for eye contact modulates gaze following in dogs. *Animal Behaviour* **106**:27-35.
- Wang X, Tedford RH. 2010. *Dogs: Their Fossil Relatives and Evolutionary History*. Columbia University Press, New York.

- Wayne RK, Gittleman JL. 1995. The Problematic Red Wolf. *Scientific American* **273**:36-39.
- Werhahn G, Virányi Z, Barrera G, Sommese A, Range F. 2016. Wolves (*Canis lupus*) and Dogs (*Canis familiaris*) Differ in Following Human Gaze Into Distant Space But respond Similar to Their Packmates' Gaze. *The Journal of Comparative Psychology* **130**:288-298.
- Wildt DE, Seager SW, Chakraborty PK. 1981. Behavioral, ovarian and endocrine relationships in the pubertal bitch. *Journal of Animal Science* **53**:182-191.
- Vilkins AS, Wrangham RW, Fitch WT. 2014. The „Domestication Syndrome“ in Mammals: A Unified Explanation Based on Neural Crest Cell Behavior and Genetics. *Genetics* **197**:795-808.
- Zeder MA, Emshwiller E, Smith BD, Bradley DG. 2006. Documenting domestication: the intersection of genetics and archeology. *Trends in Genetics* **22**:139-155.
- Zimen E. 1981. *The wolf: A species in danger*. Delacorte Press, New York.