

1. PŮVOD PSA A DOMESTIKACE VE VZTAHU K WELFARE PSŮ

Obsah kapitoly

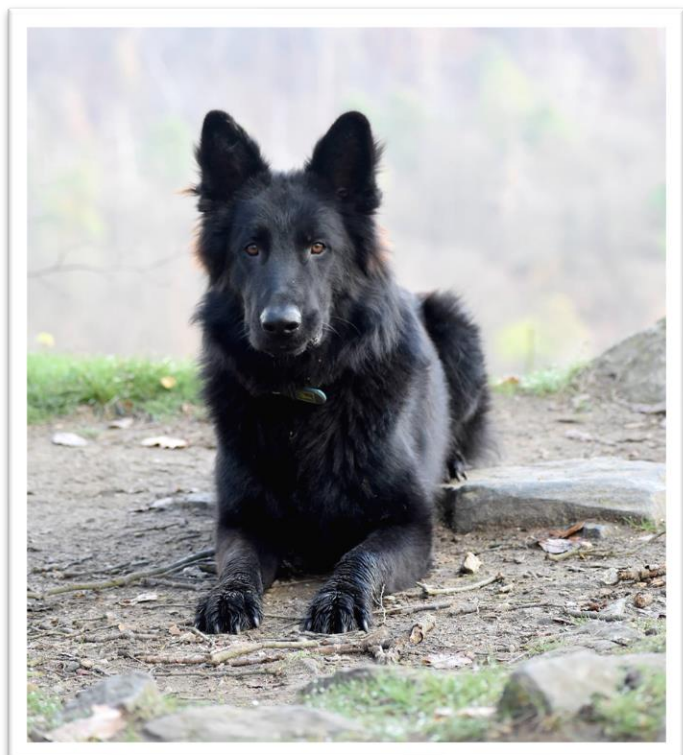
1. Úvod
2. Taxonomické zařazení psa, původ psa, předkové
3. Archeologické nálezy
4. Domestikací proces, etologické, anatomické a morfologické rozdíly mezi vlky a psy
5. Vznik plemen
6. Další informace, použitá literatura

1.) Úvod

Pes domácí (*Canis lupus familiaris*) je nejstarším domestikovaným živočichem a zároveň jedinou plně domestikovanou psovitou šelmou. Přestože se ve vědecké komunitě v současnosti vedou o domestikaci psů různé polemiky se stále nejednoznačným výsledkem, zdá se, že původ psů je na základě analýz DNA poměrně jednoznačný; za předka dnešního psa lze považovat vlka obecného (*Canis lupus*). Cesta od vlka k domestikovanému psovi však nebyla jednoduchá.

Nejnovější poznatky získané analýzou archeologických nálezů dokonce naznačují, že psi mohli být domestikováni na území České republiky; lebky psovitých šelem z doby ledové pocházející z Předmostí u Přerova mohou být nejstarším dokladem chovu zvířat člověkem a domestikace psů. Vědci se v určení doby domestikace psa neshodují (názory se významně liší, pes byl pravděpodobně domestikován v období před 11 000 až 40 000 lety). Domestikací se ale proměna psa v nejbližšího přítele člověka neskonzčila – právě naopak; s přibývajícím vědomostmi o šlechtění byli psi stále více objekty eugenických pokusů (které přetrvávají dodnes), což vyústilo ve vznik moderních plemen. V posledních dvou stoletích se pes stal jedním z nejvíce diverzifikovaných živočišných druhů na Zemi, a to hlavně díky prvotní selekci na práci a pozdější selekci na určitý fenotyp. Žádné jiné zvíře nemá tak velkou fenotypovou variabilitu jako pes. Jeho váha se pohybuje v rozmezí od 3 kg do 120 kg, výška od 15 centimetrů po necelý jeden metr.

Množství fenotypových variant je nesrovnatelně vyšší ve srovnání ostatními živočichy. Tato obrovská fenotypová diverzita s sebou přináší i některá negativa. Díky neuváženému šlechtění a častému inbreedingu spousta plemen trpí nejrůznějšími geneticky podmíněnými onemocněními, defekty a poruchami. Proto se pes stává častým objektem výzkumu mnoha laboratoří, a to nejen pro výzkum onemocnění u psů samotných. Díky velké diverzitě, obrovskému množství jedinců a snadnému sběru vzorků se v posledních letech pes domácí stává ideálním modelovým organismem. Další nespornou výhodou psa jako modelového organismu je sdílení mnoha nemocí, jako je např. cukrovka a epilepsie, s lidmi, a tím pádem možnost jeho využití ve výzkumu lidských onemocnění.



2.) Taxonomické zařazení psa, původ psa, předkové

Říše: *Animalia*
Kmen: *Chordata*
Třída: *Mammalia*
Rad: *Carnivora*
Čeleď: *Canidae*
Podčeleď: *Caninae*
Rod: *Canis*
Druh: *Canis lupus*
Poddruh: *Canis lupus familiaris*



Původ psa je primárně odvozen od základní předhistorické vývojové linie pravěkých živočichů: **Miacis – Cynodictis – Tomarctus – Eucyon – Canis lupus**. Všechny psovité šelmy, včetně psa, pocházejí z uvedeného evolučního radu. Obecně se za první předky všech šelem považují **CREODONTI (Creodonta)**, masožraví živočichové žijící před 100 až 50 miliony let. Od šelem se lišili stavbou svého chrupu – zadní zuby byly přeměněny na trháky podobně jako u šelem; trháky však vznikly přeměnou první a druhé stoličky horní řady a druhé nebo třetí stoličky dolní řady. U šelem vznikly stoličky proměněním čtvrtého horního třenového zubu a první dolní stoličky. Prašelmy lze rozdělit na dvě čeledi, které se od sebe liší stavbou chrupu – *Hyaenodontidae* a *Oxyaenidae*.

Za prvního společného předka psovitých šelem (vlka, šakala a kojota) se považuje **MIACIS**. Měl chrup psovité šelmy, velikost a stavbu těla podobnou lasici. Byl primitivním masožravým savcem žijícím na zemi a v korunách stromů. Měl 5 prstů, částečně zatahovací drápy, protistojné palce na hrudních končetinách, dlouhý, tenký ocas a malý mozek. Objevil se 60 milionů let p. n. l. a 20 milionů let p. n. l. vyhynul.

Za nejstaršího prapsa se podle archeologických nálezů považuje **TOMARKTUS**. Šlo o první skutečnou psovitou šelmu připomínající dnešní ovčáky. Žil přibližně před 20 miliony let a velikostí se přibližoval lišce. Dnes je však paleontology dokázáno, že Tomarctus se na přímém vývoji psa nepodílel, jde o slepou vývojovou větev. Za předka psovitých šelem je dnes považován **LEPTOCYON**. Byli to malí psi vážící méně jak 2 kg, kteří se živili převážně malými živočichy a rostlinami. Poprvé se objevili v raném oligocénu (asi před 32 miliony let) v Severní Americe a přetrvali až do pozdního miocénu. Z hlediska anatomických znaků byli psi z rodu *Leptocyon* charakterističtí úzkým rostrem, prodlouženou spodní čelistí a také úzkými štíhlými premoláry, což je znak, který zdělili všechny další rody psovitých šelem z podčeledi *Caninae*.

Pro společný fylogenetický původ vlků, šakala a kojota svědčí společný předek a také shodný počet chromozomů. Tyto druhy se mezi sebou úspěšně páří a dávají plodné potomstvo. Přesto je nejpravděpodobnějším předkem všech nebo velké většiny psů vlk.

Je všeobecně známo a několikrát prokázáno, na základě morfologických, behaviorálních i genetických studií, že se pes vyvinul z vlka obecného. Tuto teorii podporuje i fakt, že vlk obecný je psovi nejvíce příbuzný ze všech psovitých šelem a sdílí s ním 98 % své mitochondriální DNA. Ohledně místa a času první divergence psa od vlka nemají vědci stále jasno. Výzkum často komplikuje bohatá demografická historie psa a také křížení mezi vlky a psy, ke kterému docházelo i po oddělení psa jako samostatné vývojové linie. Mnoho studií se shoduje na tom, že k oddělení psa od vlka došlo pravděpodobně jen

Obrázek: *Miacis* – první předek psovitých šelem.



Zdroj: <https://www.britannica.com/animal/Miacis>

jednou, a to ve východní Asii. Tamní psi totiž vykazují největší genetickou diverzitu, což naznačuje poměrně velkou ancestrální populaci oproti ostatním oblastem. Byl také potvrzen velmi úzký vztah mezi asijskými psy a vlky. Je pravděpodobné, že než došlo k radiaci psů z východní Asie do zbytku světa, byla jejich populace dlouho izolována. Jiné studie ovšem ukazují, že data, určující původní místo vzniku psa, nejsou tak jednoznačná, jak se na první pohled zdá. Je možné, že původním místem mohla být i střední Asie, což naznačuje genetická analýza (analýza vazebných nerovnováh a mitochondriálních genomů). Ze střední

Obrázek: Vlk obecný – předek psa.



Asie by se pak psi, nesoucí téměř kompletní set mitochondriálních a Y haplotypů, rozšířili do blízkých asijských regionů, včetně východní Asie. Zde by díky větší efektivní velikosti populace byla zachována většina haplotypů, a tím i vyšší genetická diverzita oproti Asii střední.

Jednou z nejnovějších hypotéz je možnost, že pes byl domestikovaný na území Eurasie, a to dokonce dvakrát, nezávisle na sobě. Na základě analýz mitochondriálního a jaderného genomu spolu s fosilními nálezy byli psi rozděleni do dvou geograficky i geneticky oddělených linií. První z nich je východoasijská linie, obsahující starobylá čínská a tibetská plemena. Druhá, západní eurasijská linie, obsahuje moderní evropská plemena. Tento fakt naznačuje možnou domestikaci dvou geneticky odlišných vlčích populací na obou stranách Eurasie.

3.) Archeologické nálezy

Nejčastěji přijímaná teorie mezi vědci i archeology je, že pes byl domestikován přibližně před 15 000, respektive 11 - 16 000 lety. Fosilní nálezy ve východní Asii spolu s genetickými analýzami ale naznačují, že k oddělení druhů mohlo dojít už mnohem dříve, již ve svrchním paleolitu, a to přibližně před 33 - 40 000 lety. Psi vytvořili samostatnou evoluční linii právě v tuto dobu a přibližně před 15 000 lety, tedy v době, kterou udávají některé studie jako období, kdy došlo k divergenci, se psi začali rozšiřovat po celém světě. Tuto teorii podporuje i analýza fosilní DNA vlka Taimyr, údajně nejbližšího přímého předka psa, která také prezentuje možnost, že k oddělení psů od vlka mohlo dojít mnohem dříve než datuje většina studií, a to přibližně před 27 - 40 000 lety. Podobné výsledky přináší i studie ukazující na možnou přítomnost dvou odlišných populací domestikovaných psů již v paleolitu, a prezentuje tedy možnou brzkou domestikaci již před rozkvětem zemědělství. Výzkumy dřívější divergence komplikuje nejen absence fosilních nálezů, ale hlavně problematika určování druhů z fosilních nálezů. V některých případech lze totiž jen velmi těžko rozlišit, zda se jedná o vlka, který se již velmi podobá psu, nebo o psa, který se ale stále velmi podobá vlku.

Navzdory podobnosti paleontologové popisují určité znaky, jak fosilie psa a vlka odlišit. Například psi lebku lze od té vlčí odlišit na základě několika morfologických znaků: psi mají relativně kratší a širší rostrum – přední část lebky, širší mozkovnu, kratší lebku a v neposlední řadě širší patro, než je tomu u vlků. V raných fázích domestikace docházelo u psa v důsledku zmenšení čelistí také ke stěsnání zubů. Mezi úplně nejstarší archeologické nálezy psa patří lebky, které byly objeveny v Belgii – jeskyni Goyet, 31 700 př. n. l., a v Rusku – jeskyni Razboinichya v pohoří Altaj na Sibiři, 33 000 př. n. l. Podobně staré lebky přisuzované psům byly nalezeny i v České republice v Předmostí u Přerova. U jedince ze Sibiře však nebyly některé morfologické znaky, které jsou pro domestikované psy typické, ještě plně vyvinuty a jeho původ byl nejistý. Objasnila ho až genetická analýza kontrolní oblasti mtDNA. Ta byla porovnána s DNA dnešních vlků, psů, kojetů a prehistorických psovitých šelem z Nového světa. Ukázalo se, že tento jedinec je skutečně blíže příbuzný k současným domestikovaným psům než k dnešním vlkům. Je

Obrázek: Jedna z nalezených lebek protopsa v Předmostí u Přerova.



(Zdroj: Moravské zemské muzeum)

Oberkassel, 14 700 př. n. l., a Kartstein cave, 12 500 př. n. l., byla objevena psí čelist a lebka. V Rusku na lokalitě Eliseevichi I, 13 000 – 17000 př. n. l., byly nalezeny dvě psí lebky, na Ukrajině v oblastech Mezin a Mezhirich byly taktéž nalezeny dvě lebky psa a na území Izraele se jednalo o více nálezů patřících pravděpodobně psům, 12 000 př. n. l. Názory na nejstarší psí fosilie však nejsou jednoznačné. Studie, která zkoumala nálezy šelem z jeskyně Goyet a Eliseevichi z Ruska, došla k odlišnému závěru o jejich původu. Dle nich jsou to nejspíše vlci, kteří byli v kompetici s lidmi o potravu pozměnění přírodní selekcí, a tím se stali morfologicky odlišní od ostatních vlků. Variabilita vlků byla totiž v době domestikace psa větší než dnes.

4.) Domestikační proces, etologické, anatomické a morfologické rozdíly mezi vlky a psy

Až donedávna se vědecká komunita zabývající otázkou domestikačního procesu psů přiklíněla k teorii formulované britským vědcem Franciséem Galtonem v roce 1865. Podle Galtona vlka ochočili lidé tak, že se jednoduše zmocnili vlčích mláďat a začali je vychovávat jako domácí zvířata. Z uvedeného by tedy mělo vyplývat, že domestikace je přirozeným důsledkem držení zvířat v zajetí. Galton také uvádí, že zvířata byla krocena znovu a znovu, což jim dává množství příležitostí stát se domestikovanými. V současnosti se však připouští, že Galtonova teorie obsahuje určité nedostatky v chápání komplexnosti vztahu mezi člověkem a psem. Přehlíží například skutečnost, že transformace z vlka na psa se pravděpodobně uskutečňovala v průběhu tisíců let. Vědci se také domnívají, že společný život v lidských táborech by nestačil na to, aby se divoká povaha vlčích mláďat zcela změnila v domestikovanou. V současnosti se tedy za pravděpodobnější scénář domestikace považuje alternativní tzv. self-domestikační teorie, kterou navrhli v roce 2003 Schleidt a Shalter. Autoři formující teorii věří, že díky koevoluci lidí a vlků vznikly příležitosti k vzájemné interakci. Lidé i vlci jsou sociální druhy, které lovili stejnou kořist – právě zbytky kořisti přilákaly vlky k lidským sídlům. Budiansky v roce 1992 vyslovil domněnku, že právě vlci iniciovali kontakt s lidmi, což později vedlo k domestikaci. Nejdůležitější jedinci přibližující se k sídlům byli pravděpodobně krotčí než jiní vlci. Vztah s člověkem jim přinesl výhody v podobě potravy a tepla, ale zároveň získali i nevýhodu – ztratili vlastnosti potřebné k přežití ve volné přírodě. Psi se tedy během domestikace museli adaptovat na nejrůznější změny podmínek a stylu života a zároveň byli později vystaveni silné umělé selekci, což se podepsalo i na jejich genomu. To způsobilo odlišnosti v psím genomu oproti vlčímu.

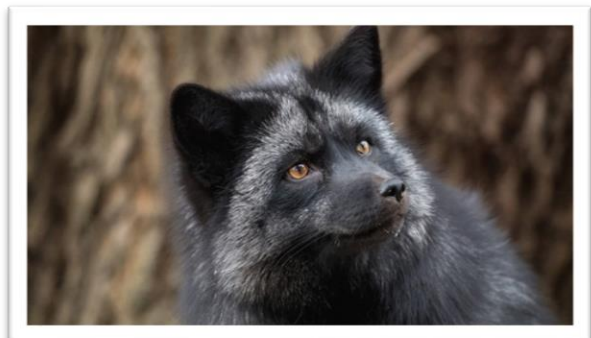
Rozdíly v etologii psů a vlků

Psi se od vlků liší mimořádně vyvinutými sociálně kognitivními schopnostmi. Tyto schopnosti byly zkoumány v mnoha experimentech, kde se testovalo, jak psi rozumí lidským gestům. Výsledky prokázaly, že psi dokážou porozumět komunikačnímu chování u lidí. Psi tak prokázali svou schopnost v porozumění a využití lidské komunikace, naopak u vlků se tyto sociálně kognitivní schopnosti neprojevily i přesto, že v kontaktu s lidmi byli již jako vlčata. Je však možné, že za vznikem těchto schopností nestojí přímá selekce, ale že jsou vedlejším produktem selekce pro potlačení strachu a

však možné, že stejně jako tento jedinec, tak i ostatní domnělí nejstarší psi, domestikačním procesem teprve procházeli a zastavili se v jeho počáteční fázi. Domestikace mohla být přerušena posledním glaciálním maximem (LGM), které ovlivnilo i způsob života tehdejších lidí. Linie těchto počátečních psů žijících před LGM tudíž pravděpodobně vyhynuly a nejsou předky dnešních psích plemen. Hovoří se o protodomestikaci.

Za nejstarší fosilie, které by mohly patřit předkům dnešních psů, jsou považovány nálezy pocházející z Evropy a Blízkého východu. V Německu na lokalitách Bonn-

Obrázek: Selektce na krotkost vedla u lišek mimo jiné i ke změnám barvy.



(Zdroj: <https://www.sciencenews.org/article/russian-foxes-tameness-domestication>)

agresivity vůči lidem. Tak je tomu například i u domestikovaných stříbrných lišek (experiment ruského genetika Dmitrije Beljajeva v 50. letech), které byly šlechtěny pouze na jednu vlastnost – krotkost. Kromě této požadované vlastnosti se u nich objevily i jiné morfologické či behaviorální změny. Jednou z nich je právě schopnost porozumění lidským gestům. Tato domestikovaná liščata jsou úspěšnější v nalezení potravy na základě lidských gest než divoká liščata, a dokonce jsou stejně úspěšná jako štěňata. Selektce pro krotké chování se ukázala jako dostatečná na změnu těchto sociálně kognitivních schopností.

Jedním z dalších rozdílů mezi psy a vlky je ten, že psi vyhledávají oční kontakt s člověkem. To může být hlavní důvod, proč vlci ve výše zmíněných úkolech za psy výrazně zaostávají. Ukázalo se, že socializovaní vlci byli méně úspěšní v úkolu, kde lidé použili gesto, které sestává z ukazování na objekt z větší vzdálenosti. Lépe se jim dařilo, když gesto zahrnovalo ukazování z blízké vzdálenosti či přímý dotyk na správný objekt, a nevyžadovalo tedy přímý pohled na člověka. K testování této hypotézy byl proveden experiment, ve kterém byli psi a socializovaní vlci postaveni před neřešitelný úkol. Bylo zpozorováno, že psi se během této situace dívali na člověka mnohem častěji než vlci. U psů také docházelo k této reakci dříve než u vlků. Je tedy zřejmé, že psi získali schopnost dívat se do lidské tváře, což představuje nezbytný počáteční krok k jejich vzájemné komunikaci. Vybrané rozdíly v etologii vlků a psů jsou shrnuté do tabulky.

Obrázek: Dmitrij Beljajev a jeho lišky.



(Zdroj:

<https://www.nytimes.com/2019/12/03/science/foxes-tame-belyaev.html>)

Obrázek: Psi jsou na rozdíl od vlka schopní následovat vedení člověka. Na obrázku je vyobrazen experiment – osoba ukazuje na misku, ve které je ukryto jídlo.



Tabulka: Vybrané rozdíly v etologii mezi vlkem a psem způsobené domestikací.

behaviorální projev	vlk	pes
stupeň aktivity	vysoký, rozdílný v závislosti na postavení v hierarchii	závisí od plemene
průzkumné chování	vysoké, rozdílné v závislosti na postavení v hierarchii	výrazná sensorická specializace
neofobie	nízký práh/slabá habituace	vysoký práh/rychlá habituace
vokalizace: skupinové vytí štěkání kňučení	velmi časté zřídka – při ohrožení absentuje	méně časté – zahrnuje štěkání běžné v mnohých situacích běžné
agonistické projevy: úder do boku sevření pysku	běžné prezentace dominance	zřídka – plemena blízké vlkům zřídka – plemena blízké vlkům
olizování tváře (pozdrav)	běžné – nízká frekvence	běžné – vysoká frekvence
sekundární sociální vazby	slabé	silné, kromě strážních psů
trenovatelnost	horší	dobrá, v závislosti na plemeni
alelomimetické chování	výrazné	výrazné u některých plemen
dominance	komplexní, obvykle lineární	běžná, ale vysoce variabilní
bojovnost	rozdílná dle hierarchie	rozdílná dle plemene
sexuální chování: dospívání samičí říje samčí říje	ve 2 letech anuální estrus sezónní spermiogeneze	v 6.- 9. měsíci binuální estrus trvalá spermiogeneze

Fyziologické změny

Díky rozkvětu zemědělství byli psi nuceni přejít ze stravy skládající se hlavně z masa na stravu bohatší na škroby. Trávení škrobu psům a vlkům usnadňuje gen *AMY2B*, který kóduje alpha-2B-amylázu. Zatímco vlčí genom obsahuje pouze dvě kopie tohoto genu, počet kopií v psím genomu se pohybuje od 4 do 30 kopií v závislosti na geografickém původu plemen a podílu zemědělství na obživě daného obyvatelstva. Dalšími dvěma geny, které ulehčují trávení škrobu, jsou *MGAM* a *SGLT1*. I u těchto genů byly nalezeny stopy selekce. Tyto změny naznačují, že adaptace na stravu s vyšším obsahem škrobu mohla být stěžejní v procesu domestikace psa, kdy rozvoj zemědělství mohl domestikaci výrazně urychlit. Ukazuje se, že tato adaptace se vyskytla u psů až později, v souvislosti s rozvojem zemědělství, nikoliv v počátku domestikačního procesu. V té době se protopsi (stádium mezi vlkem a psem) po boku lovců a sběračů živilo více karnivorním způsobem v porovnání s dnešními psy. Nízký počet kopií genu pro amylázu u některých plemen ovšem vypovídá o tom, že počet kopií vzrostl jen u plemen, která vznikla v regionech, kde zemědělství bylo hlavním způsobem obživy. Dingo má totiž také pouze dvě kopie stejně jako vlk. Sibiřský husky, který pochází z regionu, kde hlavním způsobem obživy byl lov a sběr plodů, má od tří do čtyř kopií. Oproti tomu saluki, pocházející z regionu, kde zemědělství vzniklo, má kopií 29.

Psí plemena žijící vysoko v horách musela svůj metabolismus přizpůsobit nízké hladině kyslíku a nízkému tlaku. Bylo nalezeno pět genů spadajících do kategorií „odpověď na množství kyslíku“ a „odpověď na oxidativní stres“ (*EPAS1*, *MSRB3*, *HBB*, *CDK2*, *GNB1*). U psích plemen, žijících v nižších nadmořských výškách, nebyly výše uvedené geny nalezeny. Tyto geny, kromě *EPAS1*, nejsou sdíleny ani napříč živočichy, kteří žijí ve vysokých nadmořských výškách, což ukazuje nezávislou adaptivní evoluci těchto genů.

Další změny nastaly v reprodukčním cyklu. Uvádí se, že vlivem domestikace došlo nejen k akceleraci nástupu reprodukčního věku, kdy jsou psi schopni reprodukce již ve věku 6–12 měsíců (v případě vlků nastupuje reprodukční období až okolo 24 měsíců), ale pozměněn byl i pohlavní cyklus – zatímco vlk patří mezi monoestrické druhy zvířat, fena psa má zpravidla říji dvakrát ročně (některá plemena psů i

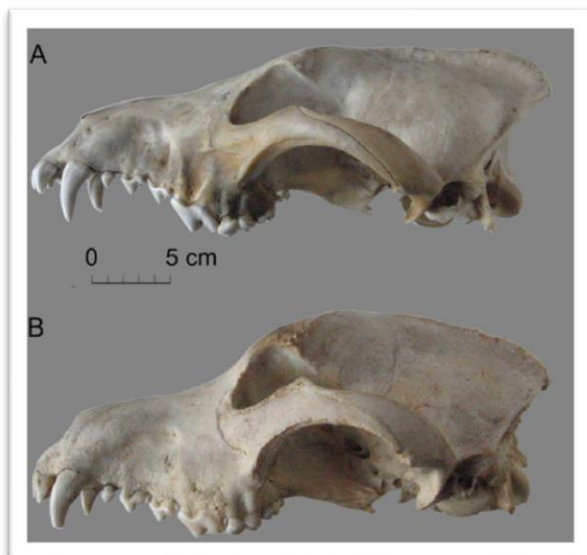
vícekrát). Změny nastaly i v samčí populaci – vlčí samci vyhledávají samice a mají zájem se pářit pouze v určitém ročním období. Tehdy dochází často k rivalským soubojům, kdy vítěz získává právo pářit se, ale po zbytek roku boj o samice neprobíhá. Naproti tomu u domácích psů se často setkáváme s celoroční sexuální aktivitou. Pozměněna je i vrcholná fáze říje, která se u psa zkrátila na pouhých 7 dní, zatímco estrus u vlka je dlouhý až 20 dní. Vrh mláďat pak bývá u vlka mnohem méně početný, než je tomu u většiny domácích psů, zpravidla to bývá maximálně okolo pěti mláďat, přičemž průměrná přežitelnost bývá mnohem nižší.

Morfologické a anatomické změny

Během domestikace došlo u psů ke změnám ve velikosti tělesných proporcí. Jejich hlava je k poměru těla menší než u vlků. S tím souvisí i redukce velikosti lebky a mozku – ten je zmenšený zhruba o 20 %. Zmenšila se smyslová centra, zhoršila se samostatnost při řešení problémů, ale zlepšila se cvičitelnost. Psí zuby jsou výrazně menší než zuby vlků; rostrum mají psi obecně kratší a širší. Změny se dotkly i trávicího traktu – vlk je převážně masožravec a má krátký zažívací trakt (masitá potrava se tráví hlavně v žaludku, který je objemný – vlk může najednou pozřít až 8 kg masa), pes je v porovnání s vlkem spíše všežravec, a proto u něj došlo k prodloužení střev.

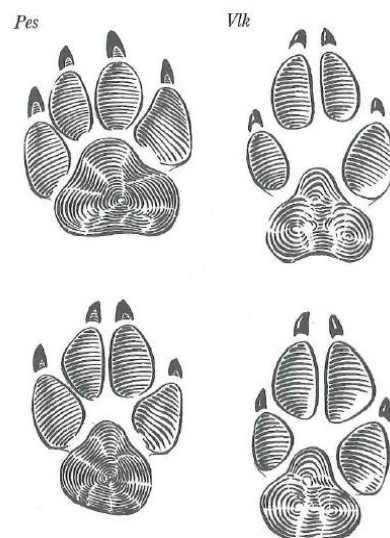
Mnoho odlišností mezi psy a jeho předky lze pochopitelně nalézt v genech kódujících typické psí fenotypové znaky. Asi nejtypičtější znakem domestikovaných živočichů, a to nejen psů, jsou klopené

Obrázek: Rozdíl v lebce psa (A) a vlka (B).



(Zdroj: Pitulko and Kasparov, 2017)

Obrázek: Porovnání stop psa a vlka.



(Zdroj: Šebková, 2008)

nebo převislé uši. Zatímco vlk a všechny ostatní psovité šelmy mají uši vztyčené, u psů můžeme pozorovat různé postavení uší. U plemen, která se vyznačují převislými ušními boltci, je dokonce alela způsobující tento znak téměř fixována. Mezi první domestikáčnické změny, které se projeví v průběhu domestikáčnického procesu, patří i zakroucení ocasu. Stejně jako u ostatních domestikovaných živočichů i u psů se objevuje neotenie neboli zachování juvenilních znaků do dospělosti. Psi proporcionálně připomínají spíše vlčí mládě než dospělého vlka.

Dalším typickým znakem psích plemen, kterým se liší od vlků, je délka končetin. Pro více než desítku plemen jsou krátké končetiny, tzv. chondrodystrofie, jedním z hlavních znaků. Tato mutace se u psů objevila až po divergenci od vlků, ale ještě před vznikem moderních plemen. Malý vzrůst, kterým se vyznačují některá plemena, je kódován genem IGF1. K jeho mutaci došlo až po oddělení psa od vlka, což prokazuje absence specifické malé alely u vlků a absence SINE elementu, který je spojován s malou velikostí nejen u psů, ale u všech divokých psovitých šelem. Mutaci sdílí všechna malá plemena, což znamená, že jejich společný dávný předek už tuto mutaci měl a nevznikla nezávisle při šlechtění jednotlivých plemen. V porovnání s vlkem se psům také různým způsobem změnila délka, struktura a

barva srsti. Vymizela původní vlkošedá barva (přírodní aguti typ; u psů je možné z původního přírodního aguti zbarvení vyštípit zbarvení black and tan – z něj jsou pak odvozeny všechny ostatní barvy).

5.) Vznik plemen

Ve vykopávkách pravěkých sídlišť nacházíme různé druhy psů, z nichž je dle některých autorů možné odvodit původ dnešních plemen; tato teorie je ale v současnosti zpochybňovaná:

1. Pes bažinný (rašelinný) = *Canis Familiaris Palustris Rütimer* žil v kolových stavbách v době asi 10 000 let před naším letopočtem. Kosterní pozůstatky se našly ve Švýcarsku, a v oblasti táhnoucí se od Baltu po Itálii. Pes bažinný je údajně prapředkem špiců, pinčů, teriérů a kníračů. Společným znakem psů byla menší až střední velikost, velmi živý temperament a přirozená ostrost. Jedinci měli kulatou hlavu a poměrně výrazný stop. Za největší z potomků psa bažinného (rašelinného) považujeme plemena vzniklá teprve nedávno (začátky chovu v polovině 19. století). Jsou to dobrman, velký knírač a erdelteriér.

2. Pes Inostranzewův = *Canis Familiaris Inostranzewi*: jeho kosterní zbytky našel ruský badatel Inostranzew ve vykopávkách v okolí Ladožského jezera. Tento pes je mohutnější než pes bažinný a je pravděpodobně přímým potomkem severoevropských vlků nebo jejich kříženců se psem bažinným. Svůj původ od něj údajně odvozují přírodní plemena psů, která si dodnes z vlčích předků dochovala mnohé společné vlastnosti. Jsou to severští tažní psi husky, severská lovecká plemena psů – všechny lajky, grónský pes, norský losí pes, keeshond a psi eskymáctí. Většina těchto primitivních plemen má, stejně jako vlci, říjí jedenkrát ročně a menší počet štěňat.

3. *Canis Familiaris Decumanus* měl mohutnou robustní stavbu těla. Nejvíce se podobá dnešním dogám a psům antických válečníků. Je to možný předek dnešních molosoidních plemen, z nichž se některá dochovala v téměř nezměněné podobě od dob antiky. Porovnáme-li některá dnešní molosoidní plemena s antickými sochami, zjistíme, že se opravdu do současnosti jejich podoba nezměnila.

4. Pes bronzový = *Canis Familiaris Matris Optima* je vývojově nejmladší. Pochází z doby bronzové 4 000–5 000 let před naším letopočtem. Mohla z něj vzniknout ovčácká plemena – německý ovčák, belgičtí ovčáci a skotský ovčák (kolie). Stavbou kostry a tvarem lebky se ovčáci psu bronzovému velmi podobají.

5. Pes popelištní = *Canis Familiaris Intermedius*: jeho kosterní pozůstatky byly nalezeny v Bavorsku, ve Švýcarsku, ale i v České republice. Šlo o psa střední velikosti se širokým čelem a kratší čenichovou partií. Od psa bronzového se lišil stavbou lebky. Ta připomíná dnešní brakýře a lovecké pudly.

6. *Canis Familiaris Leineri* je možná prapředkem chrtů. Původ chrtů je doposud obestřen záhadou. Chrti stavbou lebky (poměrem mozkovny a čenichové partie) se jako jediní nepodobají vlkům, ale připomínají spíš šakala (mají menší mozkovnu než ostatní psí plemena). Chrti měli dvě centra domestikace – východoevropské a severoafrické stepi. Další z teorií vzniku chrtů hovoří o původu ve stepních vlčích, kteří stejně jako chrti loví kořist hlavně za pomoci zraku. Jiné teorie připouštějí možnost křížení stepních vlků se šakalem.

Z uvedeného vyplývá, že jakési prototypy psích plemen byly přítomny už v dávných dobách. Nelze však hovořit o plemenech jako takových – hranice mezi plemeny byly plynulé. Přejít lidí z lovu na zemědělství umožnil brzkou divergenci psů do odlišných skupin v několika oddělených oblastech. Konkrétní oblasti pak definují zakladatelskou populaci, ze které se díky selekci vyvinuly prototypy psích plemen s nejrůznějšími vlastnostmi, specifickými pro daný region. V oddělených oblastech docházelo k vzájemnému křížení nejen mezi psy, ale i mezi psy a vlky, čímž se psí genom obohacoval a zároveň bylo zamezeno vzniku uniformních fenotypů. Selektce umožnila rozrůznění psů podle pracovního

uplatnění, ale hlavním cílem selekcí nebyl vznik nových plemen. Až recentní selekce v posledních dvou stoletích měla jako primární cíl vytvořit rozličná psí plemena, odlišná nejen vlohami pro práci, ale i vzhledem a povahou.

Za nejstarší plemena vůbec se považují asijské špicové, mezi které se řadí například akita, šarpej nebo čau čau, kteří jsou následováni starobylým africkým plemenem basenji a dvěma arktickými špici: sibiřským husky a aljašským malamutem. Skupinou, uzavírající starobylá plemena označovanou také jako bazální, jsou chrti pocházející z Blízkého východu (afgánský chrt a saluki). Fakt, že tato plemena patří mezi nejstarší, podporují také novější studie. Toto striktní oddělení od ostatních plemen může ovšem také značit jejich geografickou izolaci, díky níž jsou od ostatních geneticky diferenciována, a nemusí to být znak jejich brzkého vzniku. Většina ostatních plemen reprezentuje recentní radiaci ze sdíleného evropského základu. Jednotlivá plemena jsou sice geneticky odlišitelná, ale s největší pravděpodobností divergovali v přibližně stejnou dobu.

Jakýsi mezistupeň mezi bazálními a moderními psími plemeny tvoří takzvaní domorodí volně žijící psi, kteří žili po boku člověka, ale nebyli podrobeni stejné míře umělé selekce, jako později z nich vzniklá psí plemena. Nejedná se tedy o křížence, jaké známe dnes, kteří vznikli křížením současných plemen, ale o populace psů, které zde byly přítomné již před jejich vznikem.

Mladší plemena, tak jak je známe dnes, označovaná jako moderní, se začala vytvářet až přibližně před 200 lety právě z výše zmíněných domorodých psů. Většina moderních plemen vznikla cílenou selekcí na určité znaky a vlastnosti ze starších plemen. Jen minimum plemen bylo vyšlechtěno záměrným křížením jednotlivých nepříbuzných plemen. Pomocí křížení s jinými plemeny se obvykle upevňovaly již získané požadované znaky. Vývoj ze společného předka také dokazuje sdílení některých nemocí napříč příbuznými plemeny. Nemoc se z postiženého předka mohla přenést na jeho potomky, kteří dali vznik novým plemenům.

Ač je to u domestikovaných zvířat nezvyklé, fenotypová diverzita psa domácího není odrazem diverzity genetické. Za obrovskou fenotypovou diverzitu je odpovědné jen malé množství genů s velkým účinkem, protože drtivou většinu svého genomu sdílí pes se svým vlčím předkem. Například různé typy a délky srsti jsou určovány variacemi pouze ve třech genech. Zatímco fenotypová diverzita je nejvyšší v rámci čistokrevných psů ve vyspělých zemích, genetická diverzita je nejvyšší u křížených potulných psů v zemích rozvojových. Cílená selekce, která je odrazem velké fenotypové rozmanitosti v rámci plemen, způsobuje pokles diverzity genetické. U některých plemen se pokles diverzity manifestoval tzv. efektem hrdla láhve, který byl zapříčiněn poklesem velikosti dané populace na maximálně 50 % původního stavu. Zmenšení populace zapříčinilo fixaci alel a zároveň nezvratnou ztrátu alel. Současné chovatelské praktiky snižují genetickou diverzitu, přičemž se zvyšuje míra inbreedingu (příbuzenské plemenitby). Každé plemeno se vyznačuje unikátním profilem genetické rozmanitosti. Většina plemen mezi sebou sdílí jeden nebo žádný haplotyp, což naznačuje vznik ze stejné základny pomocí selekce. Nejnižší medián sdílení haplotypů mají asijské špicové, což poukazuje na jejich odlišnost od ostatních plemen.

6.) Další informace, použitá literatura

Další informace

- Stručná historie psů (A brief history of dogs) video: <https://www.youtube.com/watch?v=WR16wyrADo8>
- Jak se vlci vyvíjeli? (How did wolves evolve?) video: <https://www.youtube.com/watch?v=h502Blz7HXs>
- Původ psů (The origin of Dogs) video: <https://www.youtube.com/watch?v=4doKA0VpKgc>
- Marshall-Pescini, S., Kaminski, J. 2014. The social dog: History and evolution. In: Marshall-Pescini, S., Kaminski, J.: The Social Dog, Behaviour and Cognition, Elsevier, p. 3-33.
- Miklósi, Á. 2018. The dog: a natural history. Princeton University Press. Princeton, USA.
- Miklósi, Á. 2016. Dog Behaviour, Evolution, and Cognition. Oxford University Press, Oxford, UK.

- Stafford, K. 2007. The welfare of dogs. Springer, UK.

Použitá literatura

Belyaev, D.K., Plyusnina, I.Z., Trut, L.N. 1985. Domestication in the silver fox (*Vulpes fulvus* Desm): Changes in physiological boundaries of the sensitive period of primary socialization. Applied Animal Behaviour Science 13: 359-370.

Đurišin, V. 2016. Policajná kynológia, teória a prax. Univerzita veterinárskeho lekárstva a farmácie v Košiciach. Košice, Slovensko.

Frantz, L.A.F. et al. 2016. Genomic and archaeological evidence suggest a dual origin of domestic dogs. Science 352: 1228–1231.

Kottferová, J., Novacký, M., Mareková, J., Hvozdík, A. 2008. Veterinárna etológia. Univerzita veterinárskeho lekárstva a farmácie v Košiciach. Košice, Slovensko.

Larson, G. et al. 2012. Rethinking dog domestication by integrating genetics, archeology, and biogeography. Proceedings of the National Academy of Sciences 109: 8878–8883.

Li, Y., Bridgett, M., Reynolds, A., Boyko, A. R., Wayne, R. K., Wu, D., Zhang, Y. 2018. Artificial selection on brain-expressed genes during the domestication of dog. Molecular biology and evolution 30: 1867–1876.

Lindblad-Toh, K. et al. 2005. Genome sequence, comparative analysis and haplotype structure of the domestic dog. Nature 438: 803–819.

Miklósi, Á., Kubinyi, E., Topál, J., Gácsi, M., Virányi, Z., Csányi, V. 2003. A simple reason for a big difference: Wolves do not look back at humans, but dogs do. Current Biology 13: 763–766.

Miklösi, A., Polgárdi, R., Topál, J., Csányi, V. 1998. Use of experimenter-given cues in dogs. Animal Cognition 1: 113–21.

Ovodov, N.D., Crockford, S.J., Kuzmin, Y.V, Higham, T.F.G., Hodgins, G.W.L., van der Plicht, J. 2011. A 33,000-year-old incipient dog from the altai mountains of Siberia: evidence of the earliest domestication disrupted by the last glacial maximum. Plos One 6: e22821.

Parker, H.G., Dreger, D.L., Rimbault, M., Davis, B.W., Mullen, A.B., Carpintero-Ramirez, G., Ostrander, E. A. 2017. Genomic analyses reveal the influence of geographic origin, migration, and hybridization on modern dog breed development. Cell Reports 19: 697–708.

Pitulko, V. V., Kasparov, A. K. 2017. Archaeological dogs from the early Holocene Zhokhov site in the eastern Siberian Arctic. Journal of Archaeological Science: Reports 13: 491-515.

Savolainen, P., Zhang, Y., Luo, J., Lundeberg, J., Leitner, T. 2002. Genetic evidence for an East Asian origin of domestic dogs. Science 298: 1610–1613.

Stafford, K. 2007. The welfare of dogs. Springer, UK.

Šebková, N. et al. 2008. Kynologie. 2. vyd. Česká zemědělská univerzita. Praha, Česká republika.

Wang, G.D. et al. 2016. Out of southern East Asia: the natural history of domestic dogs across the world. *Cell Research* 26: 21–33.

Wijnrocx, K., François, L., Stinckens, A., Janssens, S., Buys, N. 2016. Half of 23 Belgian dog breeds has a compromised genetic diversity, as revealed by genealogical and molecular data analysis. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 133: 375-383