

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra etologie a zájmových chovů



**Česká zemědělská
univerzita v Praze**

Sociobiologie ferálních psů

Bakalářská práce

Štěpánka Skolilová

Kynologie

Ing. Milena Santariová, Ph.D.

© 2020-2021 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Sociobiologie ferálních psů" 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 _____

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala Ing. Mileně Santariové, Ph.D. za odborné vedení práce a cenné rady, které mi poskytla.

Sociobiologie ferálních psů

Souhrn

Pes žije v přítomnosti člověka už velmi dlouhou dobu. V průběhu tisíciletí prošli psi řadou změn. Ať už to byly změny týkající se vzhledu, chování nebo způsobu života, v jejich životě hrál velkou roli člověk. Domestikací dostal člověk psa přesně tam, kam potřeboval. Pes začal poslouchat a plnit rozkazy. Dá se říci, že pes přišel o svobodomyšlné jednání, ale zároveň získal lidskou oporu. Domestikace byla prvním krokem k vybudování vztahu mezi člověkem a psem. Náplní textu ovšem není domestikace, ale sociobiologie ferálních psů, kteří prošli procesem feralizace.

Úvodem práce je vysvětleno, co termín feralizace vlastně znamená a čím je specifický ferální pes. Většina těchto psů je potomky psů domácích zdivočelých a jsou si podobní. Primárním rysem odlišení je míra závislosti na kontaktu s člověkem. Lidský kontakt a zásahy do života psů mají vliv na jejich počty a hustotu osídlení území. Velikosti skupiny psů a smečky vlků jsou odlišné. Psi žijí v průměru v počtu 4 psů oproti vlkům, kterých může být průměrně 7. Vlci mají pevně nastolenou hierarchii a jeden dominantní pár. V případě divokých psů se v podstatě jedná o soužití monogamních chovných párů a ostatních členů (mláďat nebo párových členů). Do péče o potomky se ve smečce zapojují helpři. Oproti tomu psi jsou jediní psovití, kteří postrádají otcovskou péči a nefunguje u nich role helpera. Teritoriální chování vypovídá o tom, že si území hlídají více psi, protože se objevily náznaky značení pomocí pachových značek. Výskyt divokých psů je smečován blíže k lidským obydlím. Vlci si drží od lidí odstup a nedělá jim problém držet se v blízkosti jiné smečky. Po všem srovnání to může vypadat, že neexistuje případ soužití vlků s divokými psy. Vypovídaly by o tom striktní rozdíly. Opak je pravdou a případ soužití je v této práci popsán. Závěrem je popsána ekologie divokých psů v Alabamě.

Klíčová slova: ferální psi, domestikace, vlk obecný, sociobiologie

Sociobiology of feral dogs

Summary

Dogs have been living with humans for a very long time. During the centuries, dogs have undergone many changes. The changes included dogs' appearance, behaviour or the way of living, which were mainly affected by humans. By domesticating dogs, humans created a useful companion. Dogs started working with people and obey their orders. In a way, dogs lost their free will, however, in exchange gained human companionship throughout their life. The act of domestication was the first step to creating a special bond between human and dog. However, the context of this paper is not domestication. The topic is about sociobiology of feral dogs that have undergone the process of feralization.

Firstly, the introduction explains the meaning of feralization and the specifics of feral dogs. Most of feral dogs are offsprings of domestic wild dogs and they are similar. The primary difference is the level of dependence and contact with humans. The human contact with dogs and interference into their life affects the numbers of dogs and the population density. In comparison with a pack of wolfs, dog packs are different. Generally, dogs live in packs of 4 compared to wolfs that live in packs of 7. Wolfs have a fixed hierarchy and one dominant couple. On the other hand, wild dogs live in coexistence of monogamous breeding couples and other members of the pack (pups or other couples). There are helpers who support the breeding couples in caring of the pups. In comparison, dogs are the only canines that lack paternal care and the role of helpers. Also, their territorial behaviour shows that dogs are more territorial than wolfs, using more territorial marking. Moreover, dogs tend to focus their presence closer to human housing, compared to wolfs that keep their distance. On the other hand, wolfs do not mind living closer to another pack of wolfs. Based on these comparisons and the differences, it appears that the coexistence of wolfs and wild dogs is not possible. However, this paper will provide a description and explanation of such coexistence. Finally, there is a description of ecology of wild dogs living in Alabama.

Keywords: feral dogs, domestication, wolf, sociobiology

Obsah

| | | |
|------------|---|-----------|
| 1 | Úvod..... | 8 |
| 2 | Cíle práce..... | 9 |
| 3 | Literární rešerše..... | 10 |
| 3.1 | Zdivočení (feralizace) | 10 |
| 3.1.1 | Důsledky definice feralizace jako de-domestikace..... | 10 |
| 3.1.2 | Ontogeneze a feralizace | 11 |
| 3.1.3 | Feralizace a speciace..... | 12 |
| 3.2 | Ferální pes | 12 |
| 3.3 | Canis lupus | 13 |
| 3.4 | Canis lupus dingo | 15 |
| 3.5 | Domestikace | 17 |
| 3.5.1 | Genetický dopad..... | 17 |
| 3.5.2 | Fenotypový dopad | 18 |
| 3.6 | Sociobiologie ferálních psů..... | 18 |
| 3.6.1 | Demografie a složení | 18 |
| 3.6.2 | Sociální jednotka psů a vlků..... | 19 |
| 3.6.3 | Velikost skupin divokých psů | 19 |
| 3.6.4 | Reprodukce a historie života | 21 |
| 3.6.4.1 | Reprodukce..... | 21 |
| 3.6.4.2 | Rodičovská péče | 22 |
| 3.6.4.3 | Velikost vrhu a přežití štěněte | 23 |
| 3.6.4.4 | Poměr pohlaví..... | 24 |
| 3.6.5 | Modely využití prostoru..... | 24 |
| 3.6.5.1 | Teritorialita | 24 |
| 3.6.5.2 | Potravinové zdroje a predace..... | 24 |
| 3.7 | Vlk žijící společně s divokými psy..... | 25 |
| 3.7.1 | Materiály a metody studie | 25 |
| 3.8 | Ekologie divokých psů v Alabamě..... | 28 |
| 3.8.1 | Materiály a metody studie | 28 |
| 3.8.1.1 | Oblasti studie | 28 |
| 3.8.1.2 | Hodnocení typu psa..... | 28 |
| 3.8.1.3 | Morfologie | 28 |
| 3.8.1.4 | Radiotelemetrický postup..... | 29 |

| | |
|--------------------------|-----------|
| 4 Závěr | 32 |
| 5 Literatura..... | 33 |

1 Úvod

Pes (*Canis familiaris*) je ojedinělý druh, který je vázán k člověku unikátním vztahem po velmi dlouhou dobu. Patří k nejstarším domestikovaným zvířatům po koze a ovci. Vývoj psa a jeho historie souvisí velmi úzce s historií vývoje člověka a lidské společnosti. Domestikace začala přibližně před 10 000 lety a důkazem slouží archeologické nálezy (Procházka 1994). Zdůrazněna je role člověka, který cíleně domestikuje volně žijící populaci a má kontrolu nad životem zvířete (Ervynck et al. 2001). Domestikované zvíře je zvyklé na kontakt s lidmi, dokonce je na nich v určitém smyslu závislé.

Pes patří do skupiny psovití (*Canidae*). Rozdíly mezi vybranými psovitými jsou patrné a v této práci jsou popsány. Zajímaví jsou především psi, kteří prošli procesem feralizace. Vzhledem k situaci, kdy je každý kontinent početně obydlen, roste potenciál feralizace více než kdykoli předtím (Kruuk & Snell 1982, Barnett & Rudd 1983). Podle Baker & Manwell (1981) prošli ferální psi procesem domestikace v opačném směru a nyní jsou de-domestikováni. Divoká zvířata budou stále domácími zvířaty, která žijí bez zásahu a pomoci lidí a chovají se k nim negativně (Daniels & Bekoff 1989). Jakmile je zvíře divoké, tak není pod kontrolou lidí a není o něm přehled (McNight 1976). Více se podobá vlkům (*Canis lupus*), kteří nemají s lidmi žádný kontakt. O kontakt ani nejeví zájem a nepohybují se v jejich blízkosti.

Při procesu feralizace se vychází ze vztahu člověka a zvířete. Základním kamenem je změna ve vztahu. Návrhem je, aby byl mechanismus feralizace ontogenický a jednalo se o vývoj jedinců od krotkého stavu do divokého stavu, nikoliv vývoj populací (Daniels & Bekoff 1989).

Snahou je prozkoumat sociobiologii ferálních psů. S dnešními technologiemi je sledování psů a jejich předků mnohem snazší. Hledají se podobnosti mezi nimi a také rozdíly. S nárůstem zájmu o pořízené si psa roste i počet divokých psů v přírodě, protože mnoho z nich přijde o své domovy. Naleznou si svou skupinu a procházejí změnou. Pohlédnutím do budoucnosti by se mohlo stát, že se divocí psi začnou sdružovat s vlky a utvoří zcela novou skupinu.

Není obvyklé, aby vlci žili spolu s divokými psy. Na hranice mezi Bulharskem a Severní Makedonií byly umístěny tři kamerové pasti. Zachytily skupinu 11 členů, mezi nimiž bylo 10 divokých psů a jeden šedý vlk bez známek agresivního chování nebo strachu psů. Doposud nebyl zaznamenán podobný případ a do budoucna by se problematika soužití měla více studovat. Vlk se mohl ve skupině narodit nebo jde o křížence psa a vlčice (Vilà & Wayne 1999).

Život psů ovlivňuje dokonce počasí. Sezónní změny lokalit se zdají být úzce spjaty s hledáním příjemných teplot. Psi v teplých měsících vyhledávají stinné a vlhké oblasti, protože je tam chladněji. Během chladných měsíců naopak suché a slunné oblasti. Aktivita je v průměru větší během noci než během dne (Scott & Causey 1973).

2 Cíle práce

Cílem práce bylo zpracování literárního přehledu, který se bude věnovat problematice sociálního chování zdivočelých volně žijících psů.

3 Literární rešerše

3.1 Zdivočení (feralizace)

Vzhledem k situaci, kdy je každý kontinent početně obydlen, roste potenciál feralizace více než kdykoli předtím. Divoce žijící původně domestikované druhy mohou mít vážné dopady na životní prostředí a endemické druhy (Kruuk & Snell 1982, Barnett & Rudd 1983). Je předložen návrh, aby byla feralizace brána jako ontogenetický (vývojový) proces, nikoli evoluční. Z tohoto hlediska by neměla být považována za opak domestikace. Oba procesy se vyskytují na různých úrovních (jednotlivec a populace) a v různých časových měřítcích (Caro & Bateson 1986).

Nejprve je důležité si definovat termín „zdivočelý“. McNight (1976) poznamenal, že zdivočelá zvířata nejsou pod kontrolou lidské péče, záměrně o ně není postaráno a není o nich přehled. V těchto případech vědci stanovili konec procesu zdivočení se zaměřením na to, jakým mechanismem proces probíhá. Druhá kategorie definic pracuje s evoluční perspektivou. Zvířata prošla procesem domestikace v opačném směru a nyní jsou „dedomestikováni“ (Baker & Manwell 1981). V důsledku tohoto tvrzení je domestikace široce pojímána jako synonymum feralizace. Tato myšlenka není nová. Darwin (1868) tvrdil, že nápad postupného návratu domácích zvířat do divoké formy byl prodiskutován dříve, než vyšla kniha *The Origin of species* v roce 1859.

3.1.1 Důsledky definice feralizace jako de-domestikace

První důsledek evolučního hlediska spočívá v tom, že feralizace nemůže nastat v časovém úseku kratším, než je jedna generace. Vzhledem k tomuto předpokladu, zbývá několik dosud nezodpovězených otázek. Existují vlastnosti, které se během procesu domestikace nemění. Je tomu tak i u feralizace nebo se některé znaky měnit nemusí? Je proces domestikace stejně dlouhý jako proces feralizace? Ve skutečnosti je evoluční proces zdivočení delší, jak uvádí Haldane (1949) „Průměrná rychlost fenotypových změn u uměle vybraných populací je výrazně rychlejší než relativně pomalá rychlost evolučních změn u populací volně žijících divokých zvířat“.

Mezi vědci vznikají neshody ohledně pojmenování a představy o tom, co představuje divoké zvíře. Brisbin (1974) použil termín divoký k označení zvířat žijících mimo domácnost, zatímco Price (1984) použil označení divoký pro zvířata v „přechodném stádiu“ a jakmile dosáhli „divokého fenotypu“, termín přestal být vhodný.

Druhý důsledek vyplývá z pojetí feralizace jako návratu k divoké formě života. Zvířata se budou fenotypově přibližovat svým předkům. Toto očekávání není tak striktní a jen málo vědců by naznačovalo, že je možné znovu získat fenotyp předků (Price 1984). Změny v genofondu domestikovaných zvířat v průběhu času vylučují identickou reverzi (Brisbin 1974).

Termín „reverze“ je chápán jako návrat zpět a není zcela bezdůvodný. Ferální zvíře se bude chovat podobně, jako jeho předkové. Všechno chování není možné zcela odbourat a

rozhodně ne, to vrozené. Není proto neobvyklé, že se objeví určitá podobnost mezi zdivočelým zvířetem a jeho nedomestikovanými předky. Prostředí má vliv na vlastnosti, které se liší nebo zůstávají stejné. Předpoklad, že feralizace vede k podobnostem s předky, je pravdivý pouze u některých vlastností (např. chování), ale nikoli u jiných (např. barva srsti, velikost těla, reprodukční návyky) (Daniels & Bekoff 1989).

Třetí důsledek pojednává o tom, že se například řada psů žijících na okraji města chová jako „divocí“ psi. Možnost přijetí psa do skupiny divokých psů je podmíněna faktem, že lidé psi mezi sebou kříží. Fyzický vzhled se změní jen málo, ale přetrvávají zjevné rozdíly v chování, jako je společenská nebo predace. Zastánci toho, že je feralizace stejná jako domestikace, by došli k závěru, že divoce se chovající populace ještě není divoká. Problematikou tohoto pohledu je, že stanovení konce procesu je subjektivní (Daniels & Bekoff 1989).

Existují diskuse o vlivu pleiotropie, kde má na chování zvířat vliv řada genů ovládajících fyzické vlastnosti zvířete. Zvířata mohou získat určitou fyzickou podobnost s rodiči, ale nebudou se chovat stejně. Scott & Fuller (1965) prozkoumávali pleiotropní účinky a hledali korelace mezi délkou srsti, barvou srsti a velikostí těla a chováním, ale bohužel neúspěšně.

Čtvrtým důsledkem je udržující kontakt populace s lidmi. Jde o to, že populace žijící v okolí lidí, projde procesem feralizace pomaleji, než kdyby byla od lidí izolována (Price 1984). Nemůžeme to stejné posuzovat v časovém rozpětí domestikace.

3.1.2 Ontogeneze a feralizace

Vychází se ze vztahu mezi člověkem a zvířetem. Základem je změna v tomto vztahu, která má vliv na chování a přeměnu využití habitů. Návrhem je, aby byl mechanismus feralizace ontogenický a jednalo se o vývoj jedinců od krotkého stavu do divokého stavu, nikoliv vývoj populací (Daniels & Bekoff 1989).

Vědci i laici vždy chápali termín „divoký“ tak, že se zvíře nechová jako domestikované. Proto je feralizace definována jako proces, při kterém se zvíře desocializuje od lidí. Vzhledem k tomu, že krotkost a socializace na člověka pozitivně korelují, může ztráta krotkosti sloužit jako přesný indikátor desocializace. K morfologickým změnám nemusí nutně dojít a nejsou předvídatelné. Feralizace je přirovnávána k učení v docela krátkém období. Ontogenetický přístup vyžaduje, aby se zvíře bylo schopno stát během života divoké. König (1979) uvedl příkladem kočku domácí, která se může stát divokou a chovat se jako nedomestikovaný příbuzný. Podpořil ho Gipson (1983), který uvedl jako vzor psy na Aljašce.

U zvířat narozených ve volné přírodě nebude feralizace signalizovat ztrátu socializace s člověkem, ale vývoj reakce na strach. Odpověď na strach brání pozitivní sociální interakci s lidmi. U psa se reakce na strach vyvíjí ve věku 7 až 14 týdnů a je důležitou charakteristikou pro divoké psy (Scott & Fuller 1965).

Je třeba uvést dvě fakta. Za prvé, divoký stav zvířete se může lišit v závislosti na prostředí. Všechna divoká zvířata se mohou například vyhýbat lidem, ale některá mohou

vyhledávat potravu. Za druhé, místo výskytu určí, zda je feralizace pravděpodobným výsledkem podmínek, za kterých se zvíře pokouší přežít (Daniels & Bekoff 1989).

Vzhledem k tomu, že zvířata různého věku podléhají různým selektivním tlakům a vykazují odlišné behaviorální reakce, lze očekávat podstoupení feralizace různými cestami. Tyto rozdíly budou vyjádřeny jako odchylky v čase potřebném ke změně chování a tomu, aby se zvíře stalo divoké (Daniels 1987).

3.1.3 Feralizace a speciace

Ontogenetický přístup je v souladu s tvrzením, že v daném čase a při značné míře reprodukční izolace dojde ke genetickým změnám v populaci divokých zvířat. To ovšem není požadavkem, protože zvířata jsou divoká bez ohledu na genetické složení populace. Barnett & Rudd (1983) uvádějí trend směřující k homogenitě fyzického vzhledu divokých psů na Galapágských ostrovech: byli velcí, měli krátké chlupy, byli obecně bílí s hnědými nebo černými skvrnami a měli neobvykle velké uši. Vědci navrhli že evoluční vývoj těchto vlastností může být reakcí na vysoké teploty a potřebu chlazení těla. Je zřejmé, že tito psi, kteří se časem měnili, se nepřibližují k fenotypu předků. Dingo, klasifikován jako *Canis familiaris dingo* (Corbett & Newsome 1975) a považovaný za divokého domácího psa, je často označován jako samostatný druh *Canis dingo* (Buehler 1973).

Názor, že feralizace a domestikace představují protichůdné evoluční procesy, byl přehodnocen. Ontogenetická perspektiva na základě chování zvířat spíše než genetických a morfologických změn v průběhu času rozumněji definuje proces, kterým se domácí zvířata stávají „divokými“. Divoká zvířata budou stále domácími zvířaty, která žijí bez zásahu a pomoci lidí a chovají se k nim negativně (Daniels & Bekoff 1989).

3.2 Ferální pes

Vzhledově je velmi obtížné a často nemožné odlišit psa domácího a psa divokého. Stejně jako pes domácí se projevuje v různých tvarech, barvách, velikostech a plemenech. McKnight (1964) poznamenal, že se často stávají divokými němečtí ovčáci, dobrmani a kolie. Většina ferálních psů je potomky domácích psů zdivočelých a vypadají dosti podobně. Primárním rysem jako odlišit psa domácího od divokého, je míra závislosti na lidském kontaktu. Pes divoký se rozmnožuje nezávisle na lidech a jejich pomoci či zásahu. Pravdou je, že někteří divocí psi využívají k potravě lidské odpadky (Green & Gipson 1994).

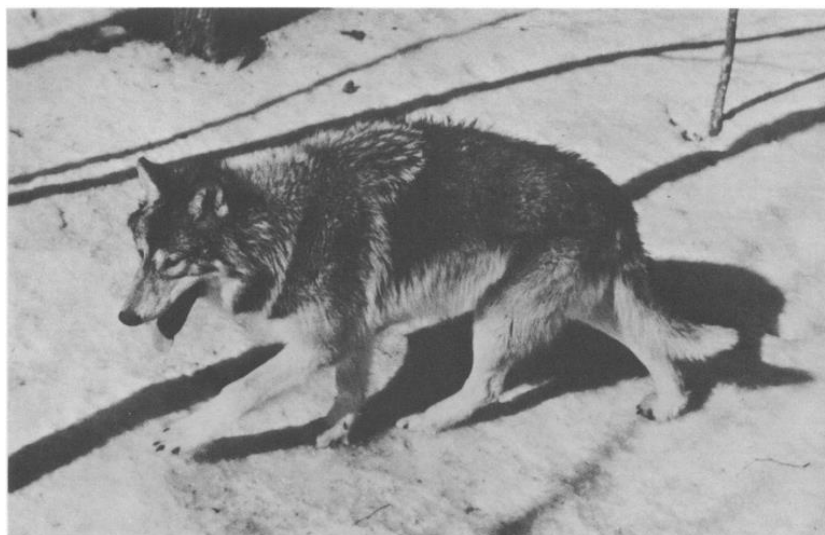
Pes divoký se od psa domácího výrazně liší v chování vůči lidem. Scott a Causey (1973) sledovali pozorování psů uvězněných v klecové pasti. Zkoumali reakci na příchod člověka. Domácí psi obvykle vrtěli ocasy nebo byla jejich reakce klidná. Naopak psi divocí reagovali agresivně, vrčeli, štěkali a pokoušeli se člověka pokousat. Nemůžeme se divit takovému projevu, vzhledem k tomu, že mnoho divokých psů bylo pronásledováno, zastřeleno nebo

vězněno lidmi. Gipson (1983) uvedl, že u psa nalezeného v Arkansasu byly nalezeny pod kůží olověné pelety. Popisuje to jako důkaz vztahu lidí k divokým psům.

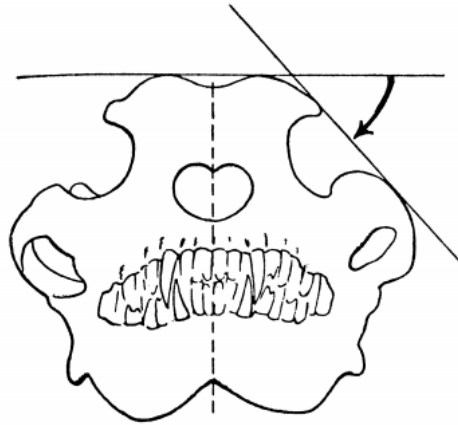
Ferální psi si obvykle dávají pozor, aby nepřišli s lidmi do kontaktu. Jejich aktivita stoupá za úsvitu, soumraku a v noci. Často cestují ve skupině podobně jako vlci. Vzhled stopy zanechané divokým psem se liší podle velikosti a hmotnosti zvířete. Psí stopy jsou kulatější a zanechávají výraznější stopy drápů, než je tomu u vlků nebo kojotů. Také jsou stopy většinou větší než liščí. Za předpokladu, že se skupina divokých psů skládá ze zvířat různé velikosti a tvaru, je očekávána různorodost stop na rozdíl od skupiny kojotů (Green & Gipson 1994).

3.3 *Canis lupus*

Podle Nowak (1979) ukazují fosilní záznamy na to, že vlk obecný přišel do Severní Ameriky poprvé před 500 000 lety z oblasti Euroasie. Pravděpodobně se do Ameriky dostal přes Beringův pevninský most. Vlk obecný je považován za největšího člena (obr. 1) Canidae kromě některých plemen psa domácího. Dospělé samice váží 18 až 55 kg a dospělí samci 20 až 80 kg (Nowak 1970). Větší jedince můžeme najít ve vyšších zeměpisných šířkách. Hmotnost střeozemních vlků se pohybuje většinou v rozmezí 25 až 35 kg. Délka těla s hlavou je ve většině případů 110 až 145 cm. Ocas dosahuje zhruba třetiny naměřené délky (Boitani 2000). Srst mají vlci dlouhou a různě zbarvenou od čistě bílé přes hnědou, černou, rezavou, šedou až stříbřitou. Obecně se vlci podobají Německému ovčákovi nebo Huskymu. Od nich se odlišují v hodnotách orbitálního úhlu (obr. 2). Vlci mají orbitální úhel 40° až 45° ve srovnání se psi, kteří ho mají 53° až 60° (Iljin 1941). Rozdílný od kojota (*Canis latrans*) je tím, že je větší, má širší čenich, kratší uši a menší mozkový prostor (Nowak 1970).



Obr. 1 Dospělec Vlka obecného, L. David Mech (1974)



Obr. 2 Přední pohled na vlčí lebku ukazující orbitální úhel (Iljin 1941).

Ochranné chlupy jsou dlouhé 60 až 100 mm a hříva celkem má 120 až 150 mm. Hřbetní chlupy jsou obecně delší a tmavší než chlupy na spodní straně zvířete (Adorjan & Kolenosky 1969). Vlci mají 42 zubů v rozložení I 3/3, C 1/1, P 4/4 a M2/3. Lebka je podlouhlá a směrem k čenichu se zužuje. Obzvláště silné a velké žvýkácké svaly umožňují silný skus (Goldman 1944).

Jemné podsady a dlouhé chlupy zadržují vysoký podíl tělesného tepla, což umožní vlkům fungovat i při teplotách nižších než 40°. Vlci se umí vytrvale přemísťovat. Využívají chůze obvykle rychlostí 8 km/hodinu nebo běh v rychlosti od 55 do 70 km/hodinu. Pohyb mají usnadněný dlouhými a svalnatými končetinami (Mech 1970). Vlci mají rozšířené rostrum, to jim poskytuje výhodu při detekování pachů kořisti. Dokáží stopovat pachy až na vzdálenost 2,4 km (Mech 1966). Vrčení může být projevem ohrožení a dosahuje frekvencí 380 až 450 Hz (Tembrock 1963).

Námluvy se skládají z velkého čichání, štěkání, tření hlavy, popadnutí čenichu, vrtění ocasem a hraní si se značným tělesným kontaktem. Po námluvách, které mohou trvat dny až měsíce, se vlci páří během říje 5 až 7 dní. Perioda může být kdykoli od ledna (v nízkých zeměpisných šířkách) do dubna (ve vysokých zeměpisných šířkách). O námluvy je učiněno mnoho pokusů, ale uspěje jen málo z nich (Rabb et al. 1967). Březost trvá 63 dní a průměrně se narodí 6 mláďat (extrémem je 1 až 11 mláďat) slepých nebo neschopných života. Obvyklým místem porodu je díra v zemi, skalní štěrbina, dutý kmen nebo jiné klidné místo s přístřeším. Po 8 týdnech s matkou se štěňata přesouvají na jiné místo ke smečce (Schonberner 1965). Délka života je až 16 let, ale 10 let je označováno za stáří.

Něco o ekologii vlků. Jsou to především predátoři velkých savců včetně jelenů, losů, ovcí nebo koz. Před samotným ulovením probíhá nejdříve pronásledování v rozmezí od 100 do 5 km. Většinou se konzumuje celá oběť, až na větší kosti a části kůže. Rozlišujeme tři typy pohybů: cestování v rámci území, rozptýleně nebo migrace. Denně se vlci pohybují od několika km až po 72 km. Jen málo druhů zvířat mělo s člověkem tak rozmanitý vztah (Mech 1974).

Vlk je společenské zvíře a sdružuje se do smeček, které jsou v zásadě rodinná skupina (Mech 1970). Členů je obvykle 5 až 8, ale jsou i výjimky. Vztahy jsou silné, emocionální a během

prvních 5 měsíců života nového člena se rozvíjejí a posilují. Je pevně nastolena hierarchie dominujícího „alfa samce“, dominující feny pro štěňata a lineárním řádem mezi štěňaty.

Mezi sebou komunikují třemi hlavními způsoby: vytí a jiné vokalizace, vizuální hry včetně pozic těla a značení vůní (Theberge & Falls 1967). Vytí mláďat dosahuje vysokých frekvencí, zatímco u dospělých je mnohem nižší. Vlci jsou dobří plavci a nezházejí při plavání přes řeky a jezera. Někdy dokonce následují kořist přímo do vody (Pimlott et al. 1969).

3.4 *Canis lupus dingo*

Je dobré zmínit psa dingo, protože je považován za zdivočelou formu psa domácího. Pes dingo je označován jako největší australský suchozemský predátor. V Austrálii znám jako „divoký pes“ (Crowther et al. 2014). Na základě důkazů molekulárních (Savolainen et al. 2004) a archeologických (Gollan, 1984), se pes dingo vyskytuje na australském kontinentu minimálně 3000-5000 let. Od příchodu do Austrálie a před příchodem evropských kolonistů byl dingo podroben nejméně 3000 let izolaci od ostatních psovitých šelem a nejspíše také genetickému driftu a přirozenému výběru. Díky tomu se dingo stal jedinečným (Corbett 1995). Vzhled psa dingo je založen na vědeckém popisu dle obrázku (viz obr. 3) (Kerr 1792, Meyer 1793). Určit původní vzhled je možné odhadem, protože není dochován žádný hmotný exemplář. Dingo má poměrně širokou hlavu, zúženou tlamu, vztyčené uši a huňatý ocas (Kerr 1792, viz obr. 4). Ve srovnání s podobně velkým domácím psem má delší a štíhlejší tlamu. Na zadních nohách nemá paspárky (Ciucci et al. 2003).



Obr. 3 Původní pes dingo (Mazell & Phillip 1789).

Crowther et al. (2014) hledali rozdíly mezi *Canis dingo* a *Canis lupus*. Z provedeného měření jim vyšlo, že je dingo ve všech měřeních menší. Dále se liší ve zbarvení. Dingo má oproti vlkům variabilnější zbarvení srsti, jako je například pálení, které se u vlků nevyskytuje. Ve

srovnání s domestikovaným psem *Canis familiaris* je dingo omezen ve zbarvení srsti na kombinace žluté, černé a bílé. Podle Cairns et al. (2011) se vyskytuje i barva zázvorová/červená nebo hnědá (viz obr. 4).



Obr. 4

Barevné variace posbírané v muzeích: (a) zázvorové zbarvení, (b) sobolí zbarvení, (c) černé zbarvení (získáno na počátku 19. století), (d) černé zbarvení (získáno v roce 1856), (e) sobolí zbarvení (získáno v roce 1842), (f) bílá zbarvení (získáno na konci 19. století)

Dingo je velmi specifický druh psovitě šelmy, a to hned z několika důvodů. Morfologické znaky se překrývají se znaky domácích psů, dingo se adaptoval na jiné prostředí a způsob života oproti domácím psům a prošel morfologickými změnami v průběhu času (Radford et al. 2012). Morfologické analýzy naznačily, že u většiny znaků dochází k překrytí mezi psem dingo a psem domácím. Zejména to platí pro některá australská plemena, například je to australský honácký pes. O něm se předpokládá, že jeho původ vychází ze psa dingo (Arnstein et al. 1964).

3.5 Domestikace

Pes patří k nejstarším domestikovaným zvířatům po koze a ovci. Vývoj psa a jeho historie souvisí velmi úzce s historií vývoje člověka a lidské společnosti. Domestikace začala přibližně před 10 000 lety a důkazem slouží archeologické nálezy. Podle nálezů lze předpokládat, že domestikace započala mnohem dříve. Cca před 20 000 lety byl objeven nález psa v Rusku, pojmenovali ho *Canis putiatini*. Pes je ojedinelý druh, který je vázán takovým vztahem k člověku po tak dlouhou dobu (Procházka 1994).

Domestikace je založena na vztahu mezi zvířetem a člověkem. Na domestikaci je často pohlíženo z pohledu člověka. Zdůrazněna je role člověka, který cíleně domestikuje volně žijící populaci a má kontrolu nad životem zvířete (Ervynck et al. 2001). Na domestikaci pohlížíme jako na symbiotický vztah mezi člověkem a zvířetem (O'Connor 1997). Domestikované zvíře tento proces považuje za přínos benefitů a to větších, než pro člověka (Rindos 1984). Procházka (1994) v knize zaznamenal, že když se člověk seznámil s užitečnými vlastnostmi psa, přestal ho považovat za lovné zvíře a některé vlastnosti začal využívat ve svůj prospěch. Stejně důležité jako znát anatomii, je důležité znát fyziologii zvířete. Díky fyziologii se dostáváme k podstatě některých jevů a tím je můžeme využít k řízení výchovy psa. Fuller et al. (2014) ve svém článku uvádějí, že za hlavní charakteristiku procesu domestikace považují geneticky podmíněné změny ve fenotypu.

Hovoříme o trvalém vícegeneračním vztahu, ve kterém přebírá jeden organismus kontrolu nad druhým. Značná kontrola nad životem dává domestikovanému značnou výhodu oproti jedincům, kteří jsou mimo tento vztah (Zeder 2015). Lidé jsou schopni pozměnit chování v jejich prospěch a přenášet ho na potomky zvířete (Boyd & Richerson 1985). A právě schopnost lidí volit genetické varianty druhů a vědomě manipulovat s životní linií zvířete, je rysem domestikace (Vega et al. 2005).

Předpokladem domestikace je určitá forma řízení chování, ale k rozvoji domestikačního vztahu je zapotřebí více. Aby se řízení přeměnilo v domestikaci jako takovou, musí být mezi člověkem a zvířetem trvalý vícegenerační vztah (Zeder 2015). Vlastnosti, díky nimž zvíře reaguje, jsou předpoklady úspěšné domestikace. U zvířat se mezi tyto vlastnosti řadí hierarchická sociální struktura a nižší vliv lidí na zvíře (Zeder 2012). Mezi nejdůležitější způsob komunikace s psovodem patří čichové vnímání. Projevuje se už u štěňat ihned po vyproštění z plodových obalů, kdy čichem vyhledává struk matky. Čichová schopnost psa je mnohonásobně větší než u člověka i jiných savců, především rozsahem plochy čichové sliznice. Pes má mimořádně vyvinutou čichovou paměť a je schopen vnímat a zapamatovat si nejen jednotlivé pachy (předmětů), ale i pachy celého regionu (Procházka 1994).

3.5.1 Genetický dopad

Následkem domestikačního vztahu se může projevit genetická změna zvířete. Reakce organismu jsou výsledkem řady selektivních tlaků (Brien & Laland 2012). S větší intenzitou působí na zvířata asociace s lidmi, kteří na ně vyvíjí nové selektivní tlaky (Zeder 2012). Jakmile

byla zvířata izolována od volně žijící zvěře a umístěna mimo své přirozené území, začal se projevovat genetický drift a účinky člověka. Následně se po domestikaci začalo využívat cíleného umělého výběru, za účelem prošlechtění zvířat na požadované rysy a výskyt „zlepšených znaků“ (Larson & Fuller 2014). Hlavní část výzkumu se zaměřila na neutrální nekódující geny využívané ke sledování fylogeneze domestikovaných zvířat. Jiná část výzkumu se zaměřila na mitochondriální genom zvířat (Zeder et al. 2006). Studii jednoho genomu získáme jen část potřebných informací. Novější technologie sekvenování jaderného genomu poskytla širší škálu informací o dědičnosti domestikovaných zvířat. Prokázalo se, že sled nezávislých příhod domestikace u hospodářských zvířat, lze připsat jako následek *introgrese* mezi zvířaty v domestikaci a divokou populací (Larson & Fuller 2014).

3.5.2 Fenotypový dopad

Geneticky řízené fenotypové dopady domestikace se týkají *atribut* chování. Zejména na endokrinně řízené chování, které snižuje reaktivitu zvířete vůči člověku a usnadňuje jeho adaptaci na antropogenní prostředí (Zeder 2012). Výsledky expertyz dokazují, že selektivní tlaky vedou ke snížení velikosti mozku u domácích zvířat (Kruska 1988), zejména v těch oblastech mozku, které kontrolují endokrinní funkce (Zeder 2012).

3.6 Sociobiologie ferálních psů

3.6.1 Demografie a složení

U vlků je typická lineární hierarchická struktura. Týká se jak samců, tak i samic. Dominance je určena na základě individuálního agonistického chování jedince (Mech 1970 & Zimen 1982). Ve vlčí smečce hraje roli dominance jak z hlediska výsad (např. „společenský žebříček“), tak iniciativy (cestování, lov, teritoriální obrana, reprodukce atd.). Hierarchická struktura umožňuje vyšší šanci na začlenění mezi jednotlivé členy než pouhé propojení individuálního chování. Formy sociální kontroly mohou ovlivnit individuální tendence ke zvýšení funkčnosti a přežití skupiny. Příkladem sociální kontroly reprodukce je odložená reprodukce (Packard et al. 1983), která reguluje počet reprodukcí jedinců ve skupině a zároveň může zvýšit šanci na přežití mláďat prostřednictvím dostupnosti nereprodukcí dospělých (Harrington et al. 1983).

U podobných vlků bylo pozorováno tradiční agonistické chování. Soudě podle pozorování nemusí být zcela nutností, že se toto chování projeví u každého vlka. Záleží na individualitě jedince (Botiani et al. nebulikované údaje). Agonistické chování nejeví známky toho, že by se promítlo do vyšší struktury smečky (do hierarchie vlčí smečky), která zahrnuje všechny jednotlivce. Nastolená hierarchie určuje pravidla skupinové aktivity mezi členy smečky (např. v reprodukci).

Není zcela jasné, zda absence vyšší sociální organizace souvisí s povahou, intenzitou a četností agonistických konfrontací mezi jedinci ve skupině divokých psů nebo spíše s nedostatkem stejné sociální vnímavosti jako u vlka. V případě divokých psů se sociální

struktura v podstatě jeví jako soužití monogamních chovných párů a ostatních členů (mláďat nebo párových členů). U divokých psů by pozorované intraspecifické sociální chování, které mohlo jednoduše odrážet vliv lidských kontaktů během rané fáze života (Scott & Fuller 1965). Svou roli to má u psů, kteří žijí jako divocí psi, protože byli vyhoštěni z domů nebo se toulají. Pokud by to byla pravda, při zvyšujícím se počtu generací žijících v divokých podmínkách, můžeme očekávat, že se sociální postoje divokých psů budou více podobat vlčím. V úvahu je nutno brát to, do jaké míry ovlivňují plemena sociální chování (Boitani & Ciucci 1995).

3.6.2 Sociální jednotka psů a vlků

Nejprve něco o vlčích. Vlci žijí ve smečkách, které jsou v zásadě rodinnými jednotkami (Mech 1970, Haber 1977, Peterson 1977). Rodinné jednotky jsou utvářeny poté, co se dva dospělí jedinci opačného pohlaví spárují na volném území a rozmnožují se (Rothman & Mech 1979, Fritts & Mech 1981). Podle Mecha (1970) je formování a vytrvalost smečky jako funkční jednotky založeno na společenském poutu mezi jejími členy nebo na jakési „náklonnosti“. Přestože se ve volné přírodě vyskytují případy „non-family“ smečky, všechny mají vedoucí pár pes-fena (Mech & Nelson 1990).

V porovnání se psí skupinou. Psi mají ve skupině dané úkoly. Loví, chovají mladé a chrání společné území jako stabilní skupina (Mech 1970). Členy skupiny jsou obvykle příbuzní jedinci (Bekoff et al. 1984). Divocí psi v Itálii vykazovali vlastnosti vlčí smečky jen v omezené míře a členové skupiny nebyli obecně příbuzní (Boitani et al. 1995), jako ve většině případů toulavých a divokých psů (Scott & Causey 1973; Nesbitt 1975; Causey & Cude 1980; Berman & Dunbar 1983; Daniels & Bekoff 1989). Přestože v sociální jednotce fungovala role stabilních párů a společenské vazby mezi členy skupiny, neplatí zde stejná pravidla pro život ve smečce (Kleiman & Eisenberg 1973, Bekoff et al. 1984, Gittleman 1989). Z toho důvodu Boitani & Ciucci (1995) navrhuje termín „skupina“ jako vhodnější označení pro sociální jednotku divokých psů, než pro smečku jako je tomu u vlků.

3.6.3 Velikost skupin divokých psů

Scott & Causey (1973) ve své studii uvedli, že ve skupině se nachází 2-5 psů. Causey & Cude (1980) uvedli 2-6 psů ve skupině u 14 studovaných. Oba výzkumy proběhly v Alabamě. Daniels & Bekoff (1989) pozorují 2-4 psi ve své studii divoké populace v Arizoně. Nesbitt (1975) uvádí ve své pětileté studii divokých psů v Illinois průměrnou velikost skupiny 5-6 zvířat. Boitani & Racana (1984) uvádějí výskyt divokých psů v oblasti Basilicata (jižní Itálie), kde jsou psi vidět většinou ve dvojicích. Boitani et al. (1995) našli velikost skupiny v rozmezí 3-6 zvířat. Studie psů s volným pohybem v městech uvádějí, že většina zvířat je vidět samostatně nebo ve dvojicích (Beck 1975, Berman & Dunbar 1983, Daniels 1983, Hirata a kol. 1986, Daniels & Bekoff 1989, Macdonald & Carr v tisku). Je možné, že méně početné skupiny v městských a venkovských oblastech mají určitou výhodu z hlediska potravy v případě, že hrozí nedostatek potravních zdrojů (Beck 1973, Daniels & Bekoff 1989). Může to být dáno tím, že v městských

oblastech jsou potravinové zdroje hojné a kooperativní „lov“ není výhodou (Berman & Dunbar 1983).

Boitani et al. (1995) zjistili, že skupinové složení divokých psů je poměrně stabilní i bez zjevného vlivu vnitřích faktorů (např. úmrtí mláďat, úhyn členů skupiny). V období 1984–1987 se zdálo, že všechny události, které snižují nebo zvyšují počet skupin, souvisejí s vnějšími faktory (např. pronásledování člověkem, zásah člověka do života psů, vhodné životní podmínky). Všechna úmrtí sexuálně zralých jedinců byla náhodná a byla zaviněna lidským zásahem, zatímco mláďata divokých psů přispěli k dlouhodobé skupinové stabilitě téměř nulově. Pouze přijetím nových toulavých členů z vesnické populace si divoká skupina dokázala udržet svou velikost (Boitani et al. 1995).

Na konci studie byli všichni kromě jednoho psa ve skupině původně toulaví psi a následně přijati do skupiny. Pokud se stane, že je vazba chovného páru přerušena, je nezbytné utvořit nový chovný pár. Ve chvíli, kdy uhynie chovný pár, dospělí jedinci odchází, aby si zvolili sexuálně zralého jedince opačného pohlaví. Nový člen je poté společensky přijímán celou divokou skupinou. Chovný pár je neměnný do té doby, než uhynie. Období rozmnožování u psů je doprovázeno rozsáhlými společenskými interakcemi (očíhávání, poznávání se, dovádění a hry), které mohou přispívat k silnějšímu poutu mezi párem (Kleiman & Eisenberg 1973). Zvýšené sociální interakce mohou usnadnit společnou volbu přijetí nových dospělých jedinců (většina interakcí se psy z vesnic byla během těchto období pozorována). Zatímco silná párová vazba může být hlavní příčinou zabránění dalším společným možnostem. Ačkoli mohou být tyto spekulace slibnou hypotézou, nepředpokládají žádné potvrzující pravidlo pro velikost skupiny. Studie jsou oslabeny nedostatkem údajů o behaviorálních reakcích jednotlivců ve skupině natolik, aby se zkusilo připojit externí psy ke skupině (Boitani & Ciucci 1995).

Množství a rozdělení potravinových zdrojů je často označováno za faktor ovlivňující velikost skupiny (Macdonald 1983, Von Schantz 1984, Macdonald & Carr 1989). Boitani et al. (1995) diskutovali při studiích o úloze skládek, které zajišťovaly nadměrné zásobování potravinami během všech ročních období: velikost skupiny byla pak spíše ovlivňována sociálními faktory než ekologickými faktory. Je zajímavé poznamenat, že věrnost místu narození těchto psů by splňovala všeobecné předpoklady hypotézy teritoriální dědičnosti (Lindstrom 1986). Hypotéza o vývoji skupinového soužití karnivorních druhů dává větší důležitost připoutání jednotlivců na území rodičů. Hypotéza předpovídá optimální velikost skupiny, která odpovídá získaným výsledkům (Boitani et al. 1995). Ekologie divokých psů musí být podrobena hlubšímu a dlouhodobějšímu výzkumu. Poté se může pracovat se zjištěnými fakty a porovnávat je na základě teoretických zobecnění. Kromě toho existují domněnky o tom, že analýza strategií evoluce psů má omezenou hodnotu. Je to z toho důvodu, že se analýza provádí na zvířatech žijících pod umělou nebo přirozenou selekcí (Bekoff et al. 1984).

Pro porovnání s vlky. Velikost smečky u vlků se velmi liší, obecně se pohybuje v rozmezí od 2 do 15 jedinců (Mech 1986). Na Aljašce byly hlášeny skupiny až 36 jedinců (Rausch 1967). Průměrný počet jedinců z různých oblastí se udává kolem 7 nebo méně (Mech 1970). Přestože informace týkající se dynamiky počtu vlků ve smečce byly získány v zajetí i ve volné přírodě

(Zimen 1982; Mech 1986), faktory, které ovlivňují velikost smečky, nebyly jasně definovány. Velikost smečky značně ovlivňuje míra úmrtnosti (Packard & Mech 1980). Zdá se však, že konečným a nejdůležitějším faktorem ovlivňujícím počet členů je hojnost kořisti, protože pokud se změní dostupnost kořisti, odpovídá to poměrným změnám v počtu členů skupiny (Mech 1977). Mech (1977) uvedl číselné snížení průměrné velikosti z 5,7-8,6 na 3,7 počtu členů. Bylo to v období poklesu jelenů v Minnesotě. Messier (1985) uváděl průměrnou velikost smečky v oblastech s vysokou hustotou kořisti (5,7 členů ve smečce) a v oblastech s nízkou hustotou kořisti (3,7 členů ve skupině) v Quebecu. Nedá se očekávat, že velikost smečky bude po celý rok stabilní (Mech 1977, 1986). Velké výkyvy (až 12 %) byly pozorovány od prosince do března v oblastech s nízkou hustotou kořisti (Messier 1985).

Ve skupině psů nejsou tak pevné sociální vazby ani sociální struktura, jako je tomu ve vlčí smečce. Vliv to má na počet divokých psů, kteří jsou schopni spolupracovat jako funkční celek (při lovu, teritoriální obraně, péči o potomky atd.). Z části by to mohlo vysvětlit menší velikost skupin divokých psů (Scott & Causey 1973, Nesbitt 1975, Causey & Cude 1980, Daniels & Bekoff 1989, Boitani et al. 1995) ve srovnání s vlčí smečkou. Situace se však zdá být nejasná v Itálii. Pro vlky i divoké psy, i když v různé míře, je pravděpodobně nejdůležitějším a zároveň velmi nepředvídatelným faktorem lidské pronásledování a zásah člověka do jejich životů. Přímo i nepřímo ovlivňuje demografii smečky a skupiny. Zásah člověka by mohl vysvětlovat nižší hodnoty hustoty výskytu vlků pozorovaných v Itálii (1,25 kusu / 100 km², Zimen & Boitani 1975) a ve Španělsku (1,5–2 kusy / 100 km², Vila et al. 1993). V těchto oblastech jsou zásahy člověka větší, protože spadají pod oblasti výzkumů. Pro srovnání jsou uvedeny hodnoty ve stejných zeměpisných šířkách v Severní Americe v období poklesu populace (3,4 kusy / 100 km², Mech 1986). Naopak hustota vlků v Severní Americe je v zásadě podmíněna dostupností kopytníků, kteří jsou pro vlky cílenou potravou a má vliv na jejich počty (Keith 1983). Boitani et al. (1995) díky studování intenzivním polním výzkumem odhadoval hustotu divokých psů na území na 1,3-2,0 divokých psů / 100 km², což se blíží hustotě vlků v Itálii (Zimen & Boitani 1975). To by mohlo naznačovat, že skupiny divokých psů v oblasti Abruzzo (Itálie) mají tendenci být ovlivňovány stejnými ekologickými faktory (včetně lidského pronásledování), které fungují u vlků (Boitani et al. 1995).

3.6.4 Reprodukce a historie života

3.6.4.1 Reprodukce

Domácí psi se obvykle rozmnožují dvakrát ročně, třebaže bez sezónních vlivů. Boitani et al. (1995) zjistili u divokých psů, že průměrná doba mezi estry je 7,3 měsíce (rozmezí 6,5 až 10 měsíců). Vzhledem k tomu, že během období únor-květen došlo k 50 % porodů, naznačuje to na jaře nárůst porodů, zatímco ostatní porody byly rozptýleny po zbytek roku. Ačkoli jarní koncentrace byla významná, tak nebylo možné určit žádnou skutečnou synchronizaci reprodukce mezi samičkami. Macdonald & Carr (v tisku) hlásí mnohem synchronizovanější reprodukci u svých psů a odkazují na toto období skupinové stability: tato hypotéza je v souladu s údaji od Boitani et al. (v tisku) a zaslouží si další pozorování. Nárůst porodů na jaře a

na podzim uvádí ve své studii Gipson (1972). Doba porodu v průběhu roku má rozhodující vliv na přežití mláďat. Divocí psi v Itálii obvykle rodí v dubnu (*Vulpes vulpes*) a v dubnu až květnu rodí vlci (*Canis lupus*) (Boitani 1981). Z tohoto pohledu je však velmi nepravděpodobné, že pozorované množství cyklů estru u divokých psů na jaře by mohlo naznačovat společnou strategii s jinými divokými psi. Krátká délka života psů a špatná životaschopnost populace psů neposkytuje dostatek času na úspěšné dosažení strategie. Fyziologický potenciál synchronizující reprodukční rytmy s cyklem fotoperiody může být ovlivněn kondicí zděděnou po předcích, jako lze odvodit od vlků (Seal & Mech 1983, Seal et al. 1987) nebo od loveckých psů (Cunningham 1905). Na druhou stranu může být projevem modifikačních změn v reprodukci nesoulad mezi samicemi studované skupiny (Boitani et al. 1995). Stejně je to u nesouběžných jarních cyklů v průběhu roku nebo reprodukčních vlastností předků v důsledku umělého výběru (Packard et al. 1985).

Existují případy, kdy jsou úspěšně odchovány dva vrhy ve stejné smečce vlků (Murie 1944, Van Ballenberghe 1983, Mech & Nelson 1989). Zdá se, že obecným pravidlem je omezení reprodukce na jednu dominantní fenku (Rabb et al. 1967, Mech 1970, Zimen 1976, Packard & Mech 1980, Harrington a kol., 1982). Dokládá se tím, že submisivní odkládají svou reprodukci (Packard et al. 1983, 1985).

Boitani et al. (1995) studoval divoké psy v Itálii a nezískal žádné podklady pro náznak jakékoli formy sociální kontroly sexuálního chování dospělých. Tentokráté míněno dospělých submisivních. Všechny samice se rozmnožily, což skupině dalo plný potenciál pro demografický nárůst.

3.6.4.2 Rodičovská péče

Boitani et al. (1995) pozoroval pouze jeden případ rozdělení skupiny, když sledoval, že denning (období klidu) a odchov mláďat u jedné z divokých fenek trvá déle než 5 měsíců. Při všech ostatních denningových aktivitách samice vždy vychovávaly štěňata bez jakékoli péče nebo ohrožení ze strany ostatních členů skupiny. Umísťovaly svá doupata přímo do tradičních klíčových oblastí skupiny nebo do jejich těsné blízkosti. Denning feny trávily většinu času ve svém doupěti a často navštěvovaly nejbližší potravní zdroje. Feny vychovávající potomstvo běžným způsobem pro období denningu, byly často navštěvovány dalšími členy skupiny. Ovšem neexistovaly náznaky o společné péči o vrhy. Štěňata v prvních týdnech života byla často ponechána v doupěti bez dozoru, protože se matka chodila krmit. To by mohlo představovat významnou míru úmrtnosti mláďat v důsledku predace (Boitani et al. 1995). Rozdělení skupin během denningu bylo navrženo jako adaptivní strategie pro psi žijící v smečkách jako způsob, jak snížit zátěž aloporentální péče o smečku a snížit hrozby infanticidy u dominantní feny (Daniels & Bekoff 1989). Na druhou stranu, skupinová účast na odchovu je adaptivní právě z opačných důvodů, tj. zbavuje fenu zátěže samotné péče o její štěňata a poskytuje větší ochranu mláďatům před jinými predátory (Kleiman & Eisenberg 1973). Při neexistenci selektivního tlaku na rozdělení smečky, zvyšuje denning na území skupiny ochranu před vetřelci a potenciálními predátory.

U vlků bývají doupatata obvykle umístěna v blízkosti území smečky (Lowhead 1983, Ciucci & Mech 1992) a všechny pohyby smečky během denningových období jsou ovlivňovány umístěním doupat, kam se dospělá a roční zvířata pravidelně vracejí, aby nakrmila a zkontrolovala štěňata (Murie 1944, Mech 1970, Carbyn 1974, Van Ballenberghe et al. 1975, Harrington & Mech 1982). Ve vlčí smečce mají někteří jedinci roli tzv. helperů (nechovných dospělých a ročních) při společné výchově potomků. Spíše než forma altruismu je tato role považována za součást optimální reprodukční strategie těch jedinců, kteří dočasně odkládají reprodukci (Packard et al. 1983).

U divokých psů může být péče o mláďata bez asistence samčího elementu způsobena domestikacním procesem, kdy poskytovali pomoc lidé. Ve skutečnosti jsou psi jediní, ze všech psovitých, kteří postrádají otcovskou péči (Kleiman & Malcom 1981). To by také mohlo vysvětlit zjevný nedostatek helperů jakéhokoli pohlaví ve skupinách divokých psů. Absence odložené reprodukce u dospělých ovlivňuje počet helperů. Neexistuje žádná sociální kontrola nad pohlavním chováním submisivních psů a množí se nekontrolovatelně. Tudíž skupina nedosáhne optimální reprodukční strategie, kdy se na výchově podílí více členů (Packard et al. 1985).

3.6.4.3 Velikost vrhu a přežití štěněte

U psů je známo, že velikost vrhu může dosáhnout až 17 štěňat, ačkoli nejběžnějším počtem je 10 štěňat (Kleiman 1968, Kleiman & Eisenberg 1973). Nesbitt (1975) uvádí, že divocí psi mají v prvním vrhu 5 štěňat a 8 štěňat u dalších dvou vrhů. Oproti tomu Daniels & Bekoff (1989b) popisují, že ve dvou vrzích se rodí v průměru 10 mláďat. Velikost vrhu je odhadována podle prvního pozorování mláďat, která ještě nejsou mobilní (2-4 týdny stará). K nižšímu odhadu může dopomoci natální a postnatální úmrtnost. Uvažují, že velikost vrhu souvisí spolu s faktory, jako je výživový stav feny, konkurence mezi mláďaty a predace. Různé hodnoty velikosti vrhu lze vysvětlit velkou variabilitou plodnosti související s věkem feny u různých plemen.

Průměrná velikosti vrhů u vlků ve volné přírodě se pohybuje od 4,0 do 6,5 narozených mláďat (Mech 1970). Výpočty jsou založeny na prvním pozorování po porodu, jako je tomu u psů. Na základě aktivního počtu bradavek kojících fen a podle pozorování mláďat v polovině léta a zimy uvádí Mech (1977a) průměrnou velikost vrhu od 3,0 do 3,4 mláďat ve vrhu.

Míra přežití je u divokých psů obecně nízká ve srovnání s vlky: Boitani et al. (v tisku) zjistili, že ze 40 mláďat uhynulo, 28 (70 %) do 70 dnů po narození, 9 (22,5 %) do 120 dnů, 1 (2,5 %) do jednoho roku a přežila pouze 2 (5 %) do věku jednoho roku.

Velmi nízká míra přežití ve věku 4 měsíců (kolem 7,5 %) zjištěná Boitani et al. (v tisku), poukazuje na to, že úmrtnost nastává během období, kdy je mláďe ještě závislé na matce a nezvládne se o sebe samo postarat. Míra přežití může být ovlivněna několika faktory. Za prvé, mláďata jsou ponechávána bez dozoru, a to zvyšuje riziko predace. Za druhé, mláďata ve věku 6-8 týdnů prozkoumávají okolí, což opět zvyšuje riziko predace. A za třetí, díky nepravidelnosti

rozmnožovacího cyklu feny, vyskytujícího se dvakrát ročně, se narodí vrhy v nepříznivém počasí. Dá se předpokládat, že nízká účinnost reprodukce u divokých psů, je ovlivněna sociálním prostředím skupiny (neposkytující pomoc o potomky) a reprodukční fyziologií fen z hlediska říje. Takové podmínky v přírodním prostředí určují vysokou míru reprodukčních poruch a úmrtnost potomků v ranné fázi ontogeneze (Boitani & Ciucci 1995).

3.6.4.4 Poměr pohlaví

Populace městských a venkovských psů obecně vykazuje vychýlený poměr pohlaví. Udává se v rozmezí od 1,6:1 do 5:1 psi: feny (Beck 1973, Daniels 1983a, Boitani & Racana 1984, Daniels & Bekoff 1989b, Who 1988). Poměr pohlaví u městských psů je ovlivněn výběrem samců jako domácích mazlíčků. Selektivně se odstraňují samice z populace (dočasně), aby se zabránilo nechtěnému zabřeznutí feny. Nepravděpodobné je to, že se rozdílná úmrtnost vyskytuje i v prostředí bez lidských zásahů (Beck 1973, Daniels & Bekoff 1989b). Daniels & Bekoff (1989b) studovali divoké psy v Arizoně a uvedli poměr 3,5 fen: 1 psa. Poměr vysvětlují tím, že z městských a venkovských oblastí byly feny odstraňovány nebo se samovolně přesouvaly.

3.6.5 Modely využití prostoru

3.6.5.1 Teritorialita

Boitani et al. (v tisku) pozorovali teritoriální chování divokých psů, a to nejen v blízkosti teritoria, ale v rámci oblasti jako celku a v průběhu celého roku. Obranu teritoria skupiny lze posoudit na základě několika vlivů. Podle toho, jaká je intenzita pronásledování lidmi, podle hlasových projevů psů a výskytu dalších skupin psů na stejném území. Pokud je další skupina v blízkosti, teritorialita stoupá. Objevily se náznaky o značení pomocí pachových značek, ale tato hypotéza nebyla objasněna pokusem (Peters & Mech 1975, Rothman & Mech 1979).

Vyšší frekvence teritoriálního chování může souviset s vyšší úrovní integrací ve skupině nebo vyšším stupněm izolace od ostatních psů. Částečné překrytí dvou teritorií vlčí smečky ve stejné studijní oblasti mohlo také zvýšit obecnou bdělost a teritoriální chování psů. Je potřeba uvažovat o vlivu plemene na teritoriální chování.

Skutečností je, že centrální oblasti výskytu divokých psů byly blíže k oblastem s lidmi než centrální oblasti vlků a psi je zakládali mezi dvě sousední vlčí území (Ciucci 1987, Boitani et al. v tisku). To by mohlo značit, že skupiny psů nejsou dostatečně efektivními konkurenty vlků a k přežití potřebují lidskou přítomnost.

3.6.5.2 Potravinové zdroje a predace

Studii se vědci zaměřili na možnost predace divoké zvěře a hospodářských zvířat divokými psy. Podnětem k tomu bylo obvinění z predace jelenů v Severní Americe a predace hospodářských zvířat v Itálii (Boitani & Ciucci 1995). K tvrzení o predaci jelenů se přidávají Denney (1974) a to v Coloradu a Gavitt et al. (1974) ve Virginii. Nesbitt (1975) uvedl, že při

jeho studii Italské oblasti, zabili volně žijící psi tři telata. Určité důkazy naznačují, že jsou za predaci zodpovědní volně žijící a toulaví psi, ale zapotřebí je dalších výzkumů. Boitani et al. (v tisku) uvedli, že byl ve stolec psů zřídka nalezen divočák žijící ve studované oblasti. Nebyly ovšem potvrzeny důkazy, že by byl divočák pozřen následkem predace. Protichůdné výsledky predace hospodářských zvířat lze vysvětlit podmínkami prostředí. Za faktory ovlivňující míru predace se dá považovat přítomnost alternativních zdrojů potravy, velikost skupiny psů, potřeba sehnat potravu nebo úroveň lidského pronásledování (Boitani & Ciucci 1995).

Lovecké pokusy psů jsou neúspěšné a z toho se dá usoudit, že tendence lovit je dlouhodobě snižována. A to z důvodu nedostatku koordinované a efektivní lovecké techniky. Pokud je na tom něco pravdy, tak se dá očekávat, že skupiny psů budou vyhledávat potravu, která lze snáze a s menší námahou chytit. Potrava se stane díky lehčímu způsobu chycení pro psa stabilnější a předvídatelnější (Boitani et al. (v tisku), Scott & Causey 1973). Neobvyklý zdroj potravy u divokých psů byl zaznamenán na Galapágských ostrovech, kde se psi živili mořskými leguány (Kruuk & Snell 1981, Barnett & Rudd 1983) a ve Venezuele, kde psi lovili kapybary (Macdonald 1981). U vlčích mláďat je dokumentováno předávání zkušeností od starších členů smečky pro rozvoj efektivity lovu (Mech 1970). Z textu výše je patrné, že psi upřednostňují menší kořist, kterou zvládnou chytit. Tento jev se jeví i v případě psa dingo v Austrálii (Corbett 1989).

3.7 Vlk žijící společně s divokými psy

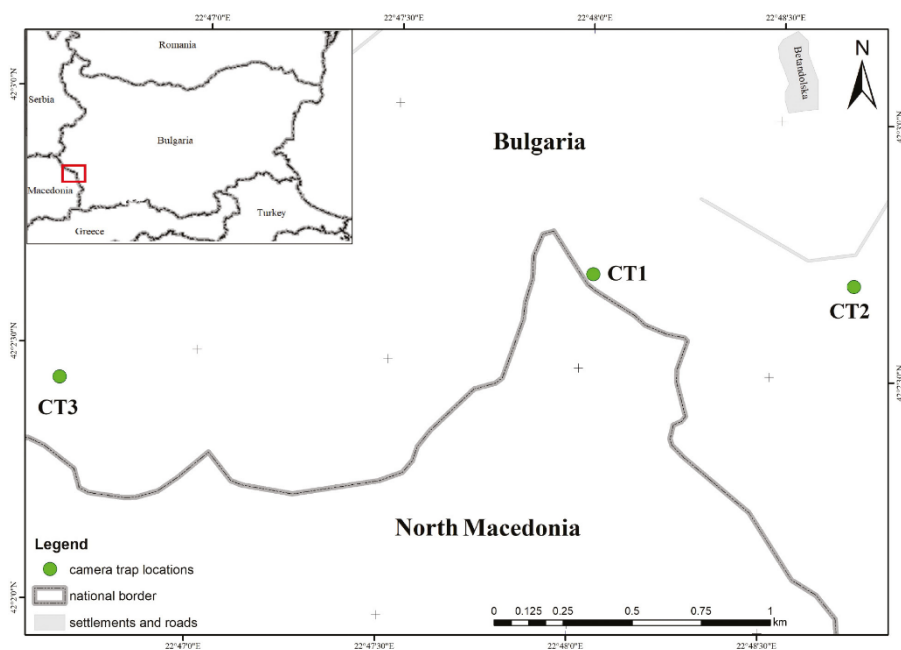
Obzvláště zajímavé jsou vztahy mezi psy a původními divokými psy. Konkrétně v případě šedého vlka může kromě přenosu nemoci a konkurence, tak i se psy vést k hybridizaci (Lescureux a Linnell 2014, Pilot et al. 2018). Vzhledem k relativně vysokým úrovním hybridizace pozorovaných v Bulharsku (Moura et al. 2014) se to jeví jako jedna z hlavních hrozeb pro zachování vlků v zemi. Během této studie je prozkoumáván popis šedého vlka žijícího se skupinou divokých psů v horské oblasti v jihozápadním Bulharsku. Dosud nebyl zdokumentován žádný podobný případ. Dále se diskutuje o možném hybridním stavu vlka a jeho pozice ve skupině.

3.7.1 Materiály a metody studie

Současná studie je založena na datech z kamerových pastí. Záznamy jsou získány během probíhajícího výzkumu vlka šedého a jeho kořisti v pohoří Osogovo (jihozápadní Bulharsko u hranice se Severní Makedonií) (Zlatanova et al. 2018). Studie začala v roce 2016 a bylo umístěno dohromady 26 kamerových pastí na 32 míst. Fotoaparáty byly nastaveny tak, aby po spuštění pořídily tři po sobě jdoucí snímky a video o délce 10 s. Z výsledných fotografií a videí se prováděla identifikace různých psích jedinců s jedinečnými vzory srsti. V některých případech i jejich pohlaví (při pozorování varlat nebo charakteristického postoje při močení).

Studovaná oblast je osídlena lidmi jen zřídka. Nejbližší jsou domy (většina z nich je opuštěných) v nedaleké malé vesnici (Popova & Zlatanova 2020).

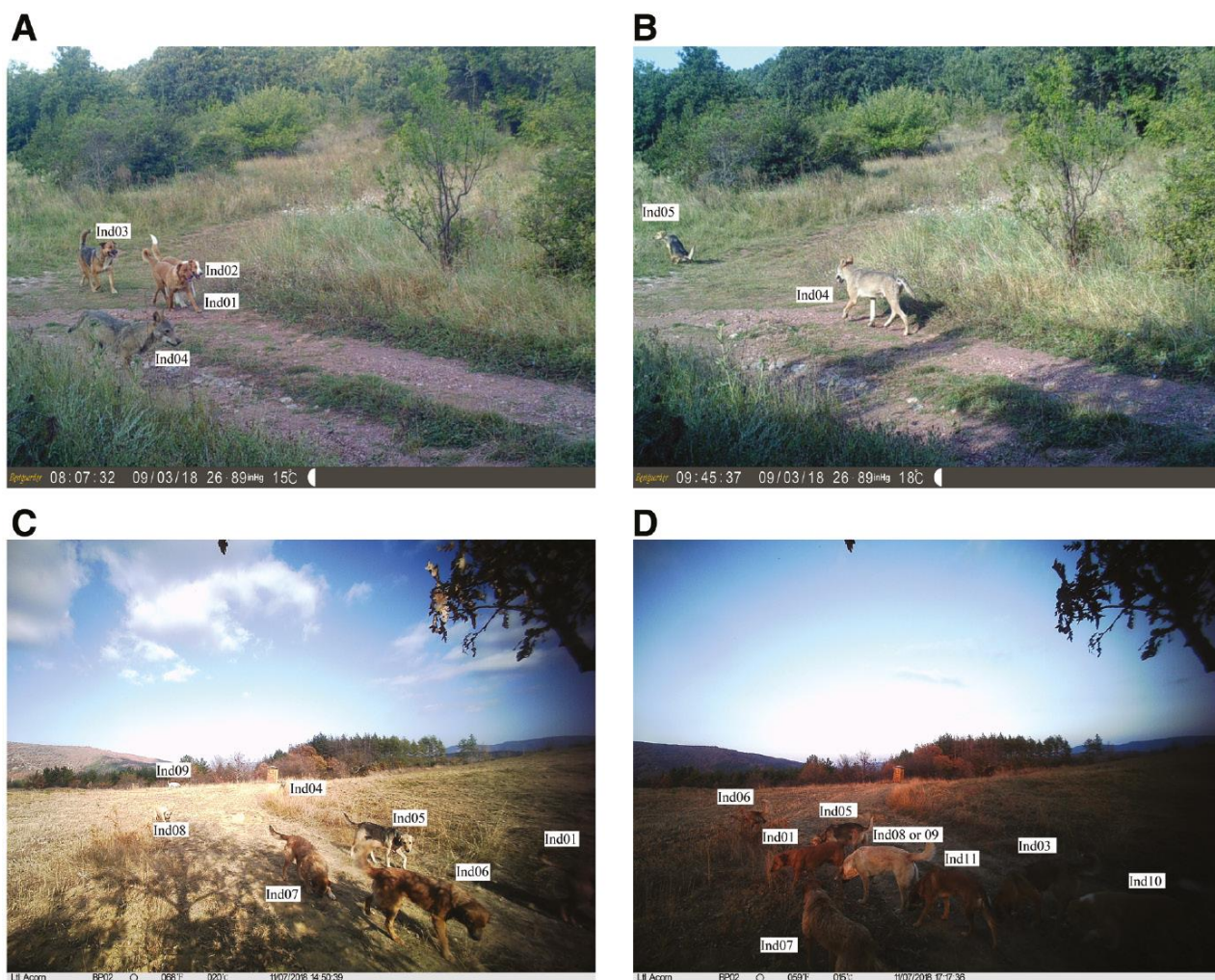
Na hranice mezi Bulharskem a Severní Makedonií byly umístěny tři kamerové pasti. Zachytily skupinu 11 členů, mezi nimiž bylo 10 divokých psů a jeden šedý vlk bez známek agresivního chování nebo strachu psů (obr. 5).



Obr. 5

Umístění tří kamerových pastí na bulharsko-severomakedonské hranici v hoře Osogovo, které zachytily studovanou skupinu psovitých šelem.

Popis jednotlivců zachycených na fotopasti (obr. 6) byl vzat na základě vzorů srsti a soudě podle nich jsou psi nepříbuzní jedinci. Výjimkou jsou tři páry, které by mohly pocházet ze stejného vrhu (Ind01 a Ind11; Ind06 a Ind07; Ind08 a Ind09). Předpokladem bylo to, že všech 11 jedinců patřilo do jedné skupiny, protože byli opakovaně pozorováni pospolu po dobu 2 měsíců. Pozorovaní psi byli dospělí jedinci a nenesli znaky toho, že by byli zajati, vykastrováni a vypuštěni zpět do přírody. Předpokládaný vlk (Ind04) byl mladý samec, soudě podle jeho velikosti, proporcí těla a viditelných varlat (obr. 6B) (Popova & Zlatanova 2020). Vlk má na těle několik rysů, které nejsou typické pro bulharské vlky: černý pás na zádech, nedostatek černých pruhů na hřbetní části předních končetin a užší hlavu (Spasov 2008).



Obr. 6

Fotoaparát zachycuje fotografie skupiny se značenými jedinci: (A) a (B) jsou z místa CT1, (C) a (D) jsou z místa CT3.

Ve Španělsku byla pozorována skupina tvořená vlky a psy (Godinho et al. 2011), stejně jako skupina několika jedinců podobných vlkům s jedním psem v Itálii. Doposud se nezdařilo zaznamenat případ velké skupiny psů s domnělým vlkem. Díky tomu je tato studie první a otevírá brány poznání nového a možnost diskuse o ochraně šedého vlka v Evropě. Přítomnost výše uvedených rysů u sledovaného vlka a jeho chování může značit, že není šedý vlk, ale spíše hybrid vlka a psa. Ovšem bez genetického rozboru je tohle tvrzení pouze doměnkou (Kusak et al. 2018). K hybridizaci dochází obvykle při vysokém počtu volně pohybujících se psů a populace vlků je tím pádem pod silným loveckým nátlakem (Vilà & Wayne 1999, Mech & Boitani 2003). Vlk obecný je v Bulharsku brán jako druh zvěře a jeho lov je povolen po celý rok (Popova & Zlatanova 2020).

Otázkou zůstává, jak se vlk připojil ke skupině? Narodil se v ní nebo se připojil? Pokud jde o výsledek hybridizace, existují dvě možnosti. Vlk je křížencem psa a vlčice nebo vlka a

feny. Podle studií týkajících se oné hybridizace, je zkřížení vlka a psa asymetrické a ve většině případů se jedná o křížení psa a vlčice (Vilà & Wayne 1999). Randi (2011) tvrdí, že problém s hybridizací v Bulharsku je vážný a podílí se na genetickém stavu vlků v Evropě. Jakmile k ní dojde, je velmi obtížné tento proces zastavit, zvláště pokud jsou hybridy nadprůměrně plodní (Allendorf et al. 2001). Někteří auroři naznačují rozdílné chování hybridů, jako je synantropní chování a plnění hospodářských zvířat (Bassi et al. 2017). Výsledky studie mohou být prvním krokem k lepšímu pochopení vztahů vlka / psa / hybrida ve volné přírodě a jejich vlivu na ni.

3.8 Ekologie divokých psů v Alabamě

3.8.1 Materiály a metody studie

3.8.1.1 Oblasti studie

Pro výzkum pánů Scott & Causey (1973) byly vybrány dvě studijní oblasti. První je Saugahatchee a je umístěna v Lee County ve východní části Alabamy poblíž Auburnu. Její rozloha je 3 636 ha a je v soukromém vlastnictví několika obyvatel. Lesy jsou složeny z borovice listonosé, borovice kadidlové a ořechu. V oblasti jsou malá obdělávaná pole a pastviny. Druhou oblastí je Childersburg v okrese Talladega. Rozloha je 1 616 ha. Daří se zde borovici kadidlové, která je proložena duby a ořechy. Oblast je ohraničena drátěným plotem. V Saugahatchee probíhala studie od května 1970 do června 1971 a v Childersburgu od října 1970 do března 1971.

3.8.1.2 Hodnocení typu psa

Psi byli chytáni prostřednictvím živých pastí, do kterých se vkládalo odpadní syrové maso. K rozlišení, zda se jednalo o psa krotkého (ochočeného), divokého nebo volně se pohybujícího sloužilo pozorování chování. Krotký pes byl ohodnocen tak, že v přítomnosti člověka vrtěl ocasem a choval se klidně. Všichni takový psi byli ihned vypuštěni. Psi, kteří vykazovali agresivní chování, spadali do kategorie divocí. Znamky agrese zahrnovaly štěkání, vrčení a pokus o kousnutí. Psům bylo dáno telemetrické zařízení a následná stopa ukázala, že 11 ze 13 psů bylo opravdu divokých. Dva psi občas navštívili domácnost a jejich hodnocení bylo změněno na volně se pohybující psy. Nepovedlo se všechny psy zachytit a byli ohodnoceni na základě jejich pohybu s ostatními psy nebo podle charakteristického zbarvení a plemene. Psi pohybující se u domů a na dvorech občanů se zařadili do kategorie volně se pohybujících. Označili se plastovými nebo koženými obojkami. Takto označení psi nebyli nikdy viděni pobíhat s divokými psími skupinami.

3.8.1.3 Morfologie

Divokým psům bylo měřeno tělo a zaznamenávány morfologické charakteristiky (zbarvení a možná kombinace plemen). Důvodem bylo odlišení od ostatních kříženců.

Základem pro srovnávání byli psi chyceni do pastí, kteří představovali typické křížence v obydlených oblastech. Meřila se hmotnost, tělesná délka a kohoutková výška. Délka a barva srsti, velikost a tvar těla (hlavy) sloužili k identifikaci kombinace plemen.

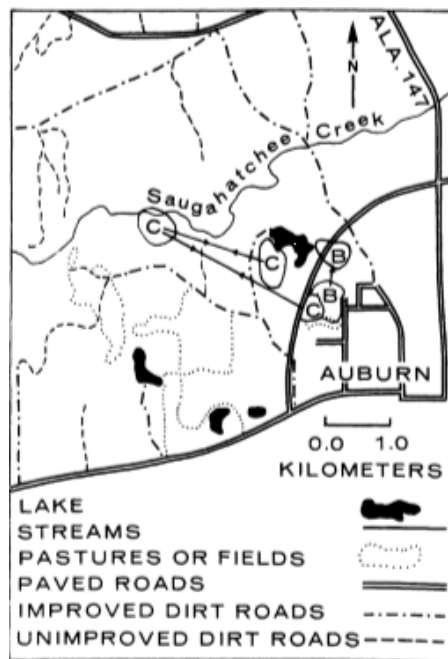
3.8.1.4 Radiotelemetrický postup

Psům bylo dáno radiotransmiterové zařízení, aby bylo možné trasování. Frekvenční rozsah vysílače je 150-151 MHz. Psi nosili zařízení zabudované do obojků, které neměly žádné fyzické ani behaviorální účinky. Většina psů se do několika minut po vypuštění přidala ke své skupině. Heezen a Tester (1967) popsal funkci antény a to tak, že anténa pro příjem signálu se namontovávala na vozidlo a v případě horšího signálu se začalo využívat pomoci lehkého letadla. Každá skupina divokých psů byla lokalizována v průměru čtyřikrát týdně. Na lokalizovaném místě byla snaha určit, zda se skupina pohybovala. Hodnocena byla i celková vzdálenost. Telemetrické zařízení sloužilo i k přímému pronásledování psů a vizuálního hodnocení chování, predátorství a čerpání benefitů z prostředí (Scott & Causey 1973).

Co se týče morfologie, tak analýza rozptylu nevykazovala významné rozdíly mezi naměřenými hodnotami u psů divokých a u psů volně se pohybujících. Výjimkou byl jeden pes. U 9 z 12 psů vypadalo, že nejvíce převládá plemeno kolie. Nejvíce vyskytujícími se barvami byla černá, pálení nebo bílá a po kombinace všech tří barev.

Ve výzkumné oblasti Saugahatchee byly nalezeny tři skupiny divokých psů. Burt (1943) popsal tzv. „home range“ a u skupiny A dosahoval okolo 1050 hektarů. Velikost území byla zjištěna pomocí 77 různých denních radiolokací. U skupiny B byla velikost území 444 hektarů díky 76 radiolokacím. Velikost území C byla minimálně 565 hektarů a tato skupina byla nejvíce stabilní z pohledu chování psů.

Změny území souvisí i s teplotním obdobím a sezónními změnami. Rok se rozdělil na dvě hlavní roční období, na chladné a teplé. Rozdělení proběhlo na základě klimatologických údajů (Auburn University Agricultural Experiment Station 1972). Chladná sezóna byla od 16. října do 9. dubna a teplá od 10. dubna do 15. října. Sledování poukázalo na změnu denní odpočinkové oblasti v závislosti na teplotě. Data jsou čerpána pouze z radiolokací, kdy bylo zřejmé, že je skupina v klidu. Místo odpočinku v teplé sezóně bylo ve vlhkých rovinách podél toků. V chladném období bylo místem odpočinku naopak sušší prostředí a vrcholy hřebenů, kde bylo například husté zalesnění. Skupina B využila v chladném období horské svazy v jihovýchodní části jejich domovského území. Během teplého období se skupina přesunula přibližně o 0,8 km na sever. Skupina C se pohybovala mezi dvěma základními oblastmi (viz obr. 7). Podle záznamů radiolokací byla vyšší denní aktivita během chladného období a během obou ročních období byla vyšší aktivita v noci.



Obr. 7 Změny území skupiny B a C

Kolem známých obydlených oblastí nebyli odchyceni žádní divokí psi a to naznačovalo, že studovaná populace byla izolována. Pasti v oblasti Childersburgu zachytily pouze jednoho divokého psa, což naznačuje, že jejich hustota je velmi nízká. Zdrojem divokých psů je reprodukce nebo přijetí volně se pohybujícího psa do skupiny. Z devíti narozených štěňat zemřelo jedno v pasti. Ve fázi ukončení studie bylo jedno mládě nejméně čtyřměsíční a další dvě téměř jednorocní. Míra přežití divokých mláďat se pohybovala kolem 33 % a do 1 roku přibližně 22 %. Ve skupině B byl jeden pes s obojkem, což značí, že byl dříve krotký. Tento pes (č. 14), byl viděn se skupinou a poté se vždy vracel domů. Se skupinou A pobíhalo osm psů, kteří byli viděni jen jednou, a ne déle než na 24 hodin. Plyne z toho fakt, že existuje určitá možnost se stát členem skupiny a být přijat (Scott & Causey 1973).

Během studie bylo viděno 66 psů, které se nepodařilo odchytit. Všichni, až na tři, utekli nebo se jim podařilo ukrýt, když se přiblížil ošetřovatel. Někteří psi s obojkem pro „krotké“ psy ihned při první příležitosti utekli z pasti. Vidění pobíhajícího psa v lese hned neznamenalo, že byl pes divoký. Šance vidět opravdu divokého psa byla nízká. Bez použití sledovacího zařízení se podařilo spatřit psy pouze třikrát.

Výsledky odchytů poukázaly na fakt, že zdivočelí psi jsou náchylnější k opětovnému chycení do pasti. Hlavní příčinou bylo nejspíše umístění pastí a jejich návnada. Pasti byly umísťovány daleko od domovů, takže se s nimi setkávaly častěji než ochočení psi. Zároveň se do pastí dávalo syrové maso, a to je pro hladového psa velmi přitažlivé.

Určitým způsobem zařazení psa do kategorie byla samostatná charakteristika chování a lapení do pasti. Kritéria chování však nebyla přesná. Jistým způsobem identifikace divokého

psa je radiotracking. Cook (1952) navrhl, že se vyvíjí nový druh psovitých šelem. Cookovy předpoklady byly založeny na pozorování psů, mezi nimiž byli kojoti (*Canis latrans*) a psi domácí. Častá přítomnost divokých psů mezi krotkými a volně se pohybujícími ukazuje, že divocí psi nejsou reprodukčně odtrženi. Tudíž je vývoj nového druhu nejistý. Psi nevykazovali zjevné rozdíly ve velikosti, tím pádem neexistuje žádný zvláštní požadavek na velikost pro přežití ve volné přírodě.

Sezónní změny lokalit se zdají být úzce spjaty s hledáním příjemných teplot. Psi v teplých měsících vyhledávali stinné a vlhké oblasti, protože tam bylo chladněji. Během chladných měsíců naopak suché a slunné oblasti. Aktivita byla v průměru větší během noci než během dne (Scott & Causey 1973).

4 Závěr

Cílem této bakalářské práce bylo zpracování literárního přehledu, který se bude věnovat problematice sociálního chování zdivočelých volně žijících psů. Je utvořen souhrn na základě poznatků čerpaných z odborné literatury a zahraničních studií. Rešerše obsahuje porovnání behaviorální odlišnosti a podobnosti způsobu života ferálních psů a jejich původních předků vlků.

Potenciál feralizace roste více od druhé poloviny 20. století. Souvisí to s tím, že kontinenty jsou početně obydleny. Divoce žijící zvířata mají dopady na životní prostředí (Kruuk & Snell 1982, Barnett & Rudd 1983). Zdivočelá zvířata domestikovaných druhů nejsou pod dohledem lidí a není o nich přehled. Pracuje se s evoluční perspektivou, že zvířata prošla procesem domestikace v opačném směru. Dedomestikace je široce pojímána jako synonymum feralizace, ale není to nová myšlenka.

Nejznámějším a pravděpodobně nejdéle zdivočelým psem je pes dingo. Dingo je označován jako největší australský suchozemský predátor. V Austrálii je znám jako „divoký pes“ (Crowther et al. 2014). Na australském kontinentu se vyskytuje minimálně 3000-5000 let. Od příchodu do Austrálie a před příchodem evropských kolonistů byl dingo podroben nejméně 3000 let izolaci od ostatních psovitých šelem a nejspíše také genetickému driftu a přirozenému výběru. Dingo má poměrně širokou hlavu, zúženou tlamu, vztyčené uši a huňatý ocas (Kerr 1792). Ve srovnání s podobně velkým domácím psem má delší a štíhlejší tlamu. Na zadních nohách nemá paspárky (Ciucci et al. 2003). Ve srovnání s vlky je menšího vzrůstu a vyskytuje se u něj variabilnější zbarvení srsti.

Vlk je sociální druh a sdružuje se do smeček, které jsou v zásadě rodinná skupina (Mech 1970). Mezi členy je pevně nastolena hierarchie. Členů je obvykle 5 až 8, ale jsou i výjimky. Průměrně se vlkům rodí ve vrhu 6 mláďat. V době péče o mláďata se zapojují helpři, aby vypomáhali. Pravděpodobněji, než forma altruismu je tato role považována za součást optimální reprodukční strategie těch jedinců, kteří dočasně odkládají reprodukci (Packard et al. 1983). Vlci osidlují území vzdálené lidským obydlím a nemají problém s tím, že se nedaleko nich nachází další smečka. Jsou to především predátoři velkých savců včetně jelenů, losů, ovcí nebo koz. Před samotným ulovením probíhá nejdříve pronásledování v rozmezí od 100 do 5 km. Většinou se konzumuje celá oběť, až na větší kosti a části kůže.

Psí skupina je spíše o soužití monogamních chovných párů a ostatních členů (mláďat nebo párových členů) (Scott & Fuller 1965). Psů je ve skupině průměrně 2-6 psů (Causey & Cude 1980) nebo 2-5 psů, jak uvedli (Scott & Causey 1973). Ve vrhu se rodí průměrně 5 štěňat. S péčí nepomáhají ostatní členové a psi nejsou závislí na otcovské péči. Péče je pouze na matce. Území osídlení psů je lokalizováno v blízkosti lidí. Tento fakt by mohl značit, že k přežití částečně vyhledávají lidskou pomoc. Psi upřednostňují menší kořist, kterou zvládnou chytit.

5 **Literatura**

- Adorjan A. S. & Kolenosky G. B. 1969. A manual for the identification of hairs of selected Ontario mammals. Department of Lands and Forests. Research Branch **90**: 1-64.
- Allendorf F. W., Leary R. F., Spruell P. & Wenburg J. K. 2001. The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *Trends in Ecology & Evolution* **16**: 613–622.
- Anderson R. M. & May R. M. 1979. Population biology of infectious diseases. *Nature* **280**: 361-367, 455-461.
- Arnstein P., Cohen D. H. & Meyer K. F. 1964. Dingo blood improves famous cattle dog. *Journal of the American Veterinary Medical Association* **145**: 933–936.
- Barnett B. D. & Rudd R. L. 1983. Feral dogs of the Galapagos Islands: impact and control. *International Journal of Studies on Animal Problems* **4**: 44-58.
- Baker C. & Manwell C. 1981. "Fiercely feral": on the survival of domesticates without care from man. *Zeitschrift fur Tierzuchtung und Zuchtungsbiologie* **98**: 241-257.
- Bassi E., Canu A., Firmo I., Mattioli L., Scandura M. & Apollonio M. 2017. Trophic overlap between wolves and free-ranging wolf×dog hybrids in the Apennine Mountains, Italy. *Global Ecology and Conservation* **9**: 39–49.
- Beck A. M. 1973. *The ecology of stray dogs: a study of free-ranging urban animals*. Baltimore: York Press.
- Beck A. M. 1975. The ecology of "feral" and free-roving dogs in Baltimore, pp. 380-390. In: Fox M.W., Edit. *The wild canids*. New York: Van Nostrand Reinhold.
- Bekoff M., Daniels T. J. & Gittleman J. L. 1984. Life history patterns and the comparative social ecology of carnivores. *Annual Review of Ecology and Systematics* **15**: 191-232.
- Bengis R. C. & Erasmus J. M. 1988. Wildlife diseases in South Africa: A review. *Revue Scientifique et Technique de l'Office International des Epizooties* **7**: 807-821.
- Berman M. & Dunbar I. 1983. The social behaviour of free-ranging suburban dogs. *Applied Animal Ethology* **10**: 5-17.
- Boitani L. 1981. Lupo, *Canis lupus*, pp. 61-67. In: Pavan M., Edit. *Distribuzione e biologia di 22 specie di mammiferi in Italia*. Roma: Consiglio Nazionale delle Ricerche.
- Boitani L., Francisci F., Ciucci P. & Andreoli, G. (in press). Population biology and ecology of feral dogs in central Italy. In: Serpell J., Edit. *The dog: its ecology, behaviour and evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Boitani L. & Racana A. 1984. Indagine eco-etologica sulla popolazione di cani domestici e randagi di due comuni della Basilicata. *Silva Lucana, Bari* **3**: 1-86.
- Boitani L. & Ciucci, P. 1995. Comparative social ecology of feral dogs and wolves. *Ethology Ecology & Evolution* **7**: 49-72.

- Boitani L. 2000. Action plan for the conservation of the wolves (*Canis lupus*) in Europe. *Nature and environment* **113**: 1-85.
- Boitani L., Ciucci P. & Ortolani A. 2006. Behaviour and social ecology of free-ranging dogs. In: (P. Jensen, ed.) *The behavioural biology of dogs*. CAB International, pp. 147–165.
- Boyd R. & Richerson P. J. 1985. *Culture and Evolutionary Process* (Univ of Chicago Press, Chicago).
- Brisbin I. L. Jr. 1974. The ecology of animal domestication: its relevance to man's environmental crises-past, present, and future. *Association of Southeastern Biological Bulletin* **21**: 3-8.
- Buehler L. E. 1973. *Wild dogs of the world*. Stein and Day, New York.
- Burt W. H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy* **24**(3):346-352.
- Cairns K. M., Wilton A. N. & Ballard J. W. O. 2011. The identification of dingoes in a background of hybrids, In *Advances in genetics research*: 309–327. Urbano, K.V. (Ed.). New York: Nova Science Publishers.
- Carbyn L. N. 1974. Wolf predation and behavioral interactions with elk and other ungulates in an area of high prey density. Ph.D. Thesis, University of Toronto, Edmonton.
- Caro T. M. & Bateson P. 1986. Organization and ontogeny of alternative tactics. *Animal Behaviour* **34**: 1483-1499.
- Causey M. K. & Cude C. A. 1980. Feral dog and white-tailed deer interactions in Alabama. *Journal of Wildlife Management* **44**: 481-484.
- Ciucci P. 1987. *Usò dello spazio e dell'habitat in una popolazione di cani inselvatichiti nell'Appennino abruzzese*. Laurea Thesis, University of Roma, Rome.
- Ciucci P. & Mech L. D. 1992 Selection of wolf dens in relation to winter territories in Northeastern Minnesota. *Journal of Mammalogy* **73**: 899-905.
- Ciucci P., Lucchini V., Boitani L. & Randi E. 2003. Dewclaws in wolves as evidence of admixed ancestry with dogs. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie* **81**: 2077–2081.
- Cook R. 1952. The coy-dog: hybrid with a future? *Journal of heredity* **43**:71-73.
- Corbett L. & Newsome A. 1975. Dingo society and its maintenance: a preliminary analysis M. W. Fox (Ed.), *The wild canids: their systematics, behavioral ecology, and evolution*, Garland Press pp. 369-379.
- Corbett L. K. 1989. Assessing the diet of dingoes from feces: a comparison of 3 methods. *Journal of Wildlife Management* **53**: 343-346.

- Corbett L. K. 1995. The dingo in Australia and Asia: Sydney: University of New South Wales Press.
- Crowther M. S., Fillios M, Colman N. & Letnic M. 2014. An updated description of the Australian dingo (*Canis dingo* Meyer, 1793). *Journal of zoology* **293**: 192-203.
- Cunningham D. J. 1905. Cape hunting dog (*Lycaon pictus*) in the gardens of Royal Zoological Society of Ireland. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh* **25**: 843-848.
- Daniels T. J. 1987. The social ecology and behavior of free-ranging dogs. Ph.D. dissertation, University of Colorado, Boulder.
- Daniels T. J. & Bekoff M. 1989a. Spatial and temporal resource use by feral and abandoned dogs. *Ethology* **81**: 300-312.
- Daniels T. J. & Bekoff M. 1989b. Population and social biology of free-ranging dogs, *Canis familiaris*. *Journal of Mammalogy* **70**: 754-762.
- Darwin C. 1868. The variation of animals and plants under domestication, Vols I and II, John Murray, London.
- Denney R. N. 1974. Impact of uncontrolled dogs on wildlife and livestock. *Transactions of the North-American Wildlife and Natural Resources Conference* **39**: 257-291.
- Ervynck A., Dobney K., Hongo H. & Meadow R. 2001. Born free!: New evidence for the status of pigs from Çayönü Tepesi, Eastern Anatolia. *Paléorient* **27(2)**:47-73.
- Fanshawe J. H., Frame L. H. & Ginsberg J. R. 1991. The wild dog Africa's vanishing carnivore. *Oryx* **25**: 137-146.
- Foggin C. M. 1988. Rabies and rabies-related viruses in Zimbabwe: Historical, virological and ecological aspects. D.Phil. Thesis. University of Zimbabwe 254 pp.
- Fritts S. H. & Mech L. D. 1981. Dynamics, movements, and feeding ecology of a newly protected wolf population in northwestern Minnesota. *Wildlife Monograph* **80**: 1-79.
- Fuller D., Allaby R. & Stevens C. 2014. Domestication as innovation: The entanglement of techniques, technology and chance in domestication of cereal crops. *World Archaeol* **42(1)**:13-28
- Gascoyne S. C., Laurenson M. K., Lelo S. & Borner M. 1993. Rabies in African wild dogs (*Lycaon pictus*) in the Serengeti region, Tanzania. *Journal of Wildlife Diseases* **29**: 396-402.
- Gavitt J. D., Downing R. L. & McGinnes B. S. 1974. Effects of dogs on deer reproduction in Virginia. *Proceedings of the Annual Conference of the Southeastern Association of State Game and Fish Commissioners* **28**: 532-539.
- Gipson P. S. 1972. The taxonomy, reproductive biology, food habits, and range of wild *Canis* (*Canidae*) in Arkansas. Ph.D. Dissertation, University of Arkansas, Fayetteville.

- Gipson P. S. 1983. Evaluation and control implications of behavior of feral dogs in Interior Alaska in „Vertebrate pest control and management materials: Fourth Symposium“. Kaukeinen D.E. (Ed.), American Society for Testing and Materials Special Publication **4**: 285-294.
- Gittleman J. L. 1989. Carnivore behaviour, ecology and evolution. London: Chapman & Hall.
- Godinho R., Llaneza L., Blanco J. C., Lopes S., Álvares F., García E. J., Palacios V., Cortés Y., Talegón J. & Ferrand N. 2011. Genetic evidence for multiple events of hybridization between wolves and domestic dogs in the Iberian Peninsula. *Molecular Ecology* **20**: 5154–5166.
- Goldman E. A. 1944. The wolves of North America. Classification of wolves. The American Wildlife Institution of Washington, D.C., part 2, pp. 387-636.
- Gollan K. 1984. The Australian dingo: in the shadow of man, In *Vertebrate zoogeography and evolution in Australasia*: 921–927.
- Goodman D. 1987. The demography of chance extinction. In *Viable populations for conservation*, Soulé M. E. (ed). Cambridge University Press pp. 11-34.
- Green J. S. & Gipson P. S. 1994. Feral dogs. *The Handbook: Prevention and Control of Wildlife Damage* (Ed. by S. E. Hygnstrom, R. M. Timm & G. E. Larson), pp. 1–7. University of Nebraska, Lincoln, NE, USA.
- Haber G. C. 1977. Socio-ecological dynamics of wolves and prey in a subarctic ecosystem. Ph.D. Thesis, University of British Columbia, Vancouver.
- Haldane J. B. S 1949. Suggestions as to the quantitative measurement of rates of evolution. *Evolution* **3**: 51-56.
- Harrington F. H. & Mech L. D. 1982. Patterns of homesite attendance in two Minnesota wolf packs, pp. 81-105. In: Harrington F.H. & Paquet P.C., Edits. *Wolves of the world: perspectives of behavior, ecology and conservation*. New Jersey: Noyes.
- Harrington F. H., Mech L. D. & Fritts S. H. 1983. Pack size and wolf pup survival: their relationship under varying ecological conditions. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **13**: 19-26.
- Heezen K. L. & Tester J. R. 1967. Evaluation of radio-tracking by triangulation with special reference to deer movements. *Journal of Wildlife Manage* **31**(1):124-141.
- Hirata H., Okuzaki M. & Obara H. 1986. Characteristics of urban dogs and cats, pp. 163-175. In: Obara H., Edit. *Integrated studies in urban ecosystems as the basis of urban planning, I. Special research project on environmental science (B276-R15-3)*. Tokyo: Ministry of Education.
- Hofmeyr M., Bingham J., Lane E. P., Ide A. & Nel L. 2000. Rabies in African wild dogs (*Lycaon pitus*) in the Madikwe Game Reserve, South Africa. *Veterinary Record* **146**: 50-52.

- Iljin N. A. 1941. Wolf-dog genetics. *Journal of Genetics* **42**: 359-414.
- Kat P. W., Alexander K. A., Smith J. S., Richardson J. D. & Munson L. 1996. Rabies among African wild dogs (*Lycaon pictus*) in the Masai Mara, Kenya. *Journal of Veterinary Diagnostic Investigation* **8**: 420-426.
- Keith L. B. 1983. Population dynamics of wolves, pp. 66-77. In: Carbyn L. N., Edit. *Wolves in Canada and Alaska. Their status biology and management*. Canadian Wildlife Service Report Series No. 45.
- Kerr R. 1792. *The animal kingdom*: London: Murray J. & Faulder R.
- Kleiman D. G. 1968. Reproduction in the Canidae. *International Zoo Yearbook* **8**: 1-7.
- Kleiman D. G. & Eisenberg J. F. 1973. Comparisons of canid and felid social systems from an evolutionary perspective. *Animal Behaviour* **21**: 637-659.
- Kleiman D. G. & Malcom J. R. 1981. The evolution of male parental investment in mammals, pp. 347-387. In: Gubernik D. J. & Klopfer P. H., Edits. *Parental care in mammals*. New York: Plenum.
- König J. 1979. Surplus dogs and cats in Europe. Allen R. D., Westbrook W. H. (Eds.), *The handbook of animal welfare*, Garland Press, New York, pp. 81-92.
- Kruuk H. & Snell H. 1981. Prey selection by feral dogs from a population of marine iguanas (*Amblyrhynchus cristatus*). *Journal of Applied Ecology* **18**: 197-204.
- Kruska D. 1988. Mammalian domestication and its effect on brain structure and behavior. *Intelligence and Evolutionary Biology*, eds Jerison H, Jerison I (Springer, New York), pp 211-250.
- Kusak J., E. Fabbri, Galov A., Gomerčić T., Arbanasić H., Caniglia R., Galaverni M., Reljić S., Huber D. & Randi E. 2018. Wolf-dog hybridization in Croatia. *Veterinarski Arhiv* **88**: 375-395.
- Larson G., Fuller D. 2014. The evolution of animal domestication. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **45**:115-136.
- Lescureux N. & Linnell J. D. C. 2014. Warring brothers: the complex interactions between wolves (*Canis lupus*) and dogs (*Canis familiaris*) in a conservation context. *Biological Conservation* **171**: 232-245.
- Lindstrom E. 1986. Territory inheritance and the evolution of group living in carnivore. *Animal Behaviour* **34**: 1825-1835.
- Lowhead B. D. 1983. Wolf den site characteristics in the Nelchina Basin, Alaska. MS Thesis, University of Alaska, Fairbanks.
- Macdonald D. W. & Carr G. M. (in press). Variation in dog society: between resource dispersion and social flux. In: Serpell J., Edit. *The dog: its ecology, behaviour and evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.

- Macdonald D. W. 1981. Dwindling resources and the social behaviour of Capybaras, (*Hydrochoerus hydrochaeris*). *Journal of Zoology* **194**: 371-391.
- Macdonald D. W. 1983. The ecology of carnivore social behaviour. *Nature* **301**: 379-384.
- 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.
- Mazell P. & Phillip A. 1789. Dog of New South Wales, In *The voyage of Governor Phillip to Botany Bay with an account of the establishment of the colonies of Port Jackson and Norfolk Island* J: 274–275. Phillip, A. (Ed.). London: Stockdale.
- McKnight T. 1964. *Feral livestock in AngloAmerica*. University of California, Vol. 16. Press, Berkeley.
- McKnight T. 1976. Friendly vermin: a survey of feral livestock in Australia. University of California, *Publication in Geography* **21**: 1-104.
- Mech L. D. 1966. The wolves of Isle Royale. *U. S. National Park Fauna Series* **7**:1-210.
- Mech L. D. 1970. *The wolf: the ecology and behaviour of an endangered species*. New York: Natural History Press pp. 389.
- Mech L. D. 1974. *Canis lupus*. *Mammalian Species* pp. 1-6.
- Mech L. D. 1977a. Productivity, mortality and population trends of wolves in North-Eastern Minnesota. *Journal of Mammalogy* **58**: 559-574.
- Mech L. D. 1977b. Population trend and winter deer consumption in a Minnesota wolf pack, pp. 55-83. In: Phillips R.L. & Jonkel C., Edits. *Proceedings of the 1975 Predator symposium*. Bulletin of Montana Forest Conservation Experimental Station. Missoula: University of Montana.
- Mech L. D. & Nelson M. E. 1989. Polygyny in a wild wolf pack. *Journal of Mammalogy* **70**: 675-676.
- Mech L. D. & Nelson M. E. 1990. Non-family wolf, *Canis lupus*, pack. *The Canadian Field Naturalist* **104**: 482-483.
- Mech L. D. 1986. *Wolf population in the Central Superior National Forest, 1967-1985*. U.S.D.A., North Central Forest Experimental Station Research Paper NC-270: 1-6.
- Mech L. D. & Boitani L. 2003. Wolf social ecology. In: (Mech L. D. & Boitani L., eds.) *Wolves: behaviour, ecology and conservation*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 1–34.
- Messier F. 1985. Social organization, spatial distribution and population density of wolves in relation to moose density. *Canadian Journal of Zoology* **63**: 239-245.

- Moura A. E., Tsingarska E., Dabrowski M. J., Czarnomska S. D., Jedrzejewska B. & Pilot M. 2014. Unregulated hunting and genetic recovery from a severe population decline: the cautionary case of Bulgarian wolves. *Conservation Genetics* **15**: 405–417.
- Murie A. 1944. The wolves of Mount Mckinley. U.S. National Park Service Fauna Series **5**: 1-238.
- Nesbitt W. H. 1975. Ecology of a feral dog pack on a wildlife refuge, pp. 391-395. In: Fox M.W., Edit. *The wild canids*. New York: Van Nostrand Reinhold.
- Nowak R. M. 1970. Report on the red wolf. *Defenders Wildlife News*, pp. 82-94.
- Nowak R. M. 1979. North American Quarternary Canis, Monograph of the Museum of Natural History. University of Kansas Monograph, **6**: 1-154.
- O'Brien M. & Laland K. 2012. Genes, culture, and agriculture: An example of human niche construction. *Curr Anthropol* **53**(4):434–470.
- O'Connor T. 1997. Working at relationships: Another look at animal domestication. *Antiquity* **71**(271):149–156
- Packard J.M. & Mech L.D. 1980. Population regulation in wolves, pp. 135-158. In: Klein A.G. & Cohen M., Edits. *Biosocial mechanisms of population regulation*. New Haven: Yale University Press.
- Packard J. M., Mech L. D. & Seal U. S. 1983. Social influences on reproduction in wolves, pp. 66-77. In: Carbyn L. N., Edit. *Wolves in Canada and Alaska. Their status biology and management*. Canadian Wildlife Service Report Series No. 45.
- Packard J. M., Seal U. S., Mech L. D. & Plotka E. D. 1985. Causes of reproductive failure in two family groups of wolves (*Canis lupus*). *Zeitschrift für Tierpsychologie* **68**: 24-40.
- Peters L. & Mech L. D. 1975. Scent-marking in wolves. *American Scientist* **63**: 628-637.
- Peterson R. O. 1977. Wolf ecology and prey relationship on Isle Royale. National Park Service Scientific Monographs Series **11**: 1-210.
- Pilot M., Greco C., vonHoldt B. M., Randi E., Jędrzejewski W., Sidorovich V. E., Konopiński M. K., Ostrander E. A. & Wayne R. K. 2018. Widespread, long-term admixture between grey wolves and domestic dogs across Eurasia and its implications for the conservation status of hybrids. *Evolutionary Application* **11**: 662–680.
- Pimlott D. H., Shannon J. A. & Kolenosky G. B. 1969. The ecology of the timber wolf in Algonquin Park. Ontario Department of Lands and Forests. Research Branch (Wildlife) **87**: 1-92.
- Popova E. & Zlatanova D. 2020. Living a dog's life: a putative gray wolf in a feral dog group. *Journal Mammalia* Volume 84 Issue 2.

- Price E. O. 1984. Behavioral aspects of animal domestication. *The Quarterly Review of Biology* **59**: 1-32.
- Procházka Z. 1994. Chov psů. Nakladatelství Českého lesa - Procházka Zdeněk, Brno.
- Rabb G. B., Woolpy J. H. & Ginsburg B. E. 1967. Social relationships in a group of captive wolves. *American Zoologist* **7**: 253-311.
- Radford C. G., Letnic M., Fillios M. & Crowther M. S. 2012. An assessment of the taxonomic status of wild canids in south-eastern New South Wales: phenotypic variation in dingoes. *Australian Journal of Zoology* **60**: 73–80.
- Randi E. 2011. Genetics and conservation of wolves *Canis lupus* in Europe. *Mammal Review* **41**: 99–111.
- Raush R. A. 1967. Some aspects of the population ecology of wolves, Alaska. *American Zoologist* **7**: 253-265.
- Rindos D. 1984. *The Origins of Agriculture: An Evolutionary Perspective* (Academic, Orlando, FL).
- Rothman R. J. & Mech L. D. 1979. Scent-marking in lone wolves and newly formed pairs. *Animal Behaviour* **27**: 750-760.
- Savolainen P., Leitner T., Wilton A. N., Matisoo-Smith E. & Lundeberg J. 2004. A detailed picture of the origin of the Australian dingo, obtained from the study of mitochondrial DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **101**: 12387–12390.
- Scott J. P. & Fuller J. L. 1965. *Genetics and the social behavior of the dog*. University of Chicago Press pp. 57-84.
- Scott M. D. & Causey K. 1973. Ecology of feral dogs in Alabama. *Journal of Wildlife Management* **37**: 253-265.
- Seal U. S. & Mech L. D. 1983. Blood indicators of seasonal metabolic patterns in captive adult gray wolves. *Journal of Wildlife Management* **47**: 704-715.
- Seal U. S., Plotka E. D., Mech L. D. & Packard J. M. 1987. Seasonal metabolic and reproductive cycles in wolves, pp. 109-125. In: Frank H., Edit. *Man and wolf*. The Netherlands: Junk Publisher.
- Shaller C. B. 1972. *Serengeti lion: A study of predator-prey relations*. University of Chicago Press pp. 321-344.
- Schonberger D. 1965. Observations on the reproductive biology of the wolf. *Z. Saugetierk* **30**(3): 171-178.
- Skinner J. D. & Smithers R. H. N. 1990. *The mammals of the southern African subregion*. Pretoria, University of Pretoria. pp 429-433.

- Spassov N. 2008. Wolf (*Canis lupus*). In: (Miteva S., Mihova B., Georgiev K., Petrov B., Wansink D., eds.) The mammals of conservation importance in Bulgaria. Neo Art, Sofia, pp. 222–233.
- Tembrock G. 1963. Acoustic behavior of mammals. Acoustic behavior of animals (R. Busnel, ed.). El Sevier Publishing Co. London pp. 751-783.
- Theberge J. B. & Falls J. B. 1967. Howling as a means of communication in timber wolves. *American Zoologist* **7**: 331-338.
- Thomas J. Daniels & Bekoff M. 1989. Feralization: The making of wild domestic animals. *Behavioural Processes* **19**: 79-94.
- van Ballenberghe V., Ericson A. W. & Byman D. 1975. Ecology of the timber wolf in Northeastern Minnesota. *Wildlife Monograph* **43**: 1-43.
- van Ballenberghe V. & Mech L. D. 1975. Weights, growth, and survival of timber wolf pups in Minnesota. *Journal of Mammalogy* **56**: 44-63.
- van Ballenberghe V. 1983. Two litters raised in one year by a wolf pack. *Journal of Mammalogy* **64**: 171-173.
- Vega F., Balckwell Schultz T., Mueller U., Currie C. & Rehner S. 2005. Reciprocal illumination: a comparison of agriculture in humans and in fungus-growing ants. *Ecological and Evolutionary Advances in Insect-Fungal Associations*. Oxford University Press, New York, pp 149–190.
- Vilà C., Savolainen P., Maldonado J. E., Amorim I. R., Rice J. E., Honeycutt R. L., Crandall K. A., Lundeberg J. & Wayne R. K. 1997. Multiple and ancient origins of the domestic dog. *Science* **276**: 1687–1689.
- Vilà C. & Wayne R. K. 1999. Hybridization between wolves and dogs. *Conservation Biology* **13**: 195–198.
- von Schantz T. 1984. Carnivore social behaviour: does it need patches? *Nature* **307**: 389.
- World Health Organization 1988. Report of WHO consultation on dog ecology studies related to rabies control. WHO/Rab. Res. / 88.25.
- Zeder M. A., Emshwiller E., Smith B. D. & Bradley D. G. 2006. Documenting domestication: The intersection of genetics and archaeology. *Trends Genet* **22**(3):139–155.
- Zeder M. A. 2012. The domestication of animals. *Journal of Anthropological Research* **68**(2):161–190.
- Zeder M. A. 2015. Core questions in domestication research. *Proceedings of the National Academy of Sciences* vol. 112 issue 11 pp: 3191-3198.

- Zimen E. & Boitani L. 1975. Number and distribution of wolves in Italy. *Zeitschrift für Säugetierkunde* **40**: 102-112.
- Zimen E. 1976. On the regulation of pack size in wolves. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **40**: 300-341.
- Zimen E. 1982. A wolf pack sociogram, pp. 282-382. In: Harrington F.H. & Paquet P.C., Edits. *Wolves of the world. Perspectives of behavior, ecology and conservation*. New Jersey: Noyes.
- Zlatanova D., Popova E. & Stojanov A. 2018. Large carnivore monitoring in Osogovo mountain with active participation of local partners – results and analyses. *Euronatur* pp. 5-7.