



Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta
Katedra zoologie
2008



Analýza chování psíka mývalovitého (*Nyctereutes procyonoides*) a psa ušatého (*Otocyon megalotis*) z hlediska evoluce



Nyctereutes procyonoides



Otocyon megalotis

Magisterská diplomová práce

Bc. Markéta Kašparová

Vedoucí práce: Mgr. Věra Řičánková, PhD.

Magisterská diplomová práce:

Kašparová, M., 2008: Analýza chování psíka mývalovitého (*Nyctereutes procyonoides*) a psa ušatého (*Otocyon megalotis*) z hlediska evoluce. [Analysis of behaviour of the Raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) and the Bat-eared fox (*Otocyon megalotis*) from an evolutionary perspective. Mgr. Thesis, in Czech] - 54 p., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation:

Phylogenetic position of the Raccoon dog and the Bat-eared Fox within Canidae is highly unstable depending on the used set of data. This study revealed that according to behavioural characters form *N. procyonoides* a *O. megalotis* common group and show affinity rather to the basal group of Grey foxes than to the doglike clade. Placement of the Raccoon dog within the South American canids based on morphological data is not supported in this study.

Prohlašuji, že jsem svoji diplomovou práci vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

V Českých Budějovicích 4. 1. 2009

.....
Markéta Kašparová

Na tomto místě bych ráda poděkovala své školitelce Věře Řičánkové za pomoc při sepisování této práce a Honzovi Zrzavému za poskytnutí matice psovitých šelem. Simoně Polákové velmi děkuji za pomoc při zpracování dat v programu Canoco a Sašovi Pospěchovi za pomoc při práci s videem a fotografiemi.

Dále bych chtěla poděkovat vedení zoo Ostrava za umožnění pozorování psů mývalovitých a za příjemné ubytování, a ošetřovatelům za jejich trpělivost a spolupráci. Nemalé díky patří také zoologovi Pavlu Brandlovi, který umožnil sledování psů ušatých v zoo Praha a také všem ošetřovatelům za ochotné poskytnutí všech informací. Zde bych ráda poděkovala také paní Janě Osbornové za nocleh a hlavně milou společnost po celý čas mého působení v Praze.

Na závěr bych chtěla velmi poděkovat svým rodičům za podporu a trpělivost po celou dobu mých studií a vlídné slovo a nadhled zejména v době, kdy vznikala tato práce. Za rozptýlení a připomínky k mé práci děkuji Barušce, Mikin, Lence Richterové, Zdeňce Valenzové a Honzovi Pilnému.

OBSAH

1. Úvod	5-10
1.1. Postavení psíka mývalovitého (<i>N. procyonoides</i>) a psa ušatého (<i>O. megalotis</i>) ve fylogenezi psovitéch.....	5
1.2. Psík mývalovitý (<i>N. procyonoides</i>)	6
1.3. Pes ušatý (<i>O. megalotis</i>).....	8
1.4. Behaviorální studie.....	9
2. Cíle práce.....	11
3. Materiál a metodika.....	12-14
3.1. Sledovaná zvířata.....	12
3.2. Sledované znaky.....	13
3.3. Analýza dat.....	13
4. Výsledky.....	15-28
4.1. Nově doplněné znaky u <i>N. procyonoides</i> a <i>O. megalotis</i>	15
4.2. Analýza základních komponent (PCA)	18
4.3. Parsimonní optimalizace.....	25
4.3.1. Fylogenetická analýza.....	25
4.3.2. Výsledky mapování.....	26
4.3.2.1. Srovnání <i>N. procyonoides</i> a <i>O. megalotis</i> – shodné znaky.....	26
4.3.2.1. Srovnání <i>N. procyonoides</i> a <i>O. megalotis</i> – shodné znaky.....	27
5. Diskuze.....	29-31
6. Závěr.....	32
7. Seznam literatury.....	33-36
Příloha.....	37-54

1. Úvod

1.1. Postavení psíka mývalovitého (*N. procyonoides*) a psa ušatého (*O. megalotis*) ve fylogenezi psovitých

Ačkoli jsou psovitě šelmy hodně studovanou skupinou, fylogenetické vztahy některých jejích zástupců zůstávají stále nevyřešeny. *N. procyonoides* a *O. megalotis* jsou druhy s nejméně stabilní pozicí v rámci čeledi psovitých (Zrzavý a Řičánková 2004) měnící se v závislosti na souboru použitých znaků. Morfologické studie řadí *N. procyonoides* nejčastěji do skupiny jihoamerických psovitých. Berta (1987) a Tedford a kol. (1995) navrhli *N. procyonoides* jako sesterský taxon rodu *Cerdocyon* podle osteologických znaků a znaků na dentici. Clutton-Brock a kol. (1976) rovněž zařadili s využitím kraniodentálních znaků psíka mývalovitého mezi jihoamerické psovitě, přesněji do blízkosti psa pouštního (*Pseudalopex sechurae*) a psa šedého (*Pseudalopex vetulus*). Na základě vnější morfologie přední části mozku u několika druhů současných a vymřelých druhů psovitých (odlitky mozkoven) navrhli Lyras a Van Der Geer (2003) *N. procyonoides* jako velmi blízkého rodu *Cerdocyon*. Vymřelé druhy rodu *Nyctereutes* jsou pak druhu *C. thous* podobnější než dnes žijící *N. procyonoides* (Dermitzakis a kol 2004). Morfologií přední části mozku a kraniodentálními znaky se zabýval i Radinsky (1973a), ten však umístil *N. procyonoides* do blízkosti lišek rodu *Vulpes*. Kombinace morfologických, ekologických, vývojových, behaviorálních a cytogenetických znaků potom staví *N. procyonoides* opět do skupiny jihoamerických druhů (Zrzavý a Řičánková 2004). Podle srovnání kosterních nálezů Wang a Tedford 2008 se zdá být *N. procyonoides* blíže příbuzný rodu *Cerdocyon* a je tak navrhován jako potomek společného předka linie *Cerdocyon* – *Nyctereutes*.

Také molekulární studie zatím jednoznačně neodhalily vztah mezi *N. procyonoides* a ostatními psovitými. Podle karyologických studií Wayne a kol. (1987a,b) a také studií jaderné a mitochondriální DNA Lindblad-Toh a kol. (2005) je psík mývalovitý umístován jako sesterský taxon skupiny lišek rodu *Vulpes*. Analýza allozymů (Wayne a O'Brian 1987) a kombinace mitochondriálních a morfologických dat (Wayne a kol. 1997) staví *N. procyonoides* do bazální pozice jako samostatnou linii blíže nepřibuznou žádné dnes žijící psovitě šelmě. Podle jaderné DNA a kombinace jaderných a mitochondriálních genů vychází *N. procyonoides* jako sesterský taxon *O. megalotis* (Bardeleben a kol. 2005). Sesterské

postavení obou druhů vyšlo na základě mitochondriálních studií Wayne a kol. (1997) a také ve studii Zrzavý a Řičánková (2004) podle cytochrom c oxidázy podjednotky II (COII). Při kombinaci znaků morfologických a molekulárních podle Zrzavý a Řičánková (2004), stojí *N. procyonoides* na bázi tzv. velkých psovitých šelem, stejně jako ve studii Bininda-Emonds a kol. (1999).

Pes ušatý má ve fylogenezi psovitých rovněž velice nestabilní postavení. Z morfologických studií vyplývá, že je *O. megalotis* blízce příbuzný lišce šedé (*Urocyon cinereoargenteus*) (Tedford a kol. 1995, Wang a Tedford 2008). Také při kombinaci morfologických, ekologických, vývojových, behaviorálních a cytogenetických znaků vychází *O. megalotis* jako sesterský taxon *U. cinereoargenteus* (Zrzavý a Řičánková 2004).

V molekulárních studiích se názory na fylogenetické postavení *O. megalotis* více různí. Wayne a kol. (1987a) zařadil psa ušatého podle chromosomálních dat také do blízkosti *U. cinereoargenteus*. Podle Wayne a O'Brian (1987), kteří se zabývali mitochondriální DNA a podle Wayne a kol (1997) vychází *Otocyon* jako samostatná linie blíže nepříbuzná žádné recentní psovité šelmě. Lindblad-Toh (2005) a jejich studie mitochondriální a jaderné DNA potom staví *O. megalotis* do nejbazálnější pozice skupiny lišek rodu *Vulpes*, která zahrnuje i *N. procyonoides*. Podle Bardeleben a kol (2005) na základě jaderné DNA vychází *N. procyonoides* a *O. megalotis* jako sesterské taxony (viz výše).

Tato práce se zabývá hledáním fylogenetického postavení *N. procyonoides* a *O. megalotis* na základě srovnávání behaviorálních projevů s ostatními druhy psovitých šelem. Jednotlivé prvky chování byly převzaty z práce Zrzavý a Řičánková (2004).

1.2. Psík mývalovitý (*N. procyonoides*)

Psík mývalovitý patří k menším zástupcům psovitých šelem. Jeho zbarvení je žlutošedé ve svrchní části těla a tmavě hnědé až černé ve spodní části a na končetinách (Kauhala and Saeki 2004). Pro *N. procyonoides* je typická výrazná obličejová maska a krátké kulaté uši (obr. 1), díky kterým připomíná spíše některé medvídkovité (Procyonidae) nebo lasicovité šelmy (Mustelidae) (Newman a kol. 2005). Podle Newman a kol. (2005) vznikly obličejové masky u několika druhů šelem nezávisle na sobě a slouží jako aposematické zbarvení informující predátora o velké agresivitě a dravosti jejího majitele. Z hlediska tělesné stavby nasvědčuje uzpůsobení pánevních a stehenních kostí tomu, že psíci nepatří k příliš rychlým běžcům a po

většinu času se pohybují spíše pomalu (Wang and Tedford 2008). Jako jediná psovité šelma je potom *N. procyonoides* schopný ukládat velké tukové zásoby (až dvojnásobek původní tělesné hmotnosti) a uléhat k zimnímu spánku (Kauhala 1993, 1994).

Oblast původního rozšíření *N. procyonoides* se rozkládá na Dálném východě, kde zahrnuje oblasti jihovýchodní sibiře, Čínu, Koreu, severní Vietnam a Japonsko (Kauhala 1994) (obr. 2). Dnes je rozeznáváno šest poddruhů psíka mývalovitého, přičemž dva z nich žijí na japonském souostroví (Kauhala and Saeki 2004, Nowak 2005). Oba tyto poddruhy, jež byly díky odlišnostem v mnoha ohledech navrženy na samostatný druh, se od původní východoasijské populace oddělily před 18 000 - 12 000 lety (Kauhala 1994). Ve 20. století bylo v evropské části bývalého Sovětského svazu vypuštěno několik tisíc jedinců poddruhu *N. procyonoides ussuriensis* jako ceněné kožešinové zvíře (Kauhala 1994). Od této doby se *N. procyonoides* úspěšně šíří dále na západ, přičemž v mnoha oblastech severní a východní Evropy je už běžným zvířetem (Kauhala and Saeki 2004).

Psík mývalovitý preferuje pro svůj život vlhké lesy s bohatým podrostem, často poblíž břehů řek a jezer (obr. 5). Jedním z faktorů, proč je *N. procyonoides* tak úspěšný v osídlování nových území, je jeho velká potravní přizpůsobivost. Součástí jeho jídelníčku jsou drobní savci, žáby, ještěrky, bezobratlí, ptáci, vejce, bobule a ovoce (zejména na podzim). V Japonsku si dokonce pro ovoce psíci vylézají i na stromy (Kauhala and Saeki 2004). Lesní plody jsou jedním z nejdůležitějších zdrojů potravy především pro mláďata, která se potřebují vykrmit na zimu (Kauhala 1994). *N. procyonoides* dále využívá jako potravní zdroj hospodářské plodiny, zbytky jídel, mršiny, ryby a korýše a populace žijící při mořském pobřeží také ježovky, kraby a mršiny vyplavených zvířat (Ward and Wurster-Hill 1990). Díky všežravému způsobu života došlo u psíka mývalovitého k redukci trháků a zvětšení stoliček (Ward and Wurster-Hill 1990, Wang and Tedford 2008).

Úspěšnému a rychlému šíření *N. procyonoides* napomáhá i způsob rozmnožování a vysoký reprodukční potenciál. *N. procyonoides* je striktně monogamní, s výrazným podílem samců v péči o mláďata (Kauhala et al. 1998). Zatímco se kojící samice vydávají za potravou, samci zůstávají v doupěti s mláďaty, hlídají je a zahřívají. Protože je potrava *N. procyonoides* drobná a často prostorově roztroušená, rodiče mláďatům potravu nenosí ani ji nevyvrhují a během prvního měsíce jsou mláďata kojena pouze mateřským mlékem (Kauhala et al. 1998). Rok co rok potom mohou samice vrhnout 9 a více mláďat (maximum 16) a patří tak mezi druhy s nejpočetnějšími vrhy v rámci psovitých (Kauhala 1994). Mimo období rozmnožování se samec a samice vydávají za potravou společně (Kauhala 1994). Jádrové oblasti domovských okrsků jsou potom obhajovány samcem a samicí, okrajové oblasti se mohou do

určité míry překrývat. Odpočívací místa, potravní místa a doupata však mohou být sdílána příbuznými členy rodiny a latríny dokonce i několika nepříbuznými jedinci (Kauhala and Saeki 2004).

1.3. Pes ušatý (*O. megalotis*)

Pes ušatý je menší štíhlá psovité šelma s výrazně velkýma ušima (příloha obr. 3). Zbarvení je žlutohnědé, na hřbetě a bocích těla prošedivělé s tmavou obličejovou maskou, zadní stranou uší, končetinami a koncem ocasu (Nel and Maas 2004).

O. megalotis žije na Africkém kontinentě ve dvou disjunktních populacích, které dělí pásmo dlouhé zhruba 1 000km (příloha obr. 4). Oblasti výskytu jižní (poddruh *O. m. megalotis*) i východní populace (poddruh *O. m. virgatus*) se téměř kompletně překrývá s oblastmi výskytu termitů rodu *Hodotermes* a *Microhodotermes*, jejich hlavní potravní složkou (Nel and Maas 2004). Psi ušatí obývají aridní a semiaridní oblasti, kde preferují především savany a pláně s krátce spasenými travinami. V oblasti východní Afriky obývají také okraje lesů a otevřenou krajinu se vzrostlejším bylinným pokryvem (Nel and Maas 2004).

O. megalotis je vysoce specializovaný hmyzožravec, jehož hlavní složku potravy tvoří termiti a brouci (Malcolm 1986, Maas a Macdonald 2004). Ovoce je pojídáno jen sezónně, ale v určitých obdobích roku má velký význam. V jižní Africe psi ušatí občas pojídají i drobné savce, ptáky, vejce a plazy, zatímco ve východní Africe jen velice zřídka (Nel and Mass 2004). Hmyzožravý způsob života je u *O. megalotis* příčinou několika morfologických adaptací. K lokalizaci potravy slouží především obrovské uši, zrak a čich jsou sekundárními smysly (Nel and Mass 2004). Druhou velmi důležitou adaptací je tvar a počet zubů. Mléčná dentice je stejná jako u ostatních psovitých šelem, avšak u dospělých jedinců se objevuje více stoliček, které mají bunodontní charakter a také dochází k redukci trháků. Psi ušatí jsou tak kromě vačnatců a ozubených kytovců savci s největším počtem zubů (Nel and Maas 2004). Ve východní Africe se psi ušatí vydávají na lov v noci, zatímco v jižní Africe loví v noci jen během léta a během zimy shání potravu přes den. Pokud se psi ušatí krmí na místě s velkou hustotou termitů, pohybují se velmi blízko sebe a jedinci ze sousedních skupin se volně prolínají. V případě, že loví jiný hmyz, udržují až dvousetmetrové rozestupy (Malcolm 1986, Nel and Maas 2004).

V rámci lišek je *O. megalotis* nejsociálnějším druhem (Nel and Bester 1983, Kleiman 1967). Nejčastější sociální jednotkou v jihoafrické populaci *O. megalotis* je monogamní pár se svými mláďaty, jehož svazek může přetrvávat i několik let (Nel et al. 1984). Ve východní Africe žijí psi ušatí v rodinných skupinkách skládajících se z jednoho samce a až tři příbuzných samic. Ve skupině se potom rozmnožují všechny samice, přičemž nejstarší má nejvyšší postavení (Maas a Macdonald 2004, Malcolm 1986). Z teritoriálního hlediska si *O. m. megalotis* své území neobhajují a domovské okrsky jednotlivých skupin se značně překrývají (Malcolm 1986, Nel and Bester 1983). Ve východní Africe si rodinné skupiny svá teritoria hájí a také je pravidelně kontrolují (Maas a Macdonald 2004). Vztahy mezi sousedními skupinami jsou však obvykle přátelské a jednotliví jedinci, kteří jsou většinou příbuzní, se čas od času chodí i navštěvovat (Maas a Macdonald 2004). Psi ušatí se rozmnožují jednou ročně a rodí 1 až 6 mláďat (Nel and Mass 2004). Stejně jako u *N. procyonoides* tráví samci s mláďaty více času než samice a do období odstavu zastávají kromě kojení veškerou péči o mláďata (Wright 2006). U *O. m. virgatus* je běžná i polygynie, kdy několik samic společně vychovává a kojí svá mláďata společně, přičemž níže postavené (mladší) samice kojí nejvíce (Maas a Macdonald 2004). V jižní Africe se polygynie a společné kojení mláďat vyskytuje jen velmi zřídka a ve skupinkách čítajících až 10 jedinců se rozmnožuje pouze monogamní pár (Nel and Mass 2004).

1.4. Behaviorální studie

Z prací, které se zabývají chováním psovitých šelem, a ze kterých byli převzaty jednotlivé prvky chování a kódovány jako fylogenetické znaky (Zrzavý a Řičánková 2004), jsou významné zejména studie Fox (1969 a,b; 1970) zabývající se behaviorálními projevy z hlediska ontogenetického vývoje. Vývoj obličejových výrazů, agonistického a loveckého chování bylo sledováno u vlků (*Canis lupus*), kojotů (*Canis latrans*), psů (*Canis lupus familiaris*), lišek šedých (*U. cinereoargenteus*), lišek obecných (*Vulpes vulpes*) a lišek polárních (*Vulpes lagopus*).

Srovnáním vývoje sociálního chování u jihoamerických psovitých, a to psa hřivnatého (*Chrysocyon brachyurus*), maikonga (*Cerdocyon thous*) a psa pralesního (*Speothos venaticus*) se zabýval Biben (1983). U dvou posledně jmenovaných druhů byl studován také vývoj sociálního chování v souvislosti se zacházením s potravou a také s objektem na hraní (Biben

1982 a,b). Z hlediska sociálního chování studoval jihoamerického psa pralesního a maikonga také Macdonald (1996) a Macdonald a Courtenay (1996).

Chováním a socioekologií afrických druhů psovitých, především pak psa ušatého (*O. megalotis*), šakala čabrakového (*Canis mesomelas*), šakala pruhovaného (*Canis adustus*), šakala obecného (*Canis aureus*) a psa hyenovitého (*Lycaon pictus*) se ve své knize zabývá Estes (1991). Posledními dvěma jmenovanými se velmi detailně zabývali i Lawick a Lawick-Goodall (1970). M. Bekoff se ve své studii z roku 1974 zabýval sociální hrou u kojotů (*C. latrans*), vlků (*C. lupus*) a psů (*C.l. familiaris*) a v práci z roku 1977 studoval behaviorální projevy signalizující hravý záměr a výzvu ke hře. Behaviorální repertoár dinga pralesního (*Canis hallstromi*) potom velmi detailně popsala Koler-Matznick a kol. (2003).

O behaviorálních projevech psíka mývalovitého existuje doposud jen málo informací. Známa je u psíků např. neschopnost štěkat, údajně i neschopnost vrtět ocasem (Ward and Wurster-Hill 1990) a nošení ocasu ve tvaru převráceného písmene U (Kauhala and Saeki 2004). Studium chování *O. megalotis* se již zabývalo více prací, zejména Nel and Bester (1983) a Estes (1991). Zjistili, že *O. megalotis* je velmi kontaktní psovitá šelma, kdy jednotliví členové rodiny si spolu často hrají, odpočívají v těsné blízkosti a vzájemně si čistí srst. V obou populacích druhu *O. megalotis* jsou ke komunikaci nejčastěji využívány tiché kontaktní hlasy, hlasité štěkání je využíváno jen velice zřídka (Nel and Bester 1983). Komunikace u psa ušatého je primárně vizuální, tmavé zbarvení koncových částí těla zvýrazňuje pozice těla a obličejové výrazy (Nel and Bester 1983, Ortolani 1999). Z hlediska pachové komunikace nebylo u *O. megalotis* pozorováno značkování vertikálních objektů a značkování má větší význam pouze při formování párů. Trus je odkládán spíše uvnitř než na periferii domovských okrsků a poblíž odpočívacích míst bývá více nahromaděn (Nel and Bester 1983).

2. Cíle práce

- 1) Popis behaviorálních projevů psíka mývalovitého (*Nyctereutes procyonoides*) a psa ušatého (*Otocyon megalotis*).
- 2) Využití nově získaných znaků k doplnění matice a rekonstrukci fylogenetického postavení studovaných druhů.
- 3) Analýza reprodukčních, ontogenetických, behaviorálních a morfologických znaků čeledi Canidae s ohledem na postavení obou zkoumaných druhů.

3. Materiál a metodika

3.1. Sledovaná zvířata

Pozorování psíka mývalovitého i psa ušatého probíhalo v zoologických zahradách. Chování obou druhů bylo natáčeno na videokameru a písemně zaznamenáváno z přímého pozorování.

Psík mývalovitý (*N. procyonoides*)

Sledování psíka mývalovitého (poddruh *Nyctereutes procyonoides ussuriensis*) probíhalo v Zoo Ostrava v období června až srpna 2006, ve třech zhruba týdenních periodách. Studovanou skupinu tvořil dospělý pár s dvanácti mláďaty; samice pocházela z volné přírody, přičemž do Zoo byla přivezena po srážce s automobilem, a samec se narodil v Zoo. Mláďata se tomuto páru narodila 5.5.2006, tudíž sledování započalo, když byl mláďatům přibližně jeden měsíc, a pokračovalo s různě dlouhými přestávkami do stáří čtyř měsíců. Skupina pak byla ve výběhu sledována v průběhu celého dne (cca od 9.00 do 20.00) s přibližně dvouhodinovou přestávkou přes poledne.

Psíci byli chováni ve venkovním výběhu s betonovým základem zasypaným vrstvou písčitého substrátu, který ještě překrývala vrstva z úlomků kůry. Zadní část výběhu, ve které stála dřevěná bouda pro odchov mláďat, byla zastřešena. Pro zpestření byly ve výběhu umístěny velké balvany a špalky z kmenů stromů. Potrava, která byla psíkům předkládána 2x denně, se skládala z malých usmrcených kuřátek, odraných kuřecích a slepičích čtvrtek, vajec, ovoce (jablka, hrušky, hroznové víno, kompotované broskve, švestky,...) a suchého granulovaného krmiva občas zpestřeného kozím mlékem. Žádná živá kořist, kromě slimáků, od kterých se však časem z důvodu velkého množství parazitů upustilo, předkládána nebyla.

Pes ušatý (*O. megalotis*)

Pes ušatý (poddruh *Otocyon megalotis megalotis*) byl sledován v červnu a červenci roku 2007 v zoologické zahradě v Praze. Sledovanou skupinu tvořil rodičovský pár se třemi mláďaty, která se narodila 10.5.2007. Samice, stejně jako v případě psíků, pocházela z volné přírody a samec ze zoologické zahrady ve Dvoře Králové nad Labem. Pozorování během dne potom

probíhalo ve stejném časovém rozmezí jako v případě psíků, tedy přibližně od 9.00-20.00 s přestávkou přes poledne.

Výběh psů ušatých tvořila vnitřní (součást nočního pavilonu) a venkovní část, mezi kterými se dalo libovolně přecházet. Interiér vnitřní části, kde také psi dostávali potravu, byl vysypán pískem a doplněn několika většími kameny a suchými keři. Venkovní část byla zarostlá travinami, keři a párem stromů a přirozený porost ještě doplňovalo několik ležících klád a velkých kamenů. Samice porodila svá mláďata do vlastního doupěte vyhrabaného v této části výběhu, díky čemu se také podařil první neumělý odchov psů ušatých v Zoo Praha. Krmení bylo psům ušatým předkládáno 2x denně a skládalo se z kousků kuřecího a králíčího masa, myši, myšátek, kuřátek, míchanice (rýže s mletým masem a zeleninou), ovoce (jablka, kivi, banány, hroznové víno,...) a zejména moučných červů (*Tenebrio molitor*, *Zophobas morio*) a cvrčků (*Gryllus assimilis*), pro které psi vykazovali jednoznačnou preferenci.

3.2. Sledované znaky

Z behaviorálních projevů, které byly u obou druhů zaznamenány, byla věnována pozornost především fylogeneticky významným prvkům chování, u kterých se na základě srovnání s ostatními psovíty šelmami dá usuzovat, že jsou druhově specifické a mají minimální individuální variabilitu (Zrzavý a Řičánková 2004). Za fylogeneticky významné můžeme považovat např. prvky agonistického chování, kterými jednotliví jedinci dávají najevo svou dominanci (např. odhalování špičáků jako projev hrozby) nebo podřízenost (např. vyhýbání se přímému kontaktu očí s dominantním jedincem). V behaviorálních projevech pak byla sledována pouze přítomnost nebo nepřítomnost určitého prvku, kvantitativní analýza frekvence výskytů jednotlivých prvků chování prováděna nebyla.

3.3. Analýza dat

Po doplnění nových behaviorálních znaků u psíka mývalovitého a psa ušatého do matice psovítych byla na základě kombinované matice obsahující znaky molekulární, morfologické, cytogenetické, ontogenetické, ekologické a behaviorální (modifikováno z prací Wayne *et al.* 1997; Zrzavý and Řičánková 2004; Bardeleben *et al.* 2005) vytvořena fylogeneze čeledi Canidae. Na získaný kladogram byla potom provedena parsimonní optimalizace znaků z oblasti socioekologie, ontogeneze a chování (program WinClada ver. 1.00.08). K objasnění

podobnosti obou studovaných druhů s ostatními druhy psovitých byla dále použita analýza základních komponent (PCA) (program CANOCO), sdružující jednotlivé druhy na základě shodných znaků.

4. Výsledky

4.1. Nově doplněné znaky u *N. procyonoides* a *O. megalotis*

S celkovým počtem přibližně 140 hodin pozorování bylo u psíka mývalovitého doplněno 25 behaviorálních znaků a psa ušatého s přibližně 90 hodinami sledování 12 znaků (tab. 1).

V případě obou druhů bylo nejvíce znaků doplněno v oblasti agonistického chování, které zahrnuje projevy agrese, dominance, obranného chování a submise. Ve spojitosti s defenzivní hrozbou bylo u obou druhů popsáno např. dobře vyvinuté široké otvírání čelistí (tzv. gape) (příloha obr. 6,7) a vysoká míra hrbení hřbetu („kočičí hřbet“) (příloha obr. 8,9). U rodu *Nyctereutes* i *Otocyon* lze dále pozorovat rapidní třepání s kořistí nebo protivníkem v tlamě (u dominantních jedinců v druhém případě) nebo směřování kousnutí do oblasti zátylku během agonistických střetnutí (příloha obr. 10,11). *Nyctereutes* pak útočí i na obličejovou oblast, kde se protivníci uchopují zejména za prodloužené chlupy na tvářích (tzv. licousy). V dominantních projevech *N. procyonoides* se dále objevuje např. překračování a stavění se nad ležícího podřízeného jedince (tzv. standing over) (příloha obr. 12) nebo kousání do oblasti zátylku v souvislosti s pářením nebo i agonistickými interakcemi. „Zápasení čelistmi“ (tzv. jaw wrestling), které lze pozorovat během ritualizovaných soubojů u několika zástupců tzv. velkých psovitých (např. *Canis lupus*), se neobjevuje u žádného ze studovaných druhů.

V repertoáru submisivních prvků chování lze u obou druhů pozorovat odvracení hlavy podřízených jedinců za účelem vyhnutí se kontaktu očí s dominantním jedincem, přitisknutí se břichem k zemi jako projev submise (tzv. belly crawl) (příloha obr. 13) nebo obličejový výraz s mírně otevřenou tlamou a ústními koutky staženými směrem vzad používaný k zastavení (nebo alespoň zmírnění) agresivního chování u dominantního jedince (tzv. submissive grin) (příloha obr. 14). *Nyctereutes* ani *Otocyon* pak nestahují ocas mezi nohy, nezahajují interakce s ostatními dospělými jedinci zaujímáním výrazného submisivního postavení a ani se vzájemně neolizují při procesech zdravení jako např. vysoce sociální psi hyenovití (*Lycaon pictus*). Ke kontaktním typům chování, které lze v případě obou druhů pozorovat naopak velmi často, patří odpočívání v těsné tělesné blízkosti („na jedné hromadě“) (příloha obr. 15) a dobře vyvinuté vzájemné čištění srsti (příloha obr. 16,17,18).

Co se týče zacházení s potravou a předměty na hraní jsou *Nyctereutes* i *Otocyon* velice neshdílí a zejména o potravu se dělí jen velmi neochotně (příloha obr. 19,20). Zdánlivé

společné hraní více jedinců s jedním předmětem je ve skutečnosti jen přetahování o jeho soukromé vlastnictví. Při krmení mláďat žádný z obou druhů potravu nevyvrhne, pouze ji přenáší v tlamě. Přebytečnou potravu si pak zahrabává a uchovává na pozdější dobu pouze *Nyctereutes*. U žádného z druhů se také neobjevuje značkování močí ve stojí na předních nohou (jako např. u *Speothos venaticus*) ani škrábání substrátu po močení, kterým jedinci vizuálně zvýrazňují značkové místo.

Z dalších znaků, které se nevyskytují ani u *N. procyonoides* ani u *O. megalotis* lze jmenovat výzvu ke hře či herní úklonu (tzv. play bow), která je jedním z několika prvků chování signalizujících začátek hry. Tento prvek je charakterizován snížením přední části těla (s hrudníkem téměř nebo úplně na zemi) a zdvižením zadní části těla, což způsobuje konvexní prohnutí páteře. U obou studovaných druhů má výzva ke hře podobu spíše přikrčení se k zemi s hlavou nízko u země a obloukovitě vyklenutým hřbetem (příloha obr. 21,22).

Tab. 1 Nově doplněné znaky u druhů *N. procyonoides* a *O. megalotis*. Npro – *Nyctereutes procyonoides*; Omeg – *Otocyon megalotis*, modře vyznačeny nově doplněné znaky.

Npro	Omeg	Znak
2	2	Široké otevření čelistí jako výraz hrozby (tzv. gape) (0) ne (1) slaběji vyvinuto (2) dobře vyvinuto (Fox 1970)
1	1	Vyhrbení hřbetu při hrozbě připomíná „kočičí hřbet“ (0) ne (1) ano (Fox 1969a)
1	1	Třepání s kořistí nebo protivníkem v čelistech (0) ne (1) ano (Fox 1969a)
0,1	0	Směr útoku čelistmi na protivníka během agonistických interakcí (0) na zátylek (1) na tvář, čenich nebo spodní čelist (Fox 1969a)
1	?	Kousání nebo náznak kousnutí do zátylku partnera v souvislosti s pářením (0) ne (1) ano (Fox 1969a)
1	0	Dominantní jedinec se staví nad ležícího podřízeného jedince (tzv. standing over) (0) ne (1) ano (Fox 1969a)
0	0	„Zápasení čelistmi“ (tzv. jaw wrestling) jako součást ritualizovaného souboje (0) ne nebo zřídka (1) běžně (Fox 1969b, 1970)
1	1	Odvrácení hlavy podřízeného jedince za účelem vyhnout se kontaktu očí s dominantním jedincem (0) ne (1) ano (Fox 1969a, 1970)
1	1	Lehání břichem k zemi jako projev submise (tzv. belly crawl) (0) ne (1) ano (Estes 1991)

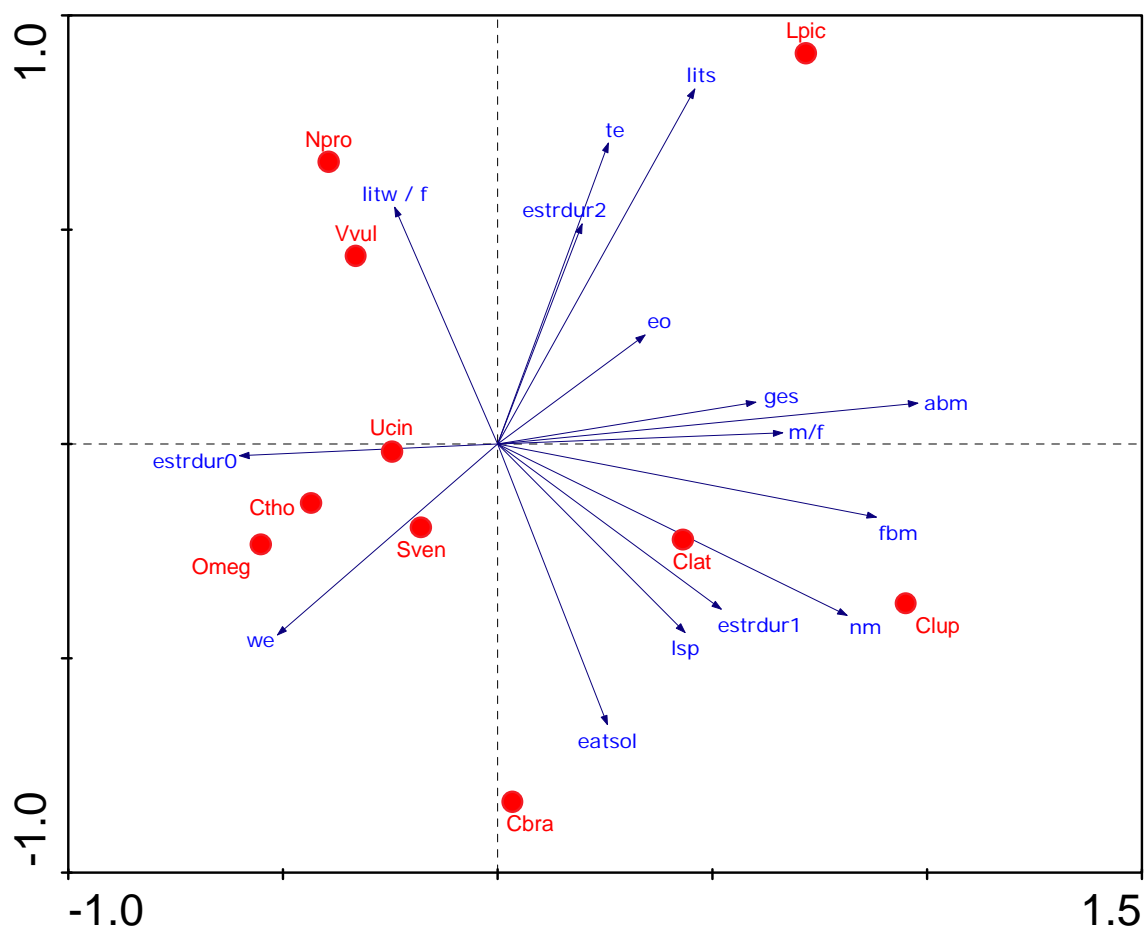
Npro	Omeg	Znak
		Oblíčejový výraz používaný k zastavení agresivního chování u dominantního protivníka (tzv. submissive grin)
1	1	(0) ne (1) ano (Fox 1970)
		Stahování ocasu mezi nohy jako projev submise
0	0	(0) ne (1) ano (Estes 1991)
		Dospělí jedinci zahajují interakce zaujímáním submisivní pozice
0	0	(0) ne (1) ano (Estes 1991)
		Olizování během procesu zdravení
0	0	(0) ne (1) ano (Fox 1970)
		Odpočívání v tělesném kontaktu („na hromadě“)
1	1	(0) ne (1) ano (Estes 1991; Macdonald 1996)
		Vzájemná agresivita jedinců při krmení
0	0	(0) agresivní (1) mladí agresivnější než dospělí (2) neagresivní (Biben 1982a, 1983)
		Zacházení s kořistí
0	0	(0) agresivní obrana veškeré potravy (1) sdílení některé potravy (2) sdílení většiny nebo veškeré potravy (Biben 1982b)
		Zacházení s předmětem na hraní
0	0	(0) agresivní obrana předmětu (partneři zastrašování) (1) předstíraná obrana předmětu (partneři vybízení ke hře) (2) sdílení předmětu bez kompetice (Biben 1982a)
		Společné hraní více jedinců s jedním objektem ve stejný okamžik
0	0	(0) zřídka (1) běžně (Estes 1991; Macdonald 1996)
		Hra s kořistí končí pokud se ji protivník pokusí vzít majiteli
1	1	(0) ne (1) ano (Fox 1969b, 1970)
		Vyvrhování potravy mláďatům
0	0	(0) ne (1) ano (Estes 1991)
		Zahrabávání zbytků potravy není časté
0	1	(0) ne (1) ano (Macdonald 1996)
		Značkování močí ve stoji na předních nohou (tzv. handstand urination)
0	0	(0) ne (1) ano (Estes 1991)
		Škrábání substrátu před nebo po močení (optické zvýrazňování)
0	0	(0) ne (1) ano (Estes 1991)
		Značkování u samců souvisí s jejich dominantním postavením
0	?	(0) ne (1) ano (u sociálních druhů nejvýše postavený samec značkuje nejčastěji) (Estes 1991)
		Výzva ke hře (pozice se sníženou přední částí těla a zvednutou zadní, hřbet konvexně prohnutý)
0	0	(0) ne nebo zřídka (1) běžně (Fox 1970)

4.2. Analýza základních komponent (Principal Component Analysis)

Na základě ontogenetických, socioekologických a behaviorálních znaků byla provedena analýza základních komponent (dále jen PCA) a sledována vzájemná pozice druhů *N. procyonoides* a *O. megalotis* a jednak jejich vzdálenost k ostatním druhům. Další druhy zařazené do analýzy byly vybrány tak, aby zastupovaly hlavní fylogenetické linie čeledi (příloha obr. 23) a zároveň u nich byl znám dostatečný počet znaků (příloha tab. 2)

Při analýze znaků týkajících se ontogenetického vývoje, hmotnosti těla, délky březosti, atd. (obr. 24) se *N. procyonoides* nejvíce podobá lišce obecné (*Vulpes vulpes*). Druhým nejbližším druhem, ačkoli již relativně vzdáleným, je liška šedá (*Urocyon cinereoargenteus*), se kterou psíka mývalovitého spojuje např. kratší délka říje. Psovi ušatému mají potom nejblíže jihoameričtí pes pralesní (*Speothos venaticus*) a maikong (*Cerdocyon thous*), přičemž druhy *O. megalotis* a *C. thous* pojí např. dlouhé období do odstavu mlád'at.

Otocyon a *Nyctereutes* tak z hlediska výše jmenovaných znaků netvoří společnou skupinu.

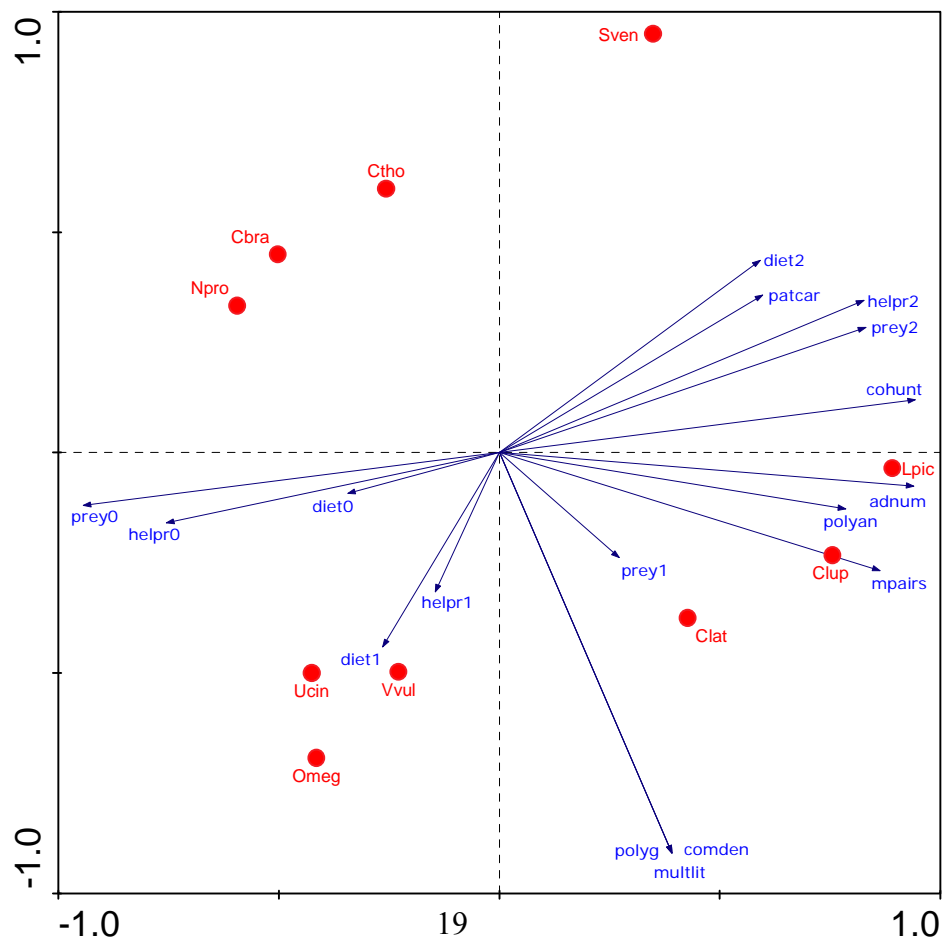


Obr. 24 Analýza základních komponent vytvořená na základě ontogenetických a reprodukčních znaků; 1.osa vysvětluje 32,3% variability, 2. osa 19,9%.

Zkratky druhů: **Ucin** (*Urocyon cinereoargenteus*) – liška šedá; **Omeg** (*Otocyon megalotis*) – pes ušatý; **Npro** (*Nyctereutes procyonoides*) – psík mývalovitý; **Vvul** (*Vulpes vulpes*) – liška obecná; **Cbra** (*Chrysocyon brachyurus*) – pes hřivnatý; **Sven** (*Speothos venaticus*) – pes pralesní; **Ctho** (*Cerdocyon thous*) – maikong, **Lpic** (*Lycaon pictus*) – pes hyenovitý; **Clat** (*Canis latrans*) – kojot; **Clup** (*Canis lupus*) – vlk. Zkratky znaků: **fbm** – hmotnost samice (kg); **m/f** – pohlavní dimorfismus ve velikosti těla; **estrdur0** – říje krátká (dny); **estrdur1** – říje středně dlouhá (dny); **estrdur2** – říje dlouhá (dny); **ges** – délka březosti (dny); **lts** – velikost vrhu; **nm** – hmotnost novorozence (g); **eo** – otevření očí (dny); **te** – prořezávání zubů (dny); **es** – pozření první pevné potravy (dny); **we** – odstavení mláďat (dny); **abm** – dosažení hmotnosti dospělých (dny); **ls** – délka života (dny).

Podle analýzy socioekologických znaků (obr. 25) si *Nyctereutes* a *Otocyon* rovněž nejsou podobní. V tomto případě má *N. procyonoides* nejblíže jihoamerickému psovi hřivnatému (*Chrysocyon brachyurus*) a maikongovi, se kterými jej spojuje např. monogamní rozmnožovací systém nebo lovení relativně malé kořisti vzhledem k velikosti těla. *Otocyon* potom vytváří samostatnou skupinu s liškou šedou a liškou obecnou. Tyto druhy spojuje zejména potravní specializace na malou kořist a fakultativní přítomnost samičího pomocníka ve skupině.

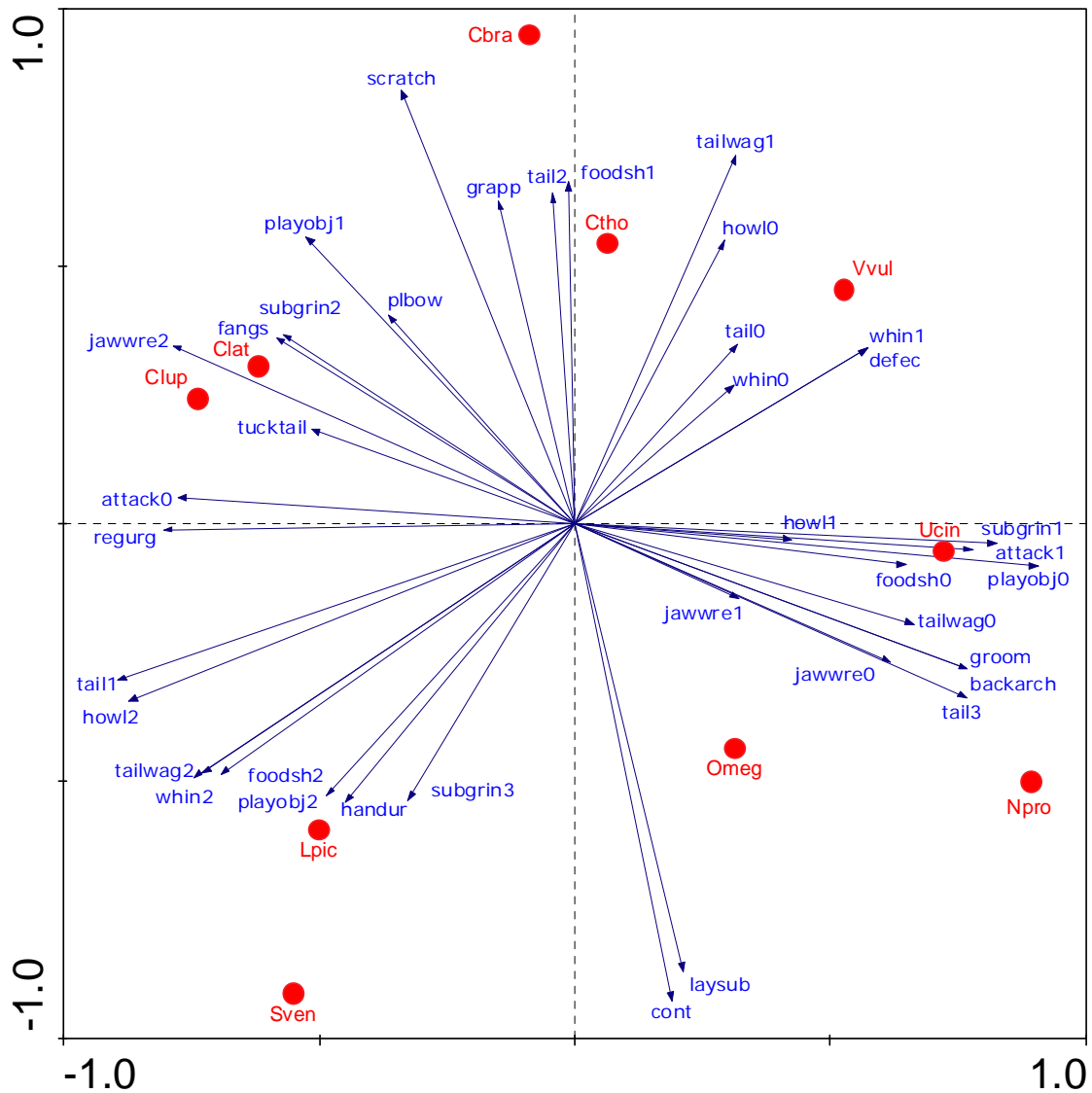
Ve vybraných socioekologických znacích se *Nyctereutes* podobá spíše jihoamerickým psovitým, zatímco *Otocyon* bazální lišce šedé a lišce obecné.



Obr. 25 Analýza základních komponent na základě socioekologických znaků; 1. osa vysvětluje 43,6% variability a 2. osa 20,6%.

Zkratky druhů: **Ucin** (*Urocyon cinereoargenteus*) – liška šedá; **Omeg** (*Otocyon megalotis*) – pes ušatý; **Npro** (*Nyctereutes procyonoides*) – psík mývalovitý; **Vvul** (*Vulpes vulpes*) – liška obecná; **Cbra** (*Chrysocyon brachyurus*) – pes hřivnatý; **Sven** (*Speothos venaticus*) – pes pralesní; **Ctho** (*Cerdocyon thous*) – maikong; **Lpic** (*Lycaon pictus*) – pes hyenovitý; **Clat** (*Canis latrans*) – kojot; **Clup** (*Canis lupus*) – vlk. Zkratky znaků: **polyg** – polygynie; **comden** – více samic společně vychovává mláďata v jednom doupěti; **adnum** – počet dospělých ve skupině během období rozmnožování; **estrus0** – říje 1x ročně; **estrus1** – říje vícekrát ročně; **mpairs** – více rozmnožujících se párů ve skupině; **multlit** – více vrhů ve skupině v době rozmnožování; **helpr0** – ve skupině nejsou pomocníci; **helpr1** – pomocníci ve skupině občas (samice); **helpr2** – více pomocníků ve skupině (obě pohlaví); **polyan** – polyandrie; **territ** – teritoriální chování; **diet0** – potravně nespécializovaní (oportunisté); **diet1** – specialisté na malou kořist; **diet2** – specialisté na velkou kořist; **prey0** – lov malé kořisti vzhledem k velikosti těla; **prey1** – lov středně velké kořisti vzhledem k velikosti těla; **prey2** – lov velké kořisti vzhledem k velikosti těla; **patcar** – samčí péče stejná nebo větší než mateřská ve smyslu přinášení potravy; **cohunt** – kooperativní lov.

Analýza behaviorálních znaků seskupila rod *Nyctereutes*, *Otocyon* a *Urocyon* (obr. 26). Tyto tři druhy spojují znaky jako časté vzájemné čištění srsti, nízká frekvence vrtění ocasem při projevech submise a nízká intenzita submisivního úšklebku (tzv. submissive grin – tlama mírně otevřena s ústními koutky staženými horizontálně vzad), kterým se podřízený jedinec snaží zastavit agresivní chování dominantního zvířete. Z prvků dominantních projevů lze jmenovat např. velkou míru hrbení hřbetu při hrozbě, pozici ocasu ve tvaru převráceného U (příloha obr. 27,28) u dominantních jedinců, směr útoku do obličejové oblasti protivníka nebo nepřítomnost „zápasení čelistmi“, při kterém dominantní jedinec uchopuje čelistmi čenich podřízeného jedince a tlačí jej k zemi. Pro tuto skupinu je také velmi charakteristická neochota sdílet potravu a objekty na hraní s ostatními členy rodiny. Nejbližší od seskupení těchto tří druhů se nalézá liška obecná.



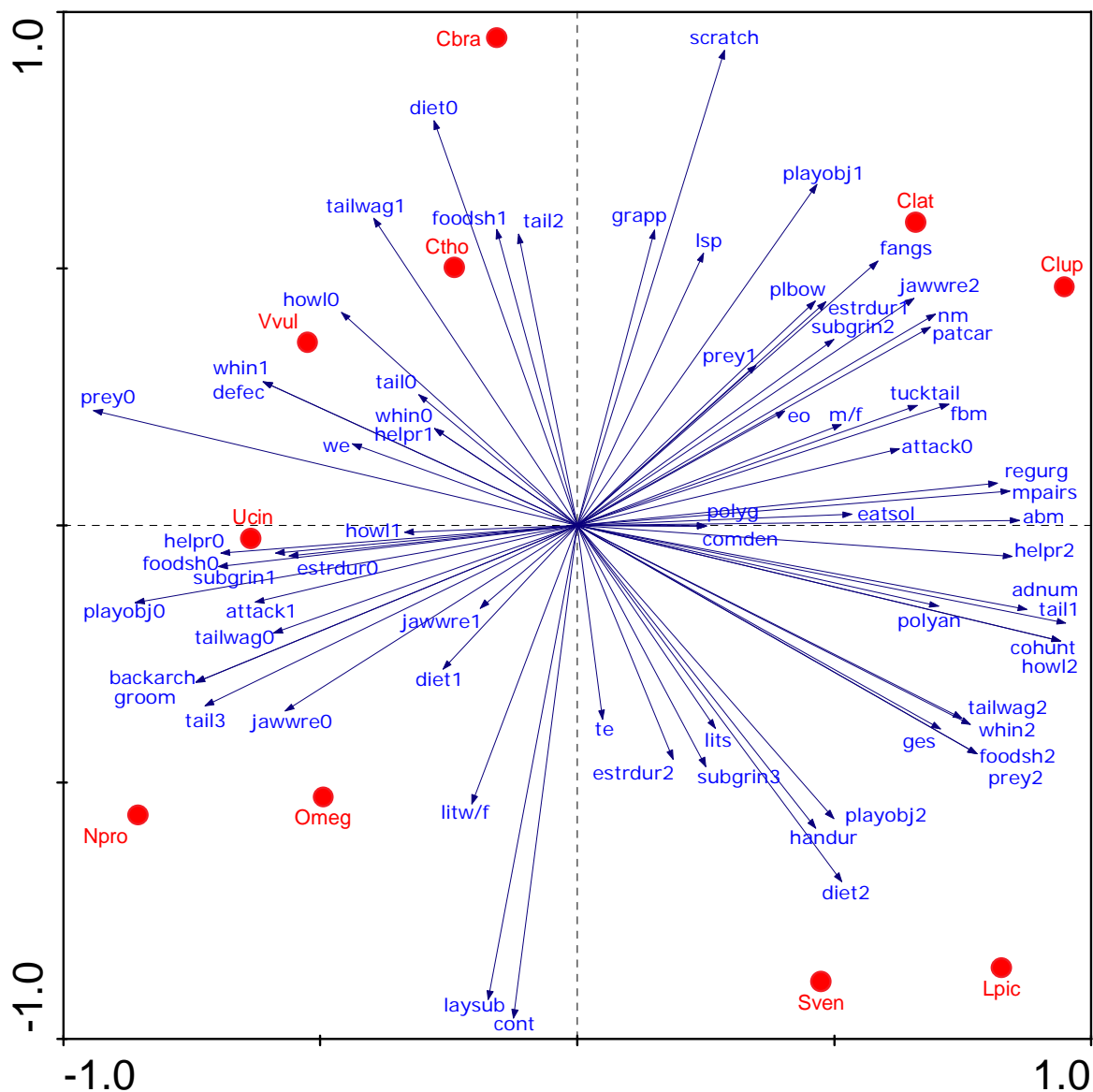
Obr. 26 Analýza základních komponent na základě behaviorálních znaků (1.osa vysvětluje 34,8% variability, 2.osa 20,3%).

Zkratky druhů: **Ucin** (*Urocyon cinereoargenteus*) – liška šedá; **Omeg** (*Otocyon megalotis*) – pes ušatý; **Npro** (*Nyctereutes procyonoides*) – psík mývalovitý; **Vvul** (*Vulpes vulpes*) – liška obecná; **Cbra** (*Chrysocyon brachyurus*) – pes hřivnatý; **Sven** (*Speothos venaticus*) – pes pralesní; **Ctho** (*Cerdocyon thous*) – maikong; **Lpic** (*Lycaon pictus*) – pes hyenovitý; **Clat** (*Canis latrans*) – kojot; **Clup** (*Canis lupus*) – vlk. Zkratky znaků: **tail0** – pozice ocasu u dominantních zvířat nespécifická; **tail1** – ocas zpřímá v horizontální rovině se hřbetem; **tail2** – ocas ve tvaru písmene J; **tail3** – ocas ve tvaru převráceného písmene U; **backarch** – vysoká míra hrbení hřbetu při hrozbě; **fangs** – odhalování řezáků a špičáků při hrozbě; **attack0** – útok čelistmi během agonistických interakcí směřován na zátylek; **attack1** – útok čelistmi během agonistických interakcí směřován na tváře, čenich a spodní čelist; **jawwre0** – „zápasení čelistmi“ se nevyskytuje nebo jen velmi zřídka; **jawwre1** – „zápasení čelistmi“ se vyskytuje občas; **jawwre2** – „zápasení čelistmi“ se vyskytuje běžně; **grapp** – ritualizovaný souboj ve vztyčené pozici na zadních nohách, při němž se oba jedinci přetlačují předními tlapkami; **tailwag0** – nízká frekvence vrtění ocasem; **tailwag1** – středně vysoká frekvence vrtění ocasem; **tailwag2** – vysoká frekvence vrtění ocasem; **whin0** – kňučení málo intenzivní; **whin1** – kňučení středně intenzivní; **whin2** – kňučení velmi intenzivní; **tucktail** – stahování ocasu mezi nohy; **laysub** – lehání si břichem k zemi jako projev submise; **subgrin0** – obličejový výraz používaný k zastavení agresivního chování u protivníka málo výrazný; **subgrin1** –

obličejový výraz používaný k zastavení agresivního chování u protivníka středně výrazný; **subgrin2** – obličejový výraz používaný k zastavení agresivního chování u protivníka velmi výrazný; **plbow** – výzva ke hře (přední část těla snižená s konvexním prohnutím páteře); **playobj0** – agresivní obrana předmětu na hraní; **playobj1** – předstíraná obrana předmětu na hraní (partner vybízen ke hře); **playobj2** – sdílení předmětu na hraní bez kompetice; **groom0** – vzájemné čištění srsti se objevuje zřídka a jen v rámci páru; **groom1** – vzájemné čištění srsti velmi dobře vyvinuto; **cont** – odpočívání v tělesném kontaktu; **howl0** – vytí se nevyskytuje nebo jen jako kontaktní hlas na velkou vzdálenost; **howl1** – vytí se vyskytuje, ale ne ve fyzické blízkosti; **howl2** – vytí se vyskytuje, jednohlasné vytí více jedinců; **regurg** – vyvrhování potravy mláďatům; **foodsh0** – agresivní obrana veškeré potravy; **foodsh1** – částečné sdílení potravy; **foodsh2** – sdílení veškeré potravy; **scratch** – škrábání substrátu před nebo po močení; **handur** – značkování močí ve stojí na předních nohou; **defec** – odkládání trusu na specifických místech (společné záchody).

Při kombinaci všech znaků z předchozích analýz (znaky ontogenetické, socioekologické a behaviorální), vychází *Nyctereutes* a *Otocyon* rovněž v těsné blízkosti (obr. 29). Nejblíže jim se opět nachází liška šedá a potom liška obecná. Druhy nacházející se nalevo od svislé (druhé) osy charakterizuje především lov relativně malé kořisti (neloví ve smečkách), částečné nebo žádné sdílení potravy, nevyvrhování potravy mláďatům a nízké intenzity behaviorálních projevů odstupňovaných na škále 0-2, kdy nejvyšší číslo znamená největší intenzitu projevu. V žádné z uvedených PCA se *Nyctereutes* ani *Otocyon* nepřiblížili holarktické skupině velkých psovitých zastoupených vlkem (*Canis lupus*), kojotem (*Canis latrans*) a psem hyenovitým (*Lycaon pictus*).

V analýze PCA s využitím morfologických znaků (příloha obr. 30) vychází *N. procyonoides* v blízkosti jihoamerického *C. thous*. Nejblíže *O. megalotis* se potom nachází *V. vulpes*.



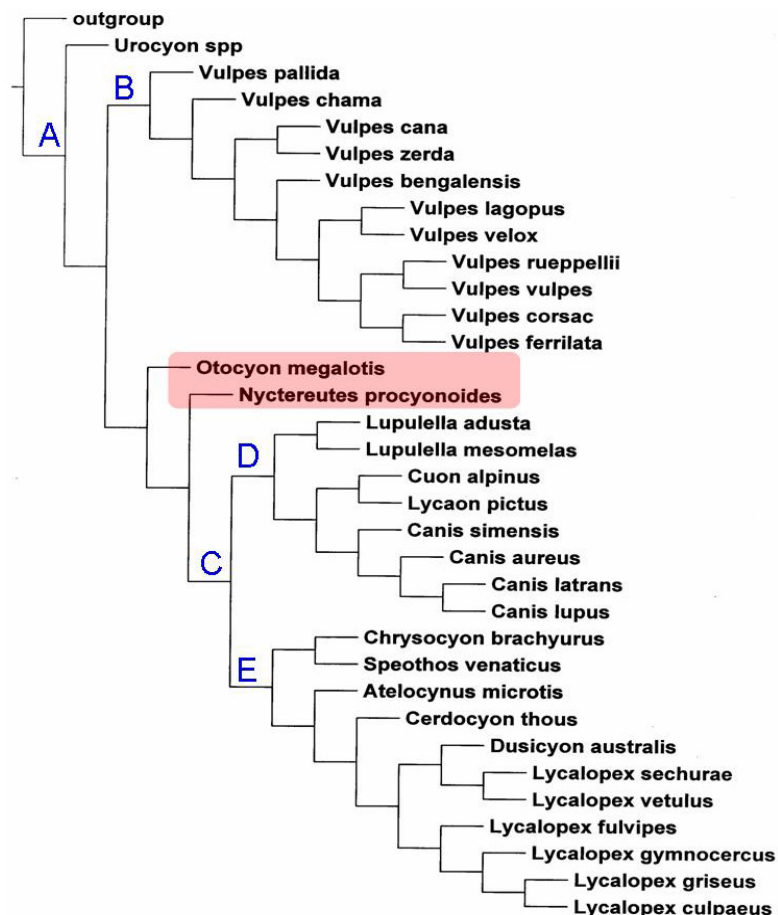
Obr. 29 Analýza základních komponent na základě kombinace ontogenetických, socioekologických a behaviorálních znaků (1.osa vysvětluje 33,3% variability, 2. osa 16%). Zkratky druhů: **Ucin** (*Urocyon cinereoargenteus*) – liška šedá; **Omeg** (*Otocyon megalotis*) – pes ušatý; **Npro** (*Nyctereutes procyonoides*) – psík mývalovitý; **Vvul** (*Vulpes vulpes*) – liška obecná; **Cbra** (*Chrysocyon brachyurus*) – pes hřivnatý; **Sven** (*Speothos venaticus*) – pes pralesní; **Ctho** (*Cerdocyon thous*) – maikong, **Lpic** (*Lycaon pictus*) – pes hyenovitý; **Clat** (*Canis latrans*) – kojot; **Clup** (*Canis lupus*) – vlk. Zkratky znaků: **fbm** – hmotnost samice (kg); **m/f** – pohlavní dimorfismus ve velikosti těla; **estrdur0** – říje krátká (dny); **estrdur1** – říje středně dlouhá (dny); **estrdur2** – říje dlouhá (dny); **ges** – délka březosti (dny); **lts** – velikost vrhu; **nm** – hmotnost novorozence (g); **eo** – otevření očí (dny); **te** – prořezávání zubů (dny); **es** – pozření první pevné potravy (dny); **we** – odstavení mláďat (dny); **abm** – dosažení hmotnosti dospělých (dny); **ls** – délka života (dny); **polyg** – polygynie; **comden** – více samic společně vychovává mláďata v jednom doupěti; **adnum** – počet dospělých ve skupině během období rozmnožování; **mpairs** – více rozmnožujících se párů ve skupině; **multlit** – více vrhů ve skupině v době rozmnožování; **helpr0** – ve skupině nejsou pomocníci; **helpr1** – pomocníci ve skupině občas (samice); **helpr2** – více pomocníků ve skupině (obě pohlaví); **polyan** –

polyandrie; **territ** – teritoriální chování; **diet0** – potravně nesespecializovaní (oportunisté); **diet1** – specialisté na malou kořist; **diet2** – specialisté na velkou kořist; **prey0** – lov malé kořisti vzhledem k velikosti těla; **prey1** – lov středně velké kořisti vzhledem k velikosti těla; **prey2** – lov velké kořisti vzhledem k velikosti těla; **patcar** – samčí péče stejná nebo větší než mateřská ve smyslu přinášení potravy; **cohunt** – kooperativní lov; **tail0** – pozice ocasu u dominantních zvířat nesespecifická; **tail1** – ocas zpříma v horizontální rovině se hřbetem; **tail2** – ocas ve tvaru písmene J; **tail3** – ocas ve tvaru převráceného písmene U; **backarch** – vysoká míra hrbení hřbetu při hrozbě; **fangs** – odhalování řezáků a špičáků při hrozbě; **attack0** – útok čelistmi během agonistických interakcí směřován na zátylek; **attack1** – útok čelistmi během agonistických interakcí směřován na tváře, čenich a spodní čelist; **jawwre0** – „zápasení čelistmi“ se nevyskytuje nebo jen velmi zřídka; **jawwre1** – „zápasení čelistmi“ se vyskytuje občas; **jawwre2** – „zápasení čelistmi“ se vyskytuje běžně; **grapp** – ritualizovaný souboj ve vztyčené pozici na zadních nohách, při němž se oba jedinci přetlačují předními tlapkami; **tailwag0** – nízká frekvence vrtění ocasem; **tailwag1** – středně vysoká frekvence vrtění ocasem; **tailwag2** – vysoká frekvence vrtění ocasem; **whin0** – kňučení málo intenzivní; **whin1** – kňučení středně intenzivní; **whin2** – kňučení velmi intenzivní; **tucktail** – stahování ocasu mezi nohy; **laysub** – lehání si břichem k zemi jako projev submise; **subgrin0** – obličejový výraz používaný k zastavení agresivního chování u protivníka málo výrazný; **subgrin1** – obličejový výraz používaný k zastavení agresivního chování u protivníka středně výrazný; **subgrin2** – obličejový výraz používaný k zastavení agresivního chování u protivníka velmi výrazný; **plbow** – výzva ke hře (přední část těla snižená s konvexním prohnutím páteře); **playobj0** – agresivní obrana předmětu na hraní; **playobj1** – předstíraná obrana předmětu na hraní (partner vybízen ke hře); **playobj2** – sdílení předmětu na hraní bez kompetice; **groom0** – vzájemné čištění srsti se objevuje zřídka a jen v rámci páru; **groom1** – vzájemné čištění srsti velmi dobře vyvinuto; **cont** – odpočívání v tělesném kontaktu; **howl0** – vytí se nevyskytuje nebo jen jako kontaktní hlas na velkou vzdálenost; **howl1** – vytí se vyskytuje, ale ne ve fyzické blízkosti; **howl2** – vytí se vyskytuje, jednohlasné vytí více jedinců; **regurg** – vyvrhování potravy mláďatům; **foodsh0** – agresivní obrana veškeré potravy; **foodsh1** – částečné sdílení potravy; **foodsh2** – sdílení veškeré potravy; **scratch** – škrábání substrátu před nebo po močení; **handur** – značkování močí ve stojí na předních nohou; **defec** – odkládání trusu na specifických místech (společné záchody).

4.2. Parsimonní optimalizace

4.2.1. Fylogenetická analýza

Fylogeneze psovitých šelem je založena na kombinaci 186 morfologických, vývojově-biologických, ekologických, etologických a cytogenetických znaků (Zrzavý & Řičánková 2004) s nukleotidovými sekvencemi pěti genů, tří mitochondriálních – cytochrom b (cytb), podjednotky I a II cytochrom c oxidázy (COI a COII) (Wayne et al. 1997) a dvou jaderných – selenocystein tRNA (TRSP) a RNÁza P RNA (RPPH1) (Bardleben et al. 2005). Celková velikost kombinované matice je tedy 899 kladisticky informativních znaků pro 33 druhů psovitých šelem. Z parsimonní analýzy kombinované matice (program NONA) vycházejí dva stejně krátké stromy (délka 220440, konzistenční index 0,38, retenční index 0,63), jejichž striktní konsensus je uveden na obr. 31.



Obr. 31 Fylogeneze psovitých šelem zrekonstruována na základě kombinované matice. **A** – předek všech psovitých šelem, **B** – předek lišek rodu *Vulpes*, **C** – předek skupiny tzv. „velkých psů“, **D** – předek podskupiny holarktických „velkých psů“ a **E** – předek podskupiny jihoamerických „velkých psů“. Červeným rámečkem zvýrazněny oba studované druhy.

4.2.2. Výsledky mapování

Seznam znaků využitých k mapování na kladogram je uveden v příloze v tab. 3.

Při srovnání rodů *Urocyon*, *Nyctereutes* a *Otocyon* s předkem všech psovitých šelem (A) je patrné, že tomuto předkovi se nejvíce podobá rod *Urocyon*, který se s ním shoduje ve všech uvažovaných znacích (tab. 3). *Nyctereutes* a *Otocyon* se potom od hypotetického předka každý odlišují v 8 znacích (tab. 3). Oproti A mají oba druhy např. větší hmotnost vrhu, samci tráví s mláďaty více času než samice a také se dožívají relativně déle. *Nyctereutes* se odlišuje větším počtem mláďat ve vrhu nebo nepřítomností nerozmnožujících se dospělců ve skupině. *Otocyon* pak ve srovnání s A útočí raději na zátylek než do oblasti obličeje při agonistických interakcích a neobhazuje teritorium.

4.2.2.1. Srovnání *N. procyonoides* a *O. megalotis* - shodné znaky

Z parsimonní optimalizace 28 informativních socioekologických a behaviorálních znaků vyplynulo, že *Nyctereutes* a *Otocyon* se shodují ve 20 znacích (tab. 3), z nichž 12 je společných s předkem všech psovitých šelem (obr. 31, předek A). Dále vyšlo, že znaky spojující oba druhy s předkem lišek rodu *Vulpes* (obr. 31, předek B) jsou výhradně plesiomorfie. Ze všech analyzovaných znaků je potom pouze 1 znak synapomorfii druhů *N. procyonoides* a *O. megalotis* a tím je větší množství času, které samci tráví se svými mláďaty ve srovnání se samicemi.

Mezi shodné znaky studovaných druhů patří např. tělesná hmotnost, délka březosti, stáří mláďat, ve kterém dosahují hmotnosti dospělých nebo i relativní dlouhověkost. Také hmotnost při narození a celková hmotnost vrhu mají u těchto druhů obdobné hodnoty. Další podobnosti lze najít v míře otcovské péče, která ve smyslu přinášení potravy mláďatům není větší než péče mateřská, avšak ve všech ostatních směrech mateřskou péčí značně převyšuje. Potravu shání oba druhy v párech, *Otocyon* i ve větších skupinách, přičemž jednotliví jedinci spolu nekooperují. Vyvrhování potravy mláďatům, charakteristické pro některé zástupce „velkých psů“ (obr. 31, předek D) se neobjevuje u žádného z druhů.

Ve všech behaviorálních znacích využitých v mapování, se *Nyctereutes* a *Otocyon* shodují, jen při směru útoku čelistmi během agonistických interakcí se u psíka mývalovitého vyskytují oba dva stavy. Jedněmi z nejnápadnějších znaků vyskytujících se u obou druhů je velmi časté vzájemné čištění srsti a odpočívání jedinců v těsné tělesné blízkosti.

Z dominantních projevů jsou potom pro oba druhy charakteristické držení ocasu ve tvaru tzv. převráceného písmene U, vysoká míra hrbení hřbetu a ježení srsti při hrozbě a široké otvírání čelistí (tzv. gape), u kterého nedochází k odhalení řezáků a špičáků (jako např. u *Canis latrans*). Pro psíka mývalovitého i psa ušatého je dále typická monopolizace potravy a neochota jejího sdílení s dalšími členy rodiny. Zápasení čelistmi (tzv. jaw wrestling) a velmi zřetelné odvracení hlavy za účelem vyhnutí se očnímu kontaktu s dominantním jedincem, jak je známo např. u vlků (*Canis lupus*), se neobjevuje ani u jednoho z druhů. Zajímavým znakem je nepřítomnost tzv. play bow, jež je jedním z projevů signalizujících hravý záměr. U *N. procyonoides* a *O. megalotis* se objevuje obdobné gesto, kterému však chybí charakteristické konvexní prohnutí páteře.

Z výše jmenovaných znaků spojuje převážná většina z nich psíka mývalovitého a psa ušatého s předkem všech psovitých šelem. K těmto znakům patří např. již zmiňovaná hmotnost těla, hmotnost novorozeného mláděte nebo vysoký podíl samců v péči o mláďata. Také téměř všechny znaky z oblasti chování popsané u *N. procyonoides* a *O. megalotis* lze najít v behaviorálním repertoáru bazálních lišek šedých (*Urocyon spp.*). Patří sem mimo jiné agresivní obrana a neochota sdílení kořisti, velká míra vyhrbení hřbetu při hrozbě nebo způsob držení ocasu u dominantních jedinců (převrácené U). Kontaktní chování (odpočívání v tělesné blízkosti, vzájemné čištění srsti) je u bazálních druhů taktéž velmi dobře patrné.

Při srovnání druhů *N. procyonoides* a *O. megalotis* se skupinou „velkých psů“ (obr. 31, předeck C) lze nelézt jen málo společných znaků (6 z 28). Mezi tyto znaky patří např. větší hmotnost vrhu nebo prodloužená délka březosti a délka života. Z agonistických prvků chování se oba druhy podobají „velkým psům“ ve směřování útoku čelistmi do oblasti zátylku (lišky směřují útok zejména na tváře a spodní čelist). Jeden znak mají *Nyctereutes* a *Otocyon* společný se dvěma zástupci jihoamerické větve „velkých psovitých“ (*S. venaticus* a *C. thous*), a to nepřítomnost tzv. herní úklony, při které dochází ke snížení přední části těla a prohnutí páteře.

4.2.2.2. Srovnání druhů *N. procyonoides* a *O. megalotis* – odlišné znaky

Odlišnosti ve znacích u obou druhů spočívaly v 8 z celkových 28 znaků (tab. 3).

Nyctereutes např. rodí mnohem více mláďat než *Otocyon* (jeden z největších vrhů v rámci psovitých vůbec), což se podobá situacím u několika zástupců „holarktických psů“, např. vlkem (*C. lupus*) nebo psem hyenovitým (*L. pictus*). Období, po které jsou potom

mláďata kojena, je u *O. megalotis* prodlouženo a shoduje se přibližně s délkou odstavu u lišek šedých (*Urocyon spp.*) a jihoamerických psovitých (obr. 31, předek E). Sexuální zralosti dosahují rychleji mláďata psa ušatého než mláďata psíka mývalovitého.

Z oblasti sociobiologie jsou rozdílnými znaky např. přítomnost více samic ve skupině (většinou dvě) v případě *O. megalotis*, které během rozmnožování všechny rodí mláďata a vychovávají je společně v jednom doupěti. Tento způsob rozmnožování spojuje psa ušatého především se skupinou lišek rodu *Vulpes* (obr. 31, předek B), i když se tento znak objevuje i ve skupině „holarktických psů“. *Nyctereutes* se svým monogamním způsobem života podobá spíše předkovi větve „velkých psů“ (obr. 31, předek C), který byl pravděpodobně také monogamní. Dále se *O. megalotis* od *N. procyonoides* a také většiny ostatních psovitých šelem liší neteritoriálním chováním způsobeným dostupností potravy, jíž se v převážné většině živí. *N. procyonoides* je pak oproti *O. megalotis* v rámci čeledi výjimečný svou schopností šplhat na stromy (Kauhala and Saeki 2004), která je dobře známa ještě u lišek šedých (*Urocyon spp.*).

5. Diskuze

Na základě behaviorálních znaků tvoří *N. procyonoides* a *O. megalotis* společnou skupinu. Ve všech behaviorálních a většině socioekologických znaků využitých v parsimonním mapování se *Nyctereutes* a *Otocyon* shodují. V analýze základních komponent, při které byly využity znaky behaviorální, ontogenetické a socioekologické, stojí oba druhy blízko sebe a tvoří tak pravděpodobně společnou skupinu. Oba druhy pak sdílejí většinu znaků s bazálními liškami šedými (rod *Urocyon*) a liškami rodu *Vulpes*. Se skupinou tzv. velkých psů sdílí *N. procyonoides* a *O. megalotis* jen málo znaků a také v žádné z PCA analýz se neobjevují poblíž zástupců této skupiny. Podle behaviorálních znaků tedy zaujímají *N. procyonoides* a *O. megalotis* ve fylogenezi psovitých šelem bazální postavení.

Bazální postavení psíka mývalovitého podporují také molekulární práce Wayne a kol. (1987 a,b) a Lindblad-Toh a kol. (2005), kde *N. procyonoides* vychází jako sesterský taxon lišek rodu *Vulpes*, stejně jako studie Wayne a O'Brian (1987) a Wayne a kol. (1997), kteří navrhují psíka mývalovitého jako samostatnou bazální linii. Blízký vztah *O. megalotis* k bazálně stojícímu druhu *U. cinereoargenteus* je navrhován ve většině prací zabývajících se fylogenetickým postavením psa ušatého; např. v morfologických studiích Tedford a kol. (1995), Wang a Tedford (2008) a Zrzavý a Řičánková (2004) vychází *O. megalotis* jako blíže příbuzný *U. cinereoargenteus*. Také molekulární studie Wayne a kol. (1987a) dochází ke stejnému závěru.

Téměř všechny zkoumané behaviorální znaky *N. procyonoides* a *O. megalotis* mají ancestrální charakter. Z hlediska agonistických prvků chování je pro bazální druhy psovitých typické např. široké otevření čelistí (tzv. gape) při hrozbě bez odhalování špičáků nebo vysoce vyklenutý hřbet s výrazným zježením srsti. U odvozenějších druhů psovitých (rod *Canis*) se na místo „gape” objevuje výrazné vrašnění čenichu s odhalením tesáků a jen mírně otevřenou tlamou. Submisivní prvky chování potom nejsou u *N. procyonoides* a *O. megalotis* tak intenzivní jako u jiných, zejména sociálně žijících šelem. Z těchto projevů lze jmenovat např. odvracení pohledu od dominantního jedince, tzv. submissive grin jako obličejový výraz, který zastavuje agresivní chování dominantního jedince nebo přistupování k ostatním jedincům jen v mírně submisivním postoji. Intenzivní projevy těchto a dalších typů chování potom nacházíme především u smečkově žijících druhů, kde struktura celé skupiny stojí především na neustálém prokazování podřízenosti dominantnímu páru (Estes 1991). Soudržnost celé smečky je dále udržována častým a intenzivním zdravením jejích jednotlivých členů, jak po

ranním probuzení, před vydáním se na lov nebo po opětovném shledání po skončení lovu (Lawick-Lawick Godall 1970).

U psíka mývalovitého se objevuje jednak málo intenzivní submisivní chování a jednak není projevováno příliš často, což může být způsobeno také spíše celkově agresivním charakterem psíka mývalovitého (Newman a kol. 2005). Podle Newman a kol. (2005) se velmi agresivně chovají především středně velké druhy šelem, které žijí sympaticky s jinými většími šelmami a tedy potenciálními predátory. Kontrastní obličejová maska, která je u *N. procyonoides* velmi výrazná, se často u těchto menších šelem vyskytuje a slouží jako aposematické barvení varující predátora před velkou agresivitou jejího majitele.

Ačkoli je *O. megalotis* sociálně žijící psovitou šelmou, intenzivní projevy submise jako najdeme např. u smečkově žijících vlků (*C. lupus*) (Macdonald and Sillero-Zubiri 2004) nebo psů hyenovitých (*L. pictus*) (Estes 1991) se v jeho případě neobjevují. Vrtění ocasem se např. u dospělých *O. megalotis* objevuje velmi zřídka a jen v nízké intenzitě (Nel a Bester 1983) a při zdravení jednotlivých členů skupiny nedochází k olizování tlamy a čenichu. Soudržnost ve skupině je potom udržována spíše častým vzájemným čištěním srsti a hraním mezi všemi členy skupiny, na které mají psi ušatí dostatek času, díky tomu, že se živí hojnou a snadno dostupnou potravou (Nel 2008 pers. comm.). U *O. megalotis* se zřejmě neobjevuje tak výrazné submisivní chování podřízených jedinců také proto, že jednotliví jedinci spolu při lovu nekooperují a důsledná hierarchie všech členů smečky není tolik zapotřebí. I když je tedy pes ušatý vysoce sociální, při lovu kořisti skupina nespolupracuje a zřejmě proto se u něho nevyvinuli stejné prvky chování jako u kooperativně lovicích druhů. Se sociálním životem a především kooperativním lovem souvisí i ochota jednotlivých členů skupiny sdílet ulovenou potravu. *N. procyonoides* ani *O. megalotis*, kteří se živí relativně drobnou potravou svůj úlovek nesdílí a před ostatními jedinci jej agresivně brání. Psi ušatí pak nesoupeří o svou nejhlavnější složku potravy, kterou tvoří termiti. Termiti se vyskytují ve velkém množství nahloučení na relativně malém prostoru, a tak usurpování si takového potravního zdroje nemá žádný význam.

Jediným behaviorálním znakem, ve kterém jsou *N. procyonoides* i *O. megalotis* odvození je nepřítomnost herní úklony (tzv. play bow), kterou sdílí ještě se zástupci skupiny jihoamerických psovitých. Play bow je pozice se sníženou přední částí těla, hrudníkem téměř se dotýkajícím země a zdviženou zadní částí a slouží jako signál výzvy ke hře (Bekoff 1977). V případě *N. procyonoides* a *O. megalotis* slouží jako „play bow” pravděpodobně pozice s vyklenutým hřbetem a ocasem a hlavou drženou nízko u země, neboť přítomnost signálu, že

následující interakce mají pouze hravý záměr, je velice důležitá z důvodu vyhnutí se soubojům a případným zraněním.

Synapomorfii *N. procyonoides* a *O. megalotis* je výrazný podíl samců v péči o mláďata, kdy zejména v prvním měsíci po jejich narození přebírají samci veškerou péči kromě kojení (Kauhala a kol. 1998). Protože se oba druhy živí relativně malou potravou, samci samicím nepřinášejí a samice se musí i během prvních dnů po porodu vydávat za potravou samy. Díky tomu, že pak samci zůstávají s mláďaty v doupěti, mohou si samice dovolit setrvat déle mimo doupě a věnovat se shánění potravy. Pro samice je dostatek potravy nesmírně důležitý kvůli tvorbě mléka, neboť během prvního měsíce života je to jediná potrava, kterou mláďata dostávají (Podle Kauhala a kol. (1998).

Na základě morfologických znaků vychází *N. procyonoides* v těsné blízkosti jihoamerického druhu *Cerdocyon thous*. Vymřelé druhy rodu *Nyctereutes*, které dosahovaly až velikosti dnešního *C. latrans* (Wang a Tedford 2008), se podle vnější morfologie přední části mozku podobali *C. thous* ještě více než dnes žijící *Nyctereutes procyonoides* (Lyras a Van Der Geer 2003). *N. procyonoides* a *C. thous* by podle Wang a Tedford (2008) mohli mít společného předka který žil v Severní Americe. Hlavní linie jihoamerických psovitých se totiž vyvinuly na Severoamerickém kontinentě již dávno před tím než došlo k propojení Panamskou šíjí a *N. procyonoides* a *C. thous* by tak teoreticky mohli mít společného předka (Wang a Tedford 2008). Blízký vztah druhů *N. procyonoides* a *C. thous* však nevychází v této studii a ani žádná molekulární práce toto uskupení nepodporuje. Na tomto základě budou morfologické podobnosti (zejména v dentálních znacích) pravděpodobně pouze důsledkem konvergentního vývoje způsobeného obdobnou potravní ekologií obou druhů.

Otocyon megalotis se potom podle osteologických znaků zdá být velmi blízký lišce šedé (*Urocyon cinereoargenteus*) (Wang a Tedford 2008), což potvrzuje i tato studie s využitím behaviorálních znaků. Přestože jsou si oba druhy ve svém chování velmi podobní a pravděpodobně tvoří společnou skupinu, přímo sesterskými taxony zřejmě nebudou, neboť kosterní pozůstatky psíka mývalovitého pocházejí z mnohem staršího období než pozůstatky *Otocyona* (Wang a Tedford 2008).

6. Závěr

Z pozorování v zoologických zahradách bylo u psíka mývalovitého (*N. procyonoides*) doplněno 25 a psa ušatého (*O. megalotis*) 12 behaviorálních znaků. Při srovnávacích analýzách s ostatními druhy psovitých šelem byly využity zejména znaky behaviorální, dále pak znaky ontogenetické a socioekologické.

Ve všech analyzovaných behaviorálních znacích a převážné většině znaků socioekologických se oba druhy shodují a tvoří tak pravděpodobně společnou skupinu. Převážná většina těchto znaků je potom sdílena s bazální skupinou lišek šedých (*Urocyon* spp.) a skupinou lišek rodu *Vulpes*. Jen v několika málo znacích se *N. procyonoides* a *O. megalotis* shoduje se skupinou velkých psů, přičemž pouze dva z nich jsou behaviorálního charakteru. Z výsledků tedy vyplývá, že podle behaviorálních znaků tvoří *N. procyonoides* a *O. megalotis* společnou skupinu stojící na bázi fylogeneze psovitých šelem.

Blízký vztah *N. procyonoides* ke skupině jihoamerických psovitých (především druhu *C. thous*) zjištěný na základě morfologických znaků se v případě behaviorálních a socioekologických znaků nepotvrdil. Morfologické podobnosti budou zřejmě důsledkem konvergentního vývoje druhů využívajících podobné ekologické niky na dvou různých kontinentech.

Seznam literatury

- Bardeleben C, Moore RL and Wayne RK (2005). A molecular phylogeny of the Canidae based on six nuclear loci. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **37**, 815-831.
- Bekoff M (1974). Social play in coyotes, wolves, and dogs. *BioScience* **24**(4), 225-230.
- Bekoff M (1977). Social communication in Canids: evidence for the Evolution of a stereotyped mammalian display. *Science* **197**, 1097-1099.
- Berta A (1987). Origin, diversification, and zoogeography of the South American Canidae. *Fieldiana Zoology* **39**, 455-471.
- Biben M (1982a). Object play and social treatment of prey in bush dogs and crab-eating foxes. *Behaviour* **79**, 201-2011.
- Biben M (1982b). Ontogeny of social behavior related to feeding in the crab-eating fox (*Cerdocyon thous*) and the bush dog (*Speothos venaticus*). *Journal of Zoology*, **196**, 207-216.
- Biben M (1993). Comparative ontogeny of social behaviour in three South American canids, the maned dog, crab-eating fox and bush dog: implications for sociality. *Animal Behaviour* **31**, 814-826.
- Bininda-Emonds ORP, Gittleman JL and Purvis A (1999). Building large trees by combining phylogenetic information: a complete phylogeny of the extant Carnivora (Mammalia). *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **74**, 143-175.
- Clutton-Brock J, Corbet GB and Hills M (1976). A review of the family Canidae, with a classification by numerical methods. *Bulletin of the British Museum of Natural History* **29**, 117-199.
- Estes RD (1991). *The behavior guide to African mammals, including hoofed mammals, carnivores, primates*, University of California Press, Berkeley and Los Angeles, CA, USA.
- Fox MW (1969a). The anatomy of aggression and its ritualization in Canidae: a developmental and comparative study. *Behaviour* **35**, 242-258.
- Fox MW (1969b). Ontogeny of prey-killing behavior in Canidae. *Behaviour* **35**, 260-272.
- Fox MW (1970). A comparative study of the development of facial expressions in Canids: Wolf, Coyote and Foxes. *Behaviour* **36**, 49-73.
- Hayssen V, van Tienhoven A and van Tienhoven A (1993). *Asdell's patterns of mammalian reproduction: a Compendium of species-specific data*. Cornell University Press, Ithaca, NY and London, UK.

- Kauhala K, Kaunisto M and Helle E (1993). Diet of the raccoon dog, *Nyctereutes procyonoides*, in Finland, *Zeitschrift für Säugetierkunde*, **58**, 129-136.
- Kauhala K (1994). The Raccoon Dog: a successful canid. *Canid News*, **vol 2**, 37-41, IUCN/SSC Canid Specialist Group, Oxford, UK.
- Kauhala K, Helle E and Pietilä H (1998). Time allocation of male and female raccoon dogs to pup rearing at the den. *Acta Theriologica*, **43**, 301-310.
- Kauhala K and Saeki M (2004). Raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*). In C Sillero-Zubiri, M Hoffman and DW Macdonald (eds), *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs, Status survey and conservation action plan*. IUCN/SSC Canid Specialist Group, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Kauhala K and Saeki M (2004). Raccoon dogs, Finnish and Japanese raccoon dogs – on the road to speciation? In DW Macdonald and C Sillero-Zubiri (eds), *Biology and conservation of wild Canids*, pp. 217-226. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Kleiman DG (1967). Some aspects of social behaviour in the Canidae. *American Zoologist*, **7**, 365-372.
- Koler-Matznick J, Brisbin IL Jr., Feinstein M and Bulmer S (2003). An updated description of the New Guinea singing dog (*Canis hallstromi*, Throughton 1957). *Journal of Zoology*, **261**, 109-118.
- Lawick H and Lawick-Goodall J (1970). Nevinné Bestie. Mladá Fronta.
- Lindblad-Toh K, Wade CM, Mikkelsen TS, Karlsson EK, Jaffe DB, Kamal M, Clamp M, Chang JL, Kulbokas EJ, Zody MC, Mauceli E, Xie X, Breen M, Wayne RK, Ostrander EA, Ponting CP, Galibert F, Smith DR, deJong PJ, Kirkness E, Alvarez P, Biagi T, Brockman T, Butler J, Chin C-W, Cook A, Cuff J, Daly MJ, DeCaprio D, Gnerre S, Grabherr M, Kellis M, Kleber M, Bardleben C, Goodstadt L, Heger A, Hitte C, Kim L, Koepfli K-P, Parker HG, Pollinger JP, Searle SMJ, Sutter NB, Thomas R, Webber C and Lander ES. Genome sequence, comparative analysis, and haplotype structure of the domestic dog. *Nature*, **438**, 803-819.
- Lyras GA, Van der Geer AAE (2003). External brain anatomy in relation to the phylogeny of Canidae (Carnivora: Canidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **138**, 505-522.
- Maas B and Macdonald DW (2004). Bat-eared foxes, Bat-eared foxes insectivory and luck: lessons from an extreme canid. In DW Macdonald and C Sillero-Zubiri (eds), *Biology and conservation of wild Canids*, pp. 227-242. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Macdonald DW (1996). Social behaviour of captive bush dogs (*Speothos venaticus*). *Journal of Zoology*, **239**, 525-543.

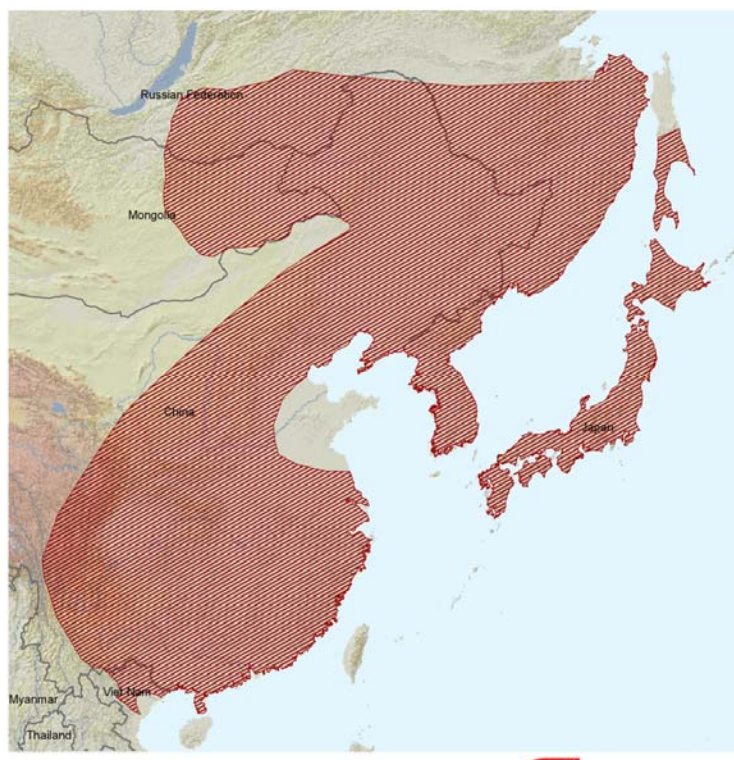
- Macdonald DW and Courtenay O (1996). Enduring social relationships in a population of Crab-eating zorros, *Cerdocyon thous*, in Amazonian Brazil (Carnivora, Canidae). *Journal of Zoology*, **239**, 329-355.
- Macdonald DW and Sillero-Zubiri C (eds) (2004). *Biology and conservation of wild canids*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Malcolm JR (1986). Socio-ecology of Bat-eared foxes (*Otocyon megalotis*). *Journal of Zoology London*, **208**, 457-467.
- Moehlman PD (1989). Intraspecific variation in canid social systems. In JL Gittleman (ed), *Carnivore behavior, ecology, and evolution*, pp. 164-182. Cornell University Press, Ithaca, NY, USA.
- Moehlman PD and Hoffer H (1997). Cooperative breeding, reproductive suppression, and body mass in canids. In NG Solomon and JA French (eds), *Cooperative breeding in mammals*, pp. 76-128. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Nel JAJ and Bester MH (1983). Communication in the southern Bat-eared fox *Otocyon megalotis* (Desmarest, 1822). *Zeitschrift für Säugetierkunde*, **48**, 277-290.
- Nel JAJ, Mills MGL and van Aarde RJ (1984). Fluctuating group size in Bat-eared foxes (*Otocyon m. megalotis*) in the south-western Kalahari. *Journal of Zoology London*, **203**, 294-298.
- Nel and Maas (2004). Bat-eared fox (*Otocyon megalotis*). In C Sillero-Zubiri, M Hoffman and DW Macdonald (eds), *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs, Status survey and conservation action plan*. IUCN/SSC Canid Specialist Group, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Newman C, Buesching CD and Wolff JO (2005). The function of facial masks in „midguild” carnivores. *Oikos*, **108**, 623-633.
- Nowak RM (1999). *Walker’s mammals of the world, 6th Edition*. John Hopkins University Press, Baltimore, MD, USA.
- Nowak RM (2005). *Walker’s carnivores of the world*. John Hopkins University Press, Baltimore, MD, USA.
- Ortolani A (1999). Spots, stripes, tail tips and dark eyes: Predicting the function of carnivore colour patterns using the comparative methods. *Biological Journal of the Linnean Society*, **67**, 433-476.
- Radinski L (1973). Evolution of the canid brain. *Brain Behavior and Evolution*, **7**, 169-202.
- Tedford RH, Taylor BE and Wang X (1995). Phylogeny of the Caninae (Carnivora: Canidae): The Living taxa. *American Museum Novitates* **3146**, 1-37.

- Wang X and Tedford RH (2008). *Dogs: Their fossil relatives and evolutionary history*.
Columbia University Press, NY, USA.
- Ward OG and Wurster-Hill DH (1990). *Nyctereutes procyonoides*. *Mammalian species*, **358**,
1-5.
- Wayne RK, Nash WG, and O'Brian SJ (1987a). Chromosomal evolution of the Canidae I.
Species with high diploid numbers. *Cytogenetics and Cell Genetics*, **44**, 123-133.
- Wayne RK, Nash WG, and O'Brian SJ (1987b). Chromosomal evolution of the Canidae II.
Species with high diploid numbers. *Cytogenetics and Cell Genetics*, **44**, 134-141.
- Wayne RK and O'Brian SJ (1987). Allozyme divergence within the Canidae. *Systematic
Zoology*, **36**, 339- 355.
- Wayne RK, Geffen E, Girman DJ, Koepfli KP, Lau LM and Marshall CR (1997). Molecular
systematics of the Canidae. *Systematic Biology*, **46**, 622-653.
- Wright HWY (2006). Paternal den attendance is the best predictor of offspring survival in the
socially monogamous bat-eared fox. *Animal behaviour* **71**, 503-510.
- Zrzavý J and Řičánková V (2004). Phylogeny of recent Canidae (Mammalia, Carnivora):
relative reliability and utility of morphological and molecular datasets. *Zoologica Scripta*,
33, 311-333.

Příloha



Obr. 1 Dospělá samice psíka mývalovitého (zoo Ostrava 2006), přivezena do zoo z volné přírody.

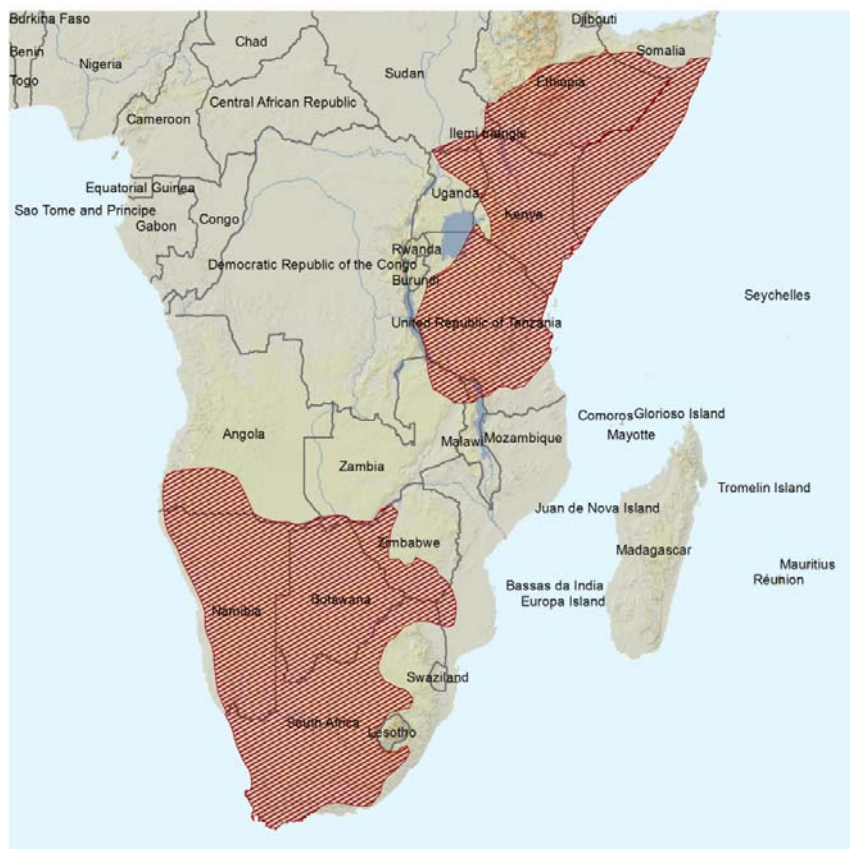


© IUCN/SSC Canid Specialist Group (*Canids: foxes, wolves, jackals and dogs, Status survey and conservation action plan*)

Obr. 2 Oblast původního rozšíření *Nyctreutes procyonoides*.



Obr. 3 Mládě psa ušatého (samice) (zoo Praha 2007)



© IUCN/SSC Canid Specialist Group (*Canids: foxes, wolves, jackals and dogs, Status survey and conservation action plan*)

Obr. 4 Oblast rozšíření *Otocyon megalotis*; jižní populace *O. m. megalotis*, východní populace *O. m. virgatus*.



Obr. 5 Obliba podmáčeného prostředí byla u *N. procyonoides* patrná i ve výběhu v zoo. Odrostlé mládě po dešti prohledává čenichem dno kaluže.



Obr. 6 Při hrozbě a projevech dominance nedochází u *N. procyonoides* k odhalování řezáků a špičáků. Dochází pouze k širokému otevírání čelistí a mírnému vraštění čenichu. Na obrázku střet odrostlého mláděte (vlevo) se svým otcem (vpravo).



Obr. 7 U psa ušatého také nedochází k odhalování předních zubů při hrozbě. Na obrázku samec se svým mládětem při hře.



Obr. 8 Mládě psa ušatého při obraně své kořisti před dalším mládětem. Vyhrbení hřbetu, ježení srsti a ocas ve tvaru převráceného písmene U jsou velmi patrné.



Obr. 9 Mládě psíka mývalovitého s naježeným hřbetem hrozí ošetřovateli uklízejícímu výběh. Srst na svrchní části těla je u *N. procyonoides* relativně dlouhá a zjevení tak bývá velmi zřetelné.



Obr. 10 Psíci mývalovití útočí při agonistických interakcích zejména do oblasti krku. Tím se odlišují od zástupců skupiny lišek (*Vulpes*), kteří útočí zejména do obličejové oblasti. Na obrázku hrající si mládřata.



Obr. 11 Hrající si štěňata *O. megalotis*. Také u tohoto druhu je útok čelistmi směřován zejména do oblasti zátylku a hrdla.



Obr. 12 Hrající si štěňata *N. procyonoides*. Dominantní jedinec překračuje podřízeného v tzv. standing overu a hrozí otevřenými čelistmi. Podřízený jedinec se snaží z pozice na zádech vyprostít a brání se také otevřením čelistí.



Obr. 13 Dominantní samice čistí podřízenou samici (mládě z loňského vrhu), která vůči ní zaujímá submisivní pozici v leže na břichu tzv. belly crawl.



Obr. 14 Soupeřící mláďata psíka mývalovitého. Mládě v submisivní pozici na zádech se snaží odvrátit další útok protivníka submisivním úšklebkem, při kterém je tlama mírně otevřená a ústní koutky stažené horizontálně vzad.



Obr. 15 Odpočívání v blízkém tělesném kontaktu je typické jak pro *O. megalotis*, tak pro *N. procyonoides*. Na obrázku mláděta psíka mývalovitého odpočívající na hřbetě svého otce.



Obr. 16 Odrostlá mláděta psíka mývalovitého věnují se vzájemnému čištění srsti. Velmi často bývá jeden jedinec opečováván několika jedinci najednou než se role vymění.



Obr. 17 Časté vzájemné čištění srsti je velmi nápadné i u *O. megalotis*. Na obrázku mládě čistící obličej svého otce.



Obr. 18 Samice psa ušatého nechávající se čistit od svého mláděte.



Obr. 19 Psíci mývalovití velmi agresivně brání veškerou svoji potravu. Na obrázku mládřata ve stáří 4 týdnů tahající se o čtvrtku kuřete.



Obr. 20 Přetahování o kořist u samce psíka mývalovitého a jeho odrostlého mláděte. Soupeření o potravu



Obr 21. Výzva ke hře u psa ušatého nemá podobu klasické pozice, která je známa např. u vlka (*C. lupus*). Pro *O. megalotis* je typické spíše obloukovité vyklenutí hřbetu než konvexní prohnutí. Na obrázku samice hrající si se svým mládětem.



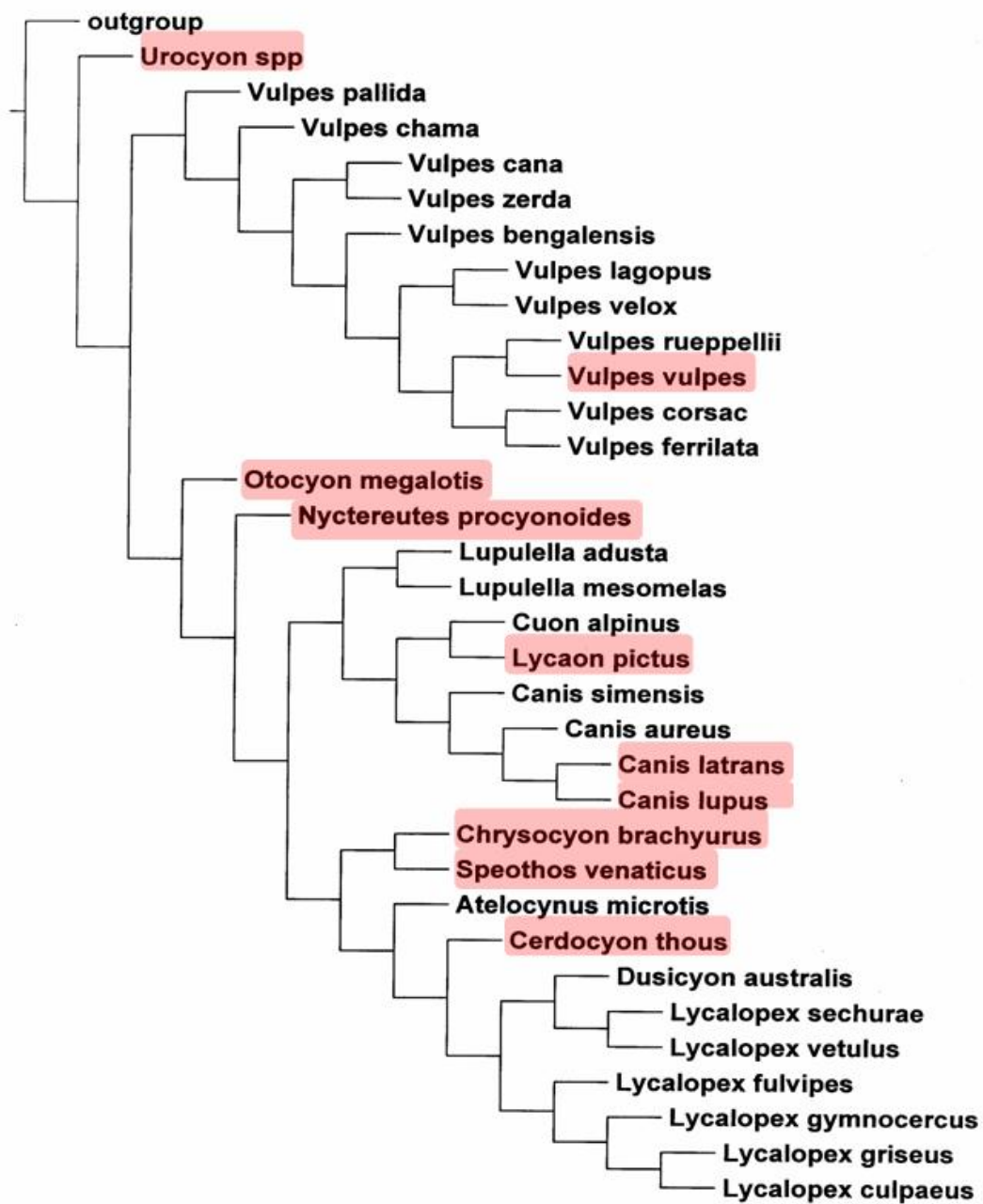
Obr. 22 Také u *N. procyonoides* se mezi prvky, které mají druhého jedince vyzvat ke hraní neobjevuje typická „play bow” s přitisknutým hrudníkem k zemi a vytrčenou zadní částí těla. Na obrázku hrající si sourozenci.



Obr. 27 Pozice ocasu ve tvaru tzv. převráceného písmene U je velmi dobře patrná jak u *O. megalotis*, tak u *N. procyonoides*. Na obrázku samec psa ušatého hrající si se svými mláďaty.



Obr. 28 Štěně psa ušatého hrající si s uschlou větvičkou s ocasem typicky vztyčeným do pozice převráceného U.



Obr. 23 Fylogeneze čeledi psovitých se zvýrazněnými druhy, které byly využity v analýzách základních komponent.

Tab. 2 Seznam znaků využitých v analýzách základních komponent

1) Sociobiologie a ekologie

druh	comden	polyg	mpairs	polyan	multit	prey0	prey1	prey2	adnum	diet0	diet1	diet2	helpr0	helpr1	helpr2	patcar	cohunt
Ucin	1	1	0	0	1	1	0	0	2	1	0	0	1	0	0	0	0
Omeg	1	1	0	0	1	1	0	0	2.72	0	1	0	1	0	0	0	0
Vvul	1	1	0	0	1	1	0	0	3.1	1	0	0	0	1	0	1	0
Ctho	0	0	0	0	0	1	0	0	2.75	1	0	0	0	0	1	1	0
Cbra	0	0	0	0	0	1	0	0	2	1	0	0	1	0	0	1	0
Sven	0	0	0	0	0	0	0	1	4.5	0	0	1	0	0	1	1	1
Lpic	1	1	1	1	1	0	0	1	8.2	0	0	1	0	0	1	1	1
Clat	1	1	1	0	1	0	1	0	4.4	1	0	0	0	0	1	1	1
Clup	1	1	1	1	1	0	0	1	9	1	0	0	0	0	1	1	1
Npro	0	0	0	0	0	1	0	0	2	1	0	0	1	0	0	0	0

2) Ontogeneze

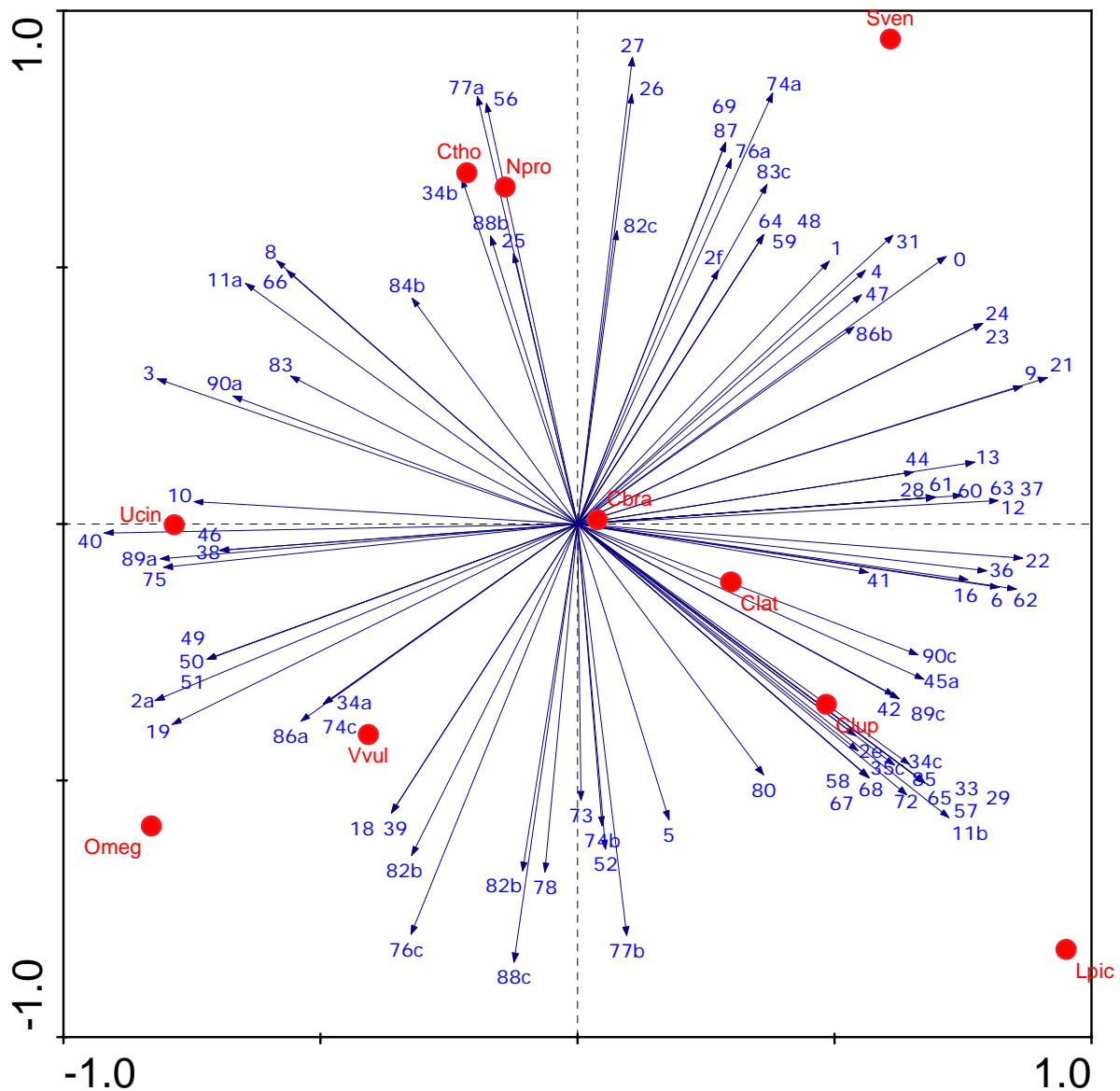
druh	fbm	m/f	ges	nm	lits	litw	litw / fbm	we	abm	lsp	estrdr0	estrdr1	estrdr2	eo	te	eatsol
Ucin	3300	1.21	53	85.1	4.3	365.93	0.111	84	210	149	0.33	0.33	0.34	11	13.89	26.96
Omeg	4110	0.981	60	127.1	2.56	699.05	0.17	105	150	168	0.33	0.33	0.34	5	13	26.96
Vvul	5110	1.213	53	104	5.3	551.2	0.108	56	175	144	1	0	0	12.5	21	20
Ctho	5700	1	56	140	4.5	630	0.111	90	150	121	0.33	0.33	0.34	14	7	26.7
Cbra	21900	1.095	64.3	413	2.9	1197.7	0.055	105	210	180	1	0	0	9.75	11	32
Sven	7383	1.14	67	161.3	3.8	806.5	0.109	56	203	120	1	0	0	12	12	35
Lpic	23540	1.167	72.4	303.7	10.9	3310.3	0.141	56	360	132	0	0	1	13	21	26.96
Clat	10870	1.162	63	276	5.7	1794	0.165	35	270	216	0	1	0	13.5	10	28
Clup	31850	1.276	63	425	6	2550	0.08	35	360	192	0	1	0	11	15	28
Npro	6100	1.016	61	124.1	9	1116.9	0.183	35	150	156	1	0	0	10	15	19

3) Chování

druh	cont	regurg	fangs	handur	scratch	laysub	tucktail	groom	howl0	howl1	howl2	defec	tail0	tail1	tail2	tail3	tailwag0	tailwag1	tailwag2	foodsh0
Ucin	0.5	0.5	0	0	0.5	0.5	0.5	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0.33	0.33	0.34	1
Omeg	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1
Vvul	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1
Ctho	0	0	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	1	0	0	1	0.25	0.25	0.25	0.25	0.33	0.33	0.34	0
Cbra	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0
Sven	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
Lpic	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
Clat	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1
Clup	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
Npro	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1

3) Chování

druh	foodsh1	foodsh2	playobj0	playobj1	playobj2	jawwre0	jawwre1	jawwre2	plbow	attack0	attack1	subgrin1	subgrin2	subgrin3	whin0	whin1	whin2	grapp	backarch
Ucin	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1
Omeg	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1
Vvul	0	0	1	0	0	1	0	0	0.5	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0
Ctho	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0.5	0	0	1	0	0	1	0	1	0.5
Cbra	1	0	0.33	0.33	0.34	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0
Sven	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0
Lpic	0	1	0	0	1	0.33	0.33	0.34	1	0.5	0	1	0	0	0	1	0	1	0
Clat	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0
Clup	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0
Npro	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1



Obr. 30 Analýza základních komponent na základě morfologických znaků; 1. osa vysvětluje 27% variability a 2. osa 19%.

Zkratky druhů: **Ucin** (*Urocyon cinereoargenteus*) – liška šedá; **Omeg** (*Otocyon megalotis*) – pes ušatý; **Npro** (*Nyctereutes procyonoides*) – psík mývalovitý; **Vvul** (*Vulpes vulpes*) – liška obecná; **Cbra** (*Chrysocyon brachyurus*) – pes hřivnatý; **Sven** (*Speothos venaticus*) – pes pralesní; **Ctho** (*Cerdocyon thous*) – maikong, **Lpic** (*Lycaon pictus*) – pes hyenovitý; **Clat** (*Canis latrans*) – kojot; **Clup** (*Canis lupus*) – vlk. Znaky (v angličtině): 0 – Intrabullar septum; 1 - Anteroventral septum of IS; 2 - Posteroventral septum of IS; 3 – Coronal and ansate sulci cerebral pattern; 4 – Proreal gyrus of cerebrum; 5 – Temporal ridges size; 6 – Temporal ridges proximity to fusion; 7 – Interparietal crest; 8 – Parietal bones rugosity; 9 – Postorbital processes convexity; 10 – Mandible size of subangular lobe; 11 – Condylobasal length; 12 – Palate greatest width as percent of length of palate; 13 – Rostrum width as percent of length of palate; 14 – Rostrum width as percent of width of palate; 15 – Premaxillae anterior palatine length as percent of width of rostrum; 16 – Zygomatic width as percent of condylobasal length; 17 – Bullae maximum length as percent of condylobasal length; 18 – Horizontal ramus; 19 – Paroccipital process width; 20 – Nasal length; 21 – Paroccipital process posterior expansion; 22 – Frontal sinus; 23 – Mastoid process; 24 –

Zygoma orbital part; 25 – Scars of medial masseteric muscle; 26 - Coronoid process; 27 – Angular process; 28 – Palate; 29 – Angular process superior fossa; 30 – Palatine length; 31 – Strongly arched zygoma with inverted jugals; 32 – Mandibular condyle above level of alveolar border of cheekteeth; 33 – Supraoccipital shield; 34 – Average height of olfactory bulb (mm); 35 – Average width of olfactory bulb (mm); 36 – Hunter-Schreger bands of enamel ultrastructure; 37 – P3 posterior cusp; 38 – M1 (carnassial) two cusp on heel; 39 – M3; 40 – DP3 protocone developed as a cusp; 41 – DP4 posterior border concave so that metacone appears as a separate lobe; 42 – C1 height as percent of conbylobasal length; 43 – C1 alveolar length as percent of height; 44 – P4 (carnassial) length as percent of condylobasal length; 45 – M2 greatest width as percent of condylobasal length; 46 – M1 hypocone; 47 – m1 entoconid; 48 – m2 metaconid; 49 – I1-3 medial cusplets; 50 – Crown height of premolars; 51 – p2 position; 52 – p4 anterior cusplet; 53 – Canine shape; 54 – m2 protostylid; 55 – m1 protostylid; 56 – M1-2 shape; 57 – p4 second posterior cusplet; 58 – P4 protocone; 59 – m1 metaconid and entoconid; 60 – m2 metaconid and entoconid; 61 – M1-2 hypocones; 62 – M1-2 paracones; 63 – MI-2 buccal cingulum; 64 – M2; 65 – I3; 66 – P3 and p2-3 posterior cusplets; 67 – m1-2 with mesoconid; 68 – m2 with strong paracristid; 69 – Canines small relative to cheekteeth; 70 – Carnassials small relative to cheekteeth; 71 – Scapula shape of teres major muscle scar on posterior angle; 72 – Scapula extent of scar of serratus magnus muscle on medial side; 73 – Baculum anterior end bifurcate; 74 – Ears length as percent of length of head and body; 75 – Tail length as percent of length of head and body; 76 - Hind feet length as percent of length of head and body; 77 – Fore legs length as percent of length of body spine (cervical to lumbar vertebrae); 78 – Hind legs length as percent of length of body spine (cervical to lumbar vertebrae); 79 – Neck length of cervical vertebrae as percent of combined length of thoracic and lumbar vertebrae; 80 – Pelvis width as percent of length; 81 – Femur length as percent of length of tibia; 82 – Femur minimum width of shaft as percent of length; 83 – Third metatarsal length as percent of length of femur; 84 – Baculum length as percent of condylobasal length; 85 – Relative length of fore to hindlimbs; 86 – Forelimb (humerus-radius); 87 – External auditory meatus very short and of a small diameter; 88 – Caecum shape; 89 – Number of mammae; 90 – Ratio of neocortex volume to the of rest of brain (total brain volume minus neocortex volume).

Tab. 3 Seznam znaků využitých k mapování na kladogram s vypsanými stavy u druhů *Nyctereutes procyonoides* – Npro, *Otocyon megalotis* – Omeg a hypotetického předka psovitých šelem A.

Npro	Omeg	A	Znak
0	0	0	Hmotnost samice (0) < 5kg (1) 6-9kg (2) 10-12kg (3) 13-16kg (4) > 20kg (Moehlman & Hofer 1997)
1	1	?	Délka březosti (0) 50-58dní (1) 60-65dní (2) > 67dní (Hayssen <i>et al.</i> 1993; Moehlman & Hofer 1997)
2	1	1	Velikost vrhu (0) < 4 (1) 4-6 (2) > 6 (Hayssen <i>et al.</i> 1993; Moehlman & Hofer 1997)
0	0	0	Hmotnost novorozence (0) 25-150g (1) 160-350g (2) > 350g (Hayssen <i>et al.</i> 1993; Moehlman & Hofer 1997)
2	2	1	Hmotnost vrhu (0) < 200g (1) 200-700g (2) 600-2000 (3) > 2000g (Hayssen <i>et al.</i> 1993; Moehlman & Hofer 1997)
0	1	?	Odstav mlád'at ve věku (0) 49-63 dní (1) 90-120 dní (Moehlman & Hofer 1997)
0	0	0	Dosažení hmotnosti dospělých ve věku (0) 90-190 dní (1) > 200 dní (Moehlman & Hofer 1997)
1	0	1	Sexuální dospělost ve věku (0) 240-270 dní (1) 285-330 dní (2) 360-365 dní (Hayssen <i>et al.</i> 1993; Moehlman & Hofer 1997)
2	2	1	Délka života (0) 40-80 měsíců (1) 100-155 měsíců (2) > 165 měsíců (Hayssen <i>et al.</i> 1993; Moehlman & Hofer 1997)
1	0	1	Teritoriální chování (0) ne (1) ano (Moehlman & Hofer 1997)
1	1	0	Shánění potravy v párech nebo ve skupinách bez spolupráce (0) ne (1) ano (Estes 1991, Macdonald and Courtenay 1996)
0	1	?	Více vrhů ve skupině v době rozmnožování (0) ne (1) ano (Moehlman & Hofer 1997)
0	1	1	Více samic společně vychovává a kojí mlád'ata v jednom doupěti (0) ne (1) ano (Moehlman & Hofer 1997)
0	1	1	Nerozmnožující se dospělí ve skupině (0) ne (1) ano (Moehlman & Hofer 1997)
1	1	0	Samec tráví s mlád'aty více času než samice (0) ne (1) ano (Kauhala <i>et al.</i> 1998)

Npro	Omeg	A	Znak
0	0	?	Otcovská péče je stejná nebo větší než mateřská péče (samec přináší potravu) (0) ne (1) ano (Kauhala <i>et al.</i> 1998)
0	1	?	Schopnost lézt po stromech (0) ne (1) ano (Macdonald and Sillero-Zubiri 2004)
2	2	2	Široké otvírání čelistí jako výraz hrozby (0) ne (1) slaběji vyvinuto (2) dobře vyvinuto (Fox 1970)
1	1	1	Vyhrbení hřbetu připomínající kočku jako projev obranné hrozby (0) ne (1) ano (Fox 1969a)
3	3	3	Držení ocasu u dominantního jedince (0) nespecificky (1) rovně a horizontálně (2) ve tvaru písmene J (3) ve tvaru převráceného písmene U (Clutton-Brock <i>et al.</i> 1976)
0,1	0	1	Během agonistických interakcí je útok čelistmi směřován na (0) zátylek (1) tváře, čenich nebo spodní čelist (Fox 1969a)
0	0	0	„Zápas čelistmi“ (jaw wrestling) jako součást ritualizovaného souboje (0) ne nebo zřídka (1) běžně (Fox 1969b, 1970)
1	1	2	Odvracení hlavy podřízeného jedince za účelem vyhnutí se kontaktu očí s dominantním jedincem (0) ne (1) ano (Fox 1969a, 1970)
1	1	1	Odpočívání v tělesném kontaktu (0) ne (1) ano (Estes 1991; Macdonald 1996)
1	1	1	Vzájemné čištění srsti (0) zřídka a jen v rámci páru (1) dobře vyvinuté (Clutton-Brock <i>et al.</i> 1976)
0	0	0	Zacházení s potravou (0) agresivní obrana veškeré potravy (1) sdílení některé potravy (2) sdílení většiny nebo veškeré potravy (Biben 1982b)
0	0	0	Vyvrhování potravy mládřatům (0) ne (1) ano (Estes 1991)
0	0	1	Výzva ke hře (pozice se sníženou přední částí těla a zvednutou zadní, hřbet konvexně prohnutý) (0) ne nebo zřídka (1) běžně (Fox 1970)