

KAMILA PLIS, JOANNA STOJAK

Instytut Biologii Ssaków PAN
Stoczek 1, 17-230 Białowieża
E-mail: kplis@ibs.bialowieza.pl

PROCES DOMESTYKACJI PSA: PRÓBA ROZWIĄZANIA ZAGADKI UDOMOWIENIA GATUNKU

WSTĘP

Udomowienie stanowi niezwykle ważny proces, leżący u podstawy znanego nam obecnie świata. Nie istnieje żaden współcześnie wykorzystywany przez człowieka gatunek zwierzęcia lub rośliny, który w przeszłości nie podlegałby domestykacji. Dokładne opisanie przebiegu tego skomplikowanego procesu wciąż jest niemożliwe, ale bezsprzecznie wiadomo, że najstarszym udomowionym gatunkiem był pies (*Canis lupus familiaris*). Początkowo człowiek nie szukał w psie towarzysza, ale partnera, którego zadaniem była pomoc w polowaniu i wypasie zwierząt hodowlanych oraz ochrona domostw. Kiedy człowiek i przodek współczesnego psa spotkali się po raz pierwszy? Nauka nadal nie umie jednoznacznie odpowiedzieć na to pytanie, a czas i miejsce jego domestykacji nadal pozostają nieznane (OVODOV i współaut. 2011, GERMONPRÉ i współaut. 2012, LARSON i współaut. 2012, MOREY 2014).

Celem niniejszego artykułu jest zaprezentowanie obecnego stanu wiedzy dotyczącej wciąż niepoznanej historii udomowienia psa i przedstawienie prawdopodobnego przebiegu procesu domestykacji gatunku.

PRAWDOPODOBNE CENTRA UDOMOWIENIA PSA

Lokalizacja centrów udomowienia psa wzbudza wśród naukowców sporo kontrowersji. Jedne badania zakładają, że istniało tylko jedno centrum udomowienia psa, inne sugerują, że psa udomowiono dwa razy. Mimo wielu badań, kwestia ta nie została

dotąd jednoznacznie rozwiązana. W literaturze znaleźć można wiele prac próbujących określić gdzie i kiedy pies został udomowiony, w tym artykule skupiono się jedynie na najbardziej popularnych. Opisane poniżej hipotezy nie wykluczają się wzajemnie i wszystkie mogą być prawdziwe. Aby jednak umożliwić czytelnikom zapoznanie się z pozostałymi, nieopisanymi szerzej w artykule teoriami, wymieniono je w Tabeli 1. Pokazuje ona również jak znaczne są rozbieżności pomiędzy badaniami, niektóre różniące się nawet o rząd wielkości od pozostałych [wg VILA i współaut. (1997) psa udomowiono 135 tysięcy lat temu!].

Najbardziej popularną teorią jest pochodzenie *Canis lupus familiaris* z obszarów Azji, które stanowią główny ośrodek występowania pierwotnych ras tego gatunku. Podążając tym tropem, zespół Roberta Wayne'a przeprowadził badania, które ujawniły, że światowe populacje psów charakteryzują się profilem zmienności genetycznej, prowadzącej bezpośrednio do wilków z Bliskiego Wschodu (rejon Żyznego Półksiężycza) (VONHOLDT i współaut. 2010). W sprzeczności z tym pozostają wyniki innego zespołu, który sugeruje, że ośrodek udomowienia psa umiejscowiony w Azji Wschodniej jest wątpliwy i jako bardziej prawdopodobny proponuje obszary Afryki wschodniej, cechujący się największą zmiennością genetyczną w populacji dziko żyjących psów (BOYKO i współaut. 2009).

Dopiero badania genomowe odwróciły uwagę naukowców od obszarów południowych. THALMANN i współautorzy (2013) opublikowali badania, które sugerują, że udomowienie psa mogło mieć miejsce w

Tabela 1. Dotychczasowy stan wiedzy dotyczący przypuszczalnego czasu i miejsca udomowienia psa *Canis lupus familiaris*.

Czas udomowienia [lat temu]	Miejsce udomowienia	Literatura
135.000	–	VILA i współaut. 1997
60.000-20.000*	Azja Wschodnia, Eurazja Zachodnia	FRANTZ i współaut. 2016
40.000-27.000	Azja	SKOGLUND i współaut. 2015
40.000-20.000	Europa	BOTIGUÉ i współaut. 2017
40.000	Azja wschodnia	SAVOLAINEN i współaut. 2002
32.100-18.800	Europa	THALMANN i współaut. 2013
31.000-12.000	Środkowy Wschód, Europa	VONHOLDT i współaut. 2010
15.000	Azja wschodnia	Larson i współaut. 2012

* Szacunkowy czas rozdziału psa od wilka; podział pomiędzy linią wschodnią a zachodnią psa nastąpił 14.000-6.400 lat temu.

paleolitycznej Europie. Analiza mutacji pojedynczych nukleotydów (ang. single nucleotide polymorphism, SNP) popiera tę teorię (VONHOLDT i współaut. 2010). Z kolei wyniki skanowania kompletnego genomu mitochondrialnego współczesnych psów sugerują, że udomowienie nastąpiło w południowej części Chin (około 16 tysięcy lat temu) (DRUZHKOVA i współaut. 2013).

Najnowsze opublikowane dane uzyskane w badaniach mitochondrialnego DNA (mtDNA) wskazują występowanie dwóch miejsc udomowienia gatunku, zlokalizowanych we wschodniej i zachodniej Eurazji (FRANTZ i współaut. 2016). Oznacza to, że starożytne psy azjatyckie wywodzą się od udomowionych wilków azjatyckich (co najmniej 12,5 tysięcy lat temu), a europejskie paleolityczne psy pochodzą z niezależnych procesów udomowień wilków europejskich (sprzed co najmniej 15 tysięcy lat). Połączenie pul genetycznych nastąpiło około 6,4 tysięcy lat temu, gdy psy azjatyckie zostały przetransportowane przez ludzi do Europy (FRANTZ i współaut. 2016). Odkrycie to tłumaczyłoby wyniki wcześniejszych badań, wskazujących tylko jedno centrum udomowienia.

ROLA PSA NA WCZESNYM ETAPIE HISTORII UDOMOWIENIA

Przyczyny, które doprowadziły do rozpoczęcia procesu udomowienia również wzbudzają wśród badaczy kontrowersje i opublikowano na ten temat wiele teorii. Historia relacji człowieka z psem sięga epoki kamienia łupanego. Pierwotna hipoteza zakładała, że człowiek zabierał do swojego stada szczepione wilków i odchowował je tak, że stały się częścią jego grupy. Obecnie uwa-

ża się, że wilki samodzielnie zbliżyły się do człowieka, podążając za nim i żerując na pozostawionych przez niego resztkach mięsa, głównie mamutów (BUDIANSKY 1999). Komen-salizm był sposobem na łatwe zdobycie białka (FREEDMAN i współaut. 2016).

Początkowo żerujące na resztkach upolowanych zwierząt i szwendające się w bliskiej odległości ludzi wilki wzbudzały zapewne podejrzliwość, człowiek szybko jednak zauważył, że wzajemna relacja może być dla niego korzystna (FREEDMAN i współaut. 2016). Aby jednak zdobyć zaufanie dzikiego zwierzęcia i zmusić je do współpracy, należało zapewnić mu odpowiednie, zadowalające je warunki. Nisze pokarmowe obu gatunków pokrywały się, ponieważ ludzie i wilki polowali na te same zwierzęta. Współpraca i życie w symbiozie mogły ułatwić obu stronom pozyskanie pokarmu. Wilk potrafił wytrwale gonić upatrzoną ofiarę, aż do jej wyczerpania, natomiast człowiek, posługujący się kamieniami ostrymi narzędziami, mógł szybko i skutecznie uśmiercić zwierzę. Współpraca z oswojonymi wilkami pozwalała ludziom upolować jednocześnie kilka mamutów, zamiast jednego, jak bywało wcześniej. Zarówno wilk, jak i człowiek zużywali przy tym znacznie mniej energii, osiągając jednocześnie większy sukces. Wilk dodatkowo zyskiwał stałe źródło pożywienia i z czasem opiekę oraz bezpieczne schronienie (FREEDMAN i współaut. 2016).

Psa udomowili ludzie zajmujący się zbieractwem i łowiectwem, zatem wykorzystywany był jako pomocnik w polowaniach, pomagał w transporcie dobytku i ciągnął sanie z pasażerami. Stanowił skuteczną ochronę przed dzikimi zwierzętami i ludźmi z innych plemion. Wraz z osiedlaniem się człowieka i

zmianami wprowadzonymi podczas rewolucji neolitycznej, pies zaczyna być wykorzystywany do pilnowania stad zwierząt hodowlanych i jako strażnik domostw. Badania archeologiczne pokazują jednak, że oprócz swoich funkcji użytkowych, pies mógł być także przyjacielem człowieka (MOREY 2006).

Podczas wykopalisk prowadzonych w Izraelu na stanowisku niedaleko Ein Mal-laha odkryto pozostałości po kulturze natufijskiej. Wiek stanowiska archeologicznego oszacowano na IX tysiąclecie p. n. e. W jednym z odkrytych grobów znaleziono najprawdopodobniej dowód na głęboką przyjaźń pomiędzy człowiekiem a jego psem – osobnik nieznanego płci został pochowany wraz ze szczeniakiem, ułożonym blisko głowy zmarłego, z jego łonem na brzuchu zwierzęcia (DAVIS i VALLA 1978). Tak bliska relacja mogła świadczyć o bardzo emocjonalnym stosunku właściciela do psa. Wydaje się, że nie jest to odosobniony przypadek. Pierwsze zapiski dotyczące psów i przedstawianie ich wizerunków pojawiają się w Mezopotamii; w Persji wierzono, że psy są strażnikami wejścia do świata umarłych, a Asyryjczycy tuż przed śmiercią spoglądali w oczy tego zwierzęcia (MOREY 2006, MONKIEWICZ i współaut. 2011).

Domestykacja psa była procesem długim i skomplikowanym, opartym na ciągłej ewolucji relacji pies-człowiek, wykształcającej wraz z upływem czasu szereg zmian morfologicznych i behawioralnych (SERPELL 2016a). Analiza tych zmian stanowi podstawę badań dążących do ostatecznego opisu jak, gdzie i kiedy udomowiono psa. W dwóch kolejnych podrozdziałach umieszczono charakterystykę tych zmian.

CECHY MORFOLOGICZNE

Udomowienie było procesem stopniowym, w trakcie którego kolejne pokolenia wilków stopniowo dostosowywały się do warunków życia blisko ludzi. Adaptacje do nowego rodzaju pokarmu oraz zależność od człowieka w jego zdobywaniu skutkowały szeregiem zmian w morfologii zwierząt. Wyróżnić można trzy metody analizujące ewolucję cech morfologicznych w trakcie procesu udomowienia: klasyczna morfologia i opis sekwencji zaobserwowanych w niej zmian (OLSEN i OLSEN 1977), klasyczna morfometria, mierząca wielkości i proporcje zmian (MOREY 1986, WAYNE 1986) oraz najnowsza morfometria geometryczna (PIONNIER-CAPITAN 2010). Wszystkie te metody umożliwiają m.in. opis obiektywnych zmian zaobserwowanych pomiędzy dwoma podgatunkami oraz ustalenie czy analizowana czaszka należała do wilka czy psa.

Wnikliwa analiza cech morfologicznych ujawniła, że w trakcie domestykacji u pierwotnych psów zmniejszyły się rozmiar ciała oraz wielkość czaszki (BOUDADI-MALIGNE i ESCARGUEL 2014, CLUTTON-BROCK 2016). Skarłowacenie jest cechą charakterystyczną na początkowym etapie udomowienia u wielu gatunków ssaków (CLUTTON-BROCK 1999) i pozwala na sprawne funkcjonowanie organizmu w okresach niedoboru pokarmu. Dodatkowo, TCHERNOV i HORWITZ (1991) zasugerowali, że zarówno zmniejszenie rozmiarów ciała, jak i mniejszy rozmiar szczeniąt były związane z przyśpieszonym dojrzewaniem, zwiększoną liczbą potomstwa i skróceniem okresu pomiędzy pokoleniami.

Również pysk zwierząt podlegał istotnym zmianom: stał się krótszy i szerszy, co w konsekwencji doprowadziło do agregacji i zmiany położenia zębów (CLUTTON-BROCK 1963, BENECKE 1987, MOREY 1992). Współczesne psy mają stosunkowo mniejsze zęby niż ich dzicy przodkowie, co widoczne jest nawet w przypadku największych ras psów, takich jak dog niemiecki. Zmianie uległa także żuchwa, która w porównaniu do wilka stała się bardziej zakrzywiona. Doprowadziło to do zwiększenia się kąta oczodołowego oraz zaokrąglenia się gałek ocznych i ukie-runkowania ich do przodu (STOCKHAUS 1965, BENECKE 1987).

Analizy materiału kopalnego sugerują także istotne zmiany w obrębie innych elementów wyglądu zewnętrznego psów, np. w kolorze sierści. TRUT i współaut. (2009) testowali na lisach (*Vulpes vulpes*) jak kontrolowany rozród może wpływać na fenotyp udomowionych osobników. Ich badania wykazały, że cechy takie jak białe plamy, oklapnięte uszy czy zakrecony ogon mogą stanowić morfologiczne markery udomowienia.

Z kolei badania asocjacyjne całego genomu (ang. genome-wide association study, GWAS) potwierdziły, że adaptacje wyrażone zmianami w morfologii zwierzęcia przekładają się na zmiany w obrębie genów kodujących określony parametr wyglądu, takich jak budowa szkieletu, kolor, długość i struktura sierści czy pomarszczona skóra (VAN DEN BERG 2016). PARKER i współaut. (2009) wykazali za pomocą tej metody, że posiadanie krótkich łap, charakterystycznych dla ras takich jak jamnik, corgi czy basset, związane jest z ekspresją retrogenu kodującego jeden z czynników wzrostu fibroblastów.

CECHY BEHAVIORALNE

Śledząc historię udomowienia psa można odnieść wrażenie, że na początku zachowanie zwierząt odgrywało znacznie ważniejszą

rolę niż ich wygląd. Na wczesnym etapie relacji człowiek-pies, domestykacji częściej podlegały osobniki, które charakteryzował obniżony poziom strachu i agresji oraz większa ciekawość (VAN DEN BERG 2016). Badania GACSI i współaut. (2009), porównujące reakcje (m.in. poziom agresji, chęć współpracy) na polecenia człowieka wilków i psów w różnym wieku zdają się to potwierdzać, jednak badacze podkreślają, że nadal stanowi to tylko jeden z wielu prawdopodobnych czynników. Niewątpliwie przodek współczesnego psa musiał wykształcić zachowania, które efektywnie zwracały na niego uwagę człowieka i które zyskiwały jego uznanie.

Pies, jako jedno z niewielu zwierząt, wchodzi w socjalne interakcje nie tylko z innymi osobnikami swojego gatunku, ale co najważniejsze, sprawnie komunikuje się z ludźmi (MIKLÓSI 2007, BRADSHAW i ROONEY 2016). W komunikacji psy wykorzystują trzy typy sygnałów: wizualne (obserwacja ludzkiej twarzy lub gestów, machanie ogonem), głosowe (reagują na polecenia człowieka, szczekają) oraz zapachowe (mają ekstremalnie dobry węch) (MIKLÓSI 2007, NAGASAWA i współaut. 2011, BRADSHAW i ROONEY 2016). Poprzez obserwację zachowań człowieka psy potrafią odczytać intencje oraz odróżnić, które z naszych zachowań są celowe, a które przypadkowe. Z kolei swoim zachowaniem sygnalizują nastrój, potrzeby i nastawienie, machając ogonem, gdy są zadowolone lub szczerząc groźnie zęby i jeżąc sierść w momentach zagrożenia/złości.

W toku badań zauważono również, że psy są zwierzętami bardziej wokalizującymi niż wilki. Wilki szczekają bardzo rzadko, ich komunikacja opiera się głównie na przeciągłym wyciu, docierającym na znaczne odległości (SCHASSBURGER 1987, FEDDERSEN-PETERSEN 2000). Psy z kolei wykształciły różną częstotliwość szczekania, zależną od kontekstu i nastroju. Najprawdopodobniej jest to wynikiem selekcji człowieka, który wybierał szczekające osobniki, doskonale sprawdzające się jako stróż domostw i zwierząt hodowlanych, odpowiednio wcześniej sygnalizujące zbliżanie się drapieżników lub obcych (BRADSHAW i ROONEY 2016). Silna selekcja pod kątem określonego zachowania była także istotnym elementem wpływającym na różnicowanie się grup psów. Różne aspekty dziedzicznych zachowań wilka były wykorzystywane w celu utworzenia najlepszych możliwych „typów” pełniących rolę jako psy pasterskie, ochronne, zaprzęgowe czy myśliwskie (VAN DER BERG 2016).

Pionierskie badania SCOTTA i FULLERA (1965) nad różnicami w zachowaniu poszczególnych ras psów oraz dziedzicznością psych zachowań potwierdziły, że behavior,

podobnie jak cechy morfologiczne, jest przekazywany w genomie. Potwierdza to również wymieniona w poprzednim rozdziale analiza GWAS. Przy jej użyciu DODMAN i współaut. (2010) przeanalizowali genomy 90 dobermanów wykazujących obsesyjno-kompulsywne zachowania i porównali je do 70 zdrowych psów. Badania wykazały, że niespokojne zachowania zwierząt mogły być związane z punktową mutacją odnalezioną na 7 chromosomie. Dzięki temu, że cechy charakteru (także te negatywne) podlegały dziedziczeniu, człowiek mógł wyselekcjonować w trakcie udomowienia psy wykazujące zachowania pożądane, przydatne w zależności od funkcji pełnionej przez zwierzę. Oprócz szczekania, były to m.in.: poziom aktywności, obrona terytorium czy poziom agresji (DUFFY i współaut. 2008, HART i HART 2016).

Psy jako jedyny gatunek wykazują zachowania na wzór ludzkich (ang. human-like social behavior), potrafiąc nie tylko rozpoznać emocje właściciela, ale same mają zdolność do odczuwania empatii czy poczucia winy (RANGE i VIRÁNYI 2016). Wspomnieć należy również ich nadzwyczajną zdolność do szybkiego uczenia się poprzez obserwację ludzi i/lub innych psów (SERPELL i HSU 2005). Wczesne psy z epoki kamienia łupanego posiadały predyspozycje do nawiązywania kontaktu z człowiekiem, jednak zdolność do szybkiej adaptacji i uczenia się umożliwiły im utrzymanie stałego zainteresowania ludzi (RANGE i VIRÁNYI 2016). Pomimo opisanych adaptacji i dużej plastyczności, właściciele nie zawsze umożliwiają zwierzętom spełnienie potrzeb specyficznych gatunkowo. Powoduje to u psów różne problemy behawioralne, takie jak agresję czy choroby. Mimo ponad tysiąca lat silnej presji człowieka i nieustannej adaptacji psów do zmieniających się warunków życia, gatunek ten nadal podlega zmianom. Zmiany te jednak już dawno przestały mieć na celu użyteczność gatunku.

PODZIAŁ NA GRUPY, TYPY I RASY – INGERENCJA CZŁOWIEKA W WYGLĄD PSA

Jak już wspomniano, bardzo długo wygląd psa pozostawał kwestią mniej istotną, ważniejsza była zdolność do pełnienia funkcji zaplanowanych dla niego przez człowieka pierwotnego. Badania archeologiczne prowadzone w kilku europejskich lokalizacjach, których wiek oszacowano na okres górnego paleolitu (40-13 tysięcy lat p.n.e.) ujawniły, że w epoce kamienia łupanego zróżnicowanie psów ograniczało się do wielkości ciała zwierząt (GERMONPRÉ i współaut. 2009, PIONIER-CAPITAN i współaut. 2011).

Małe psy (wysokość poniżej 45 cm) zostały zidentyfikowane m.in. w Niemczech (Oberkassel, Teufelsbrücke i Oelknitz), Szwajcarii (Hauterive-Champreveyres), Francji (Saint-Thibaud-de-Couz, Pont d'Ambon) i Hiszpanii (Erralía). Wiek tych skamieniałości oszacowano na 15-12,3 tysięcy lat temu. Psy średniej wielkości (wysokość między 45 a 60 cm) zostały zidentyfikowane w kilku miejscach na Bliskim Wschodzie (Tell Mureybet w Syrii, Ein Mallaha w Izraelu, jaskinia Pelagawra w Iraku), a ich wiek oszacowano na 15,5-11 tysięcy lat. Największe psy (wysokość powyżej 60 cm) zamieszkiwały tereny współczesnych Niemiec (Kniesgrotte), Rosji (Eliseevichi I) i Ukrainy (Mezin) około 17-13 tysięcy lat temu (GERMONPRÉ i współaut. 2009, PIONIER-CAPITAN i współaut. 2011).

W późniejszych czasach zaczęto dzielić psy na tzw. „typy” na podstawie pełnionych przez nie funkcji (PARKER i współaut. 2004, VONHOLDT i współaut. 2010). Podział ten utrzymywał się bardzo długo, a tak bardzo popularne obecnie pojęcie „rasy” narodziło się dopiero w XVIII w. (WILCOX i WALKOWICZ 1995, DE VITO 2005, MONKIEWICZ i współaut. 2011). Wiek najstarszych psich ras nie przekracza 500 lat, a najwięcej z nich powstało zaledwie 150 lat temu.

Początkowo tworzone rasy przez łączenie wybranych typów psów, w celu uzyskania określonych cech fenotypowych i/lub użytkowych. W ten sposób potrzebne z punktu widzenia człowieka cechy zostały utrwalone, a cechy zbędne szybko wyeliminowane. Zmiany te nie zawsze były korzystne dla psów, utrudniając im nawet prawidłowe funkcjonowanie. Na przykład psy peruwiańskie nie są pokryte ochronną sierścią, przez co są bardzo wrażliwe na zimno i promieniowanie słoneczne (grożą im nawet poparzenia i powinny być smarowane filrami przeciwsłonecznymi). Zaprojektowane do walki buldogi mają czaszki o skróconym pysku, co skutkuje fatalnym zgryzem i poważnymi utrudnieniami w oddychaniu (WILCOX i WALKOWICZ 1995, DE VITO 2005, MONKIEWICZ i współaut. 2011). Wśród ras psów można wyróżnić nawet tak zwane „rasy narodowe”. W tej dziedzinie prym wiedzie Wielka Brytania, która pochwalić się może m.in. 27 rasami terierów. W Polsce stworzono pięć ras narodowych: polskiego owczarka nizinnego, polskiego owczarka podhalańskiego, ogara polskiego, gończego polskiego i charta polskiego (MONKIEWICZ i współaut. 2011). Rejestracja ras i ścisła selekcja cech morfologicznych poszczególnych psów rozpoczęła się dopiero w momencie utworzenia Związków Kynologicznych. Co ciekawe, porównanie wyglądu ras sprzed stu lat i z czasów współczesnych pokazuje, że wygląd rasy podlega

ciągłym manipulacjom. Dla przykładu dawniej owczarka niemieckiego charakteryzowała kwadratowa sylwetka, dziś psy z tej rasy mają długi tułów i nisko osadzone zad (MONKIEWICZ i współaut. 2011).

Zastanawiające było jednak, czy preferencje człowieka obowiązujące w epoce kamienia łupanego przełożyły się na wygląd współczesnych psów. LARSON i współautorzy (2012) postanowili to sprawdzić, analizując zmienność markerów SNP u psów z okresu paleolitu i współczesnych. Uzyskane wyniki okazały się zaskakujące. Pomimo wyraźnego zróżnicowania wielkości ciała, wśród wczesnych psów górnego paleolitu (np. małe, średnie i duże psy znalezione w Svaerdborgu) nie przełożyło się to w żadnym stopniu na pojawienie się i wygląd współczesnych ras. Zatem, jaki proces doprowadził do tak niezwykłych zmian i zupełnego rozdzielenia się typów i ras psów? Istnieje wiele teorii na ten temat, z których najpopularniejsza podaje, że pierwotne populacje ludzkie o charakterze łowiecko-zbierackim wymuszały procesy migracji, co doprowadziło do rozprzestrzenienia się psów na znacznym terenie (DRISCOLL i współaut. 2009, DREGER i współaut. 2016). Wzrost populacji ludzkiej i utworzenie się sieci handlowych doprowadziły jednak do ponownego połączenia się odizolowanych od siebie grup osadniczych, a tym samym ponownego wymieszania się puli genetycznych różnych populacji psów (LARSON i współaut. 2012). W ten sposób wszystkie stworzone przez ostatnie 500 lat rasy psów powstały z jednorodnej puli genów.

Nie należy również zapominać, że zmiany w traktowaniu i postrzeganiu psa, zachodzące przez tysiąclecia, doprowadziły do wymarcia wielu popularnych kiedyś form/typów/grup tego gatunku. Doskonale podsumowanie tego procesu zaprezentowali PARKER i współaut. (2004), dzieląc psy na trzy grupy.

Pierwszą grupą były tzw. psy wymarłe, które cenione były ze względu na swoją przydatność. Ich wizerunki były przedstawiane wielokrotnie w starożytnej sztuce. Jak wskazuje nazwa grupy, psy nie przetrwały do czasów współczesnych. Powodem było krzyżowanie się z psami nowożytnymi oraz, z czasem, utrata zapotrzebowania na pełnione przez nie funkcje. Do psów wymarłym zaliczyć można m.in. psa Chiribaya (pies pasterski z Ameryki Południowej z okresu przed przybyciem Europejczyków), Molossę (rasa masywnych psów wywodząca się ze starożytnej Grecji, wykorzystywane m.in. do walk i w trakcie wojen) czy Kuri (polinezyjska rasa psa, źródło mięsa i skór).

Drugą grupą są tzw. psy prymitywne, czyli rodowite dla miejsca lub regionu. Mimo krzyżowania z psami przywiezionymi z in-

nych terenów, cechy psów prymitywnych pozostały niezmienione. Oznacza to, że grupa ta wyewoluowała bez istotnej ingerencji człowieka. Psy prymitywne nadal zamieszkują różne części świata (np. śpiewający pies z Nowej Gwinei, Dingo w Australii).

Ostatnią grupę nazwano psami antycznymi lub pierwotnymi, ponieważ odnosi się do psów, których profil genetyczny jest najbardziej zbliżony do nieudomowionych psowatych, a w szczególności do wilka szarego (*Canis lupus*). Mimo rozbieżności w przypisaniu poszczególnych ras psów do tej grupy, za reprezentantów psów antycznych uznaje się charta afgańskiego, malamuta, chow-chow, samojeda i husky syberyjskiego (PARKER i współaut. 2004, VONHOLDT i współaut. 2010).

Zagadnienia opisane w tym rozdziale nawiązują pytanie, czy rzeczywiście współczesne postrzeganie psa jest tak bardzo różne od tego jak postrzegano go w epoce kamienia łupanego i czy udomowienie tego gatunku niosło za sobą jedynie obustronne korzyści.

RELACJA PIES-CZŁOWIEK WE WSPÓŁCZESNYM ŚWIECIE

Więź między psem a człowiekiem może być wyjątkowa. Potwierdzają to badania archeologiczne (DAVIS i VALLA 1978, MOREY 2006) oraz sposób w jaki współcześnie ludzie traktują psy (ZAWISTOWSKI i REID 2016). Nawet przysłowia twierdzą, że „pies jest najlepszym przyjacielem człowieka”. Dzięki wyjątkowym zdolnościom poznawczym psy znajdują zastosowanie jako cierpliwi i oddani opiekunowie osób niepełnosprawnych i starszych oraz w terapiach (ang. human-animal interactions). Uważa się, że dzieci wychowywane w obecności psa są radośniejsze, bardziej otwarte i łatwiej nawiązują kontakty (HART i YAMAMOTO 2016, SERPELL 2016b). NAGASAWA i współaut. (2015) wykazali, że długi kontakt wzrokowy pomiędzy człowiekiem a psem powoduje u obu stron zwiększenie produkcji oksytocyny, nazywanej także hormonem szczęścia. Badacze sugerują nawet, że być może mechanizm ten przyczynił się do udomowienia psa.

Pies trzymany jest w wielu domach jako przyjaciel i towarzysz, często jednak ludzie nie zapewniają im warunków specyficznych gatunkowo. Skutkuje to pojawieniem się u zwierząt podwyższonej agresji, wyższym poziomem odczuwanego stresu czy zaawansowaną otyłością (HUBRECHT i współaut. 2016).

Antropomorfizacja psa charakterystyczna jest jednak tylko dla „cywilizacji zachodu” (PERIN 1981). W wielu rejonach świata relacja pies-człowiek przedstawia się inaczej. Psy postrzegane są przez pryzmat swojej przy-

datności i pełnionej funkcji. Pies nie jest zatem przyjacielem, ale swoistym robotnikiem, wykorzystywanym do polowań, pilnowania zwierząt hodowlanych, stróżowania, a nawet wyścigów (LORD i współaut. 2016). W Azji stanowi źródło pokarmu (SERPELL 2016b). Brak skutecznego zarządzania populacjami bezpańskich psów w wielu krajach skutkuje problemem z agresywnymi, wałęsającymi się watahami (tzw. psów free-ranging), traktowanymi jak szkodniki, stanowiącymi zagrożenie dla ludzi i dzikiej zwierzyny, na którą polują (np. zające, sarny). Psy stanowią także rezerwuuar wielu niebezpiecznych chorób, którymi mogą zarazić człowieka (m.in. wścieklizna, świerzb, nicienie, grzybica czy toksokaroza). KALETA (2015) podaje, że w Indiach 97% przypadków zarażenia ludzi wirusem wścieklizny nastąpiło w wyniku transferu od psów. W Polsce, mimo iż szczepienia przeciw wściekliznie są obowiązkowe, wciąż nie wszyscy właściciele dostosowują się do tych wymogów. Oznacza to, że mimo iż bilans udomowienia dla obu stron wydaje się być dodatni, nie należy zapominać o kosztach tego procesu, poniesionych i nadal ponoszonych zarówno przez psy, jak i człowieka.

PODSUMOWANIE

Początkowo przodkowie psów konkurowali z człowiekiem o zasoby pokarmowe, następnie ludzie wykorzystywali je do polowań, ochrony czy pilnowania zwierząt hodowlanych, a dziś człowiek tworzy rasy, które często zamiast funkcjonalnością charakteryzują się karykaturalnymi i niepraktycznymi cechami morfologicznymi. Jednak w każdym psie nadal drzemą geny jego przodków i pierwotnych wilków, które kiedyś po raz pierwszy zbliżyły się do człowieka. Analizy porównawcze genomów psa i wilka ujawniają liczne różnice, przekładające się na morfologię, behavior czy podatność na choroby. To właśnie kombinacja tych zmian, nagromadzonych przez ostatnie tysiąclecia, doprowadziła do powstania *Canis lupus familiaris*, psa jakiego dziś znamy.

Pomimo licznych badań, zagadka udomowienia psa nadal nie została rozwiązana. Zaprezentowane w tekście hipotezy ujawniają jak kontrowersyjny jest to temat oraz jak wiele rozbieżności pojawia się w trakcie prób jego rozwikłania. Być może miejsce, czas i przebieg długiego i skomplikowanego procesu domestykacji psa nigdy nie zostaną poznane (OVODOV i współaut. 2011, GERMONPRÉ i współaut. 2012, LARSON i współaut. 2012, MOREY 2014). Niewątpliwie jednak zaprezentowany przegląd systematyzuje obecnie dostępną wiedzę na ten temat oraz pokazuje, że mimo braku jednej ostatecznej

hipotezy wyjaśniającej opisywany proces, postawione przez badaczy teorie nie wykluczają się wzajemnie i tworzą coraz pełniejszy i bardziej prawdopodobny obraz domestykacji zwierzęcia najwcześniej udomowionego przez człowieka. W artykule pokazano też jak silna może być presja człowieka na powstawanie nowych podgatunków/gatunków.

Streszczenie

Pies jest najstarszym zwierzęciem udomowionym przez człowieka, jednak przegląd literatury udowadnia, że czas i miejsce jego domestykacji nadal pozostają niejasne. Celem niniejszego artykułu jest przedstawienie, jak prawdopodobnie mógł przebiegać proces udomowienia psa oraz zaprezentowanie jego przyczyn i skutków.

LITERATURA

- BENECKE N., 1987. *Studies on early dog remains from Northern Europe*. J. Archaeol. Sci. 14, 31-49.
- BOTIGUÉ L., SONG S., SCHEU A., GOPALAN S., PENDLETON A. L., OETJENS M., TARAVELLA A. M. i współaut., 2017. *Ancient European dog genomes reveal continuity since the Early Neolithic*. Nature Comm. 8, 16082.
- BOUDADI-MALIGNE M., ESCARGUEL G., 2014. *A biometric re-evaluation of recent claims for Early Upper Palaeolithic wolf domestication in Eurasia*. J. Archaeol. Sci. 45, 80-89.
- BOYKO A. R., BOYKO R. H., BOYKO C. M., PARKER H. G., CASTELHANO M., COREYL., DEGENHARDT J. i współaut., 2009. *Complex population structure in African village dogs and its implications for inferring dog domestication history*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 106, 13903-13908.
- BRADSHAW J., ROONEY N., 2016. Dog social behavior and communication. [W:] *The domestic dog. Its evolution, behavior and interactions with people*. SERPELL J. (red.). Cambridge University Press, Cambridge, 134-159.
- BUDIANSKY S., 1999. *The covenant of the wild: why animals chose domestication*. Yale University Press, New Haven.
- CLUTTON-BROCK J., 1963. *The origins of the dog*. [W:] *Science in Archaeology: a Comprehensive survey of progress and research*. BROTHWELL D., HIGGS E. (red.). Praeger, Nowy Jork, 303-309.
- CLUTTON-BROCK J., 1999. *A natural history of domesticated mammals*. Cambridge University Press, Cambridge.
- CLUTTON-BROCK J., 2016. *Origins of the dog: the archaeological evidence*. [W:] *The domestic dog. Its evolution, behavior and interactions with people*. SERPELL J. (red.). Cambridge University Press, Cambridge, 7-21.
- DAVIS S., VALLA F. R., 1978. *Evidence for domestication of the dog 12,000 years ago in the Natufian of Israel*. Nature 276, 608-610.
- DE VITO D., 2005. *World atlas of dog breeds*. T.F.H. Publications, Neptune City.
- DODMAN N. H., KARLSSON E. K., MOON-FANELLI A., GALDZICKA M., PERLOSKI M., SHUSTER L., LINDBLAD-TOH K., GINNS E. I., 2010. *A canine chromosome 7 locus confers compulsive disorder susceptibility*. Mol. Psychiat. 15, 8-10.
- DREGER D. L., DAVIS B. W., COCCO R., SECHI S., DI CERBO A., PARKER H. G., POLLI M., MARELLI S. P., CREPALDI P., OSTRANDER E. A., 2016. *Commonalities in development of pure breeds and population isolates revealed in the genome of the Sardinian Fonni's dog*. Genetics 204, 737-755.
- DRISCOLL C. A., MACDONALD D. W., O'BRIEN S. J., 2009. *From wild animals to domestic pets, an evolutionary view of domestication*. Proc. Natl. Acad. Sci. 106, 9971-9978.
- DRUZHKOVA A. S., THALMANN O., TRIFONOV V. A., LEONARD J. A., VOROBIEVA N. V., OVODOV N. D., GRAPHODATSKY A. S., WAYNE R. K., 2013. *Ancient DNA analysis affirms the canid from Altai as a primitive dog*. PLoS One 8, e57754.
- DUFFY D. L., HSU Y., SERPELL J. A., 2008. *Breed differences in canine aggression*. Appl. Anim. Behav. Sci. 114, 441-460.
- FEDDERSEN-PETERSEN D. U., 2000. *Vocalization of European wolves (Canis lupus lupus L.) and various dog breeds (Canis lupus familiaris)*. Arch. Tierzucht 43, 387-397.
- FRANTZ L. A. F., MULLIN V. E., PIONNIER-CAPITAN M., LEBRASSEUR O., OLLIVIER M., PERRI A., LINDERHOLM A. i współaut., 2016. *Genomic and archaeological evidence suggests a dual origin of domestic dogs*. Science 352, 1228-1231.
- FREEDMAN A. H., LOHMEUELLER K. E., WAYNE R. K., 2016. *Evolutionary history, selective sweeps, and deleterious variation in the dog*. Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst. 47, 73-96.
- GÁCSI M., GYÖRI B., VIRÁNYI Z., KUBINYI E., RANGE F., BELÉNYI B., MIKLÓSI A., 2009. *Explaining dog wolf differences in utilizing human pointing gestures: selection for synergistic shifts in the development of some social skills*. PLoS One 4, e6584.
- GERMONPRÉ M., SABLIN M. V., STEVENS R. E., HEDGES R. E. M., HOFREITER M., STILLER M., DESPRÉ V. R., 2009. *Fossil dogs and wolves from Palaeolithic sites in Belgium, the Ukraine and Russia: osteometry, ancient DNA and stable isotopes*. J. Archaeol. Sci. 36, 473-490.
- GERMONPRÉ M., LÁZNICKOVÁ-GALETOVÁ M., SABLIN M. V., 2012. *Palaeolithic dog skulls at the Gravettian Predmostí site, the Czech Republic*. J. Archaeol. Sci. 39, 184-202.
- HART B. L., HART L. A., 2016. *Breed and gender differences in dog behavior*. [W:] *The domestic dog. Its evolution, behavior and interactions with people*. SERPELL J. (red.). Cambridge University Press, Cambridge, 119-132.
- HART L. A., YAMAMOTO M., 2016. *Dogs as helping partners and companions for humans*. [W:] *The domestic dog. Its evolution, behavior and interactions with people*. SERPELL J. (red.). Cambridge University Press, Cambridge, 247-270.
- HUBRECHT R., WICKENS S., KIRKWOOD J., 2016. *The welfare of dogs in human care*. [W:] *The domestic dog. Its evolution, behavior and interactions with people*. SERPELL J. (red.). Cambridge University Press, Cambridge, 271-299.
- KALETA T., 2015. *Psy poza kontrolą jako problem globalny*. Życie Wet. 90, 715-720.
- LARSON G., KARLSSON E., PERRI A., WEBSTER M. T., HO S. Y. W., PETERS J., STAHL P. W. i współaut., 2012. *Rethinking dog domestication by integrating genetics, archeology, and biogeography*. Proc. Natl. Acad. Sci. 109, 8878-8883.
- LORD K., SCHNEIDER R. A., COPPINGER R., 2016. *Evolution of working dogs*. [W:] *The domestic dog. Its evolution, behavior and interactions with people*. SERPELL J. (red.). Cambridge University Press, Cambridge, 43-66.
- MIKLÓSI A., 2007. *Dog behaviour, evolution, and cognition*. Oxford University Press, Oxford.

- MONKIEWICZ J., ROGOWSKA K., WAJDZIK J., 2011. *Kynologia. Wiedza o psie*. Wydawnictwo Uniwersytetu Przyrodniczego, Wrocław.
- MOREY D. F., 1986. *Studies on Amerindian dogs: taxonomic analysis of canid crania from the Northern Plains*. J. Archaeol. Sci. 13, 119-145.
- MOREY D. F., 1992. *Size, shape and development in the evolution of the domestic dog*. J. Archaeol. Sci. 19, 181-204.
- MOREY D. F., 2006. *Burying key evidence: the social bond between dogs and people*. J. Archaeol. Sci. 33, 158-175.
- MOREY D. F., 2014. *In search of paleolithic dogs: a quest with mixed results*. J. Archaeol. Sci. 52, 300-307.
- NAGASAWA M., MURAI K., MOGI K., KIKUSUI T., 2011. *Dog can discriminate human smiling faces from blank expressions*. Animal Cognit. 14, 525-533.
- NAGASAWA M., MITSUI S., EN S., OHTANI N., OHTA M., SAKUMA Y., ONAKA T., MOGI K., KIKUSUI T., 2015. *Oxytocin-gaze positive loop and the coevolution of human-dog bonds*. Science 348, 333-336.
- OLSEN S. J., OLSEN J. W., 1977. *The Chinese wolf, ancestor of New World dogs*. Science 197, 533-535.
- 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., KIM L. V., SUTTER N. B., CARLSON S., LORENTZEN T. D., MALEK T. B., JOHNSON G. S., DEFRAANCE H. B., OSTRANDER E. A., KRUGLYAK L., 2004. *Genetic structure of the purebred domestic dog*. Science 304, 1160-1164.
- PARKER H. G., VONHOLDT B. M., QUIGNON P., MARGULIES E. H., SHAO S., MOSHER D. S., SPADY T. C. i współaut., 2009. *An expressed fgf4 retrogene is associated with breed-defining chondrodysplasia in domestic dogs*. Science 325, 995-998.
- PERIN C., 1981. *Dogs as symbols in human development*. [W:] *Interrelations between people and pets*. FOGLE B. (red.). Charles C. Thomas, Springfield, 68-88.
- PIONNIER-CAPITAN M., 2010. *La domestication du chien en Eurasie: étude de la diversité passée, approches ostéoarchéologiques, morphométriques et paléogénétiques*. Ecole normale supérieure, Lyon; praca doktorska.
- PIONNIER-CAPITAN M., BEMILLI C., BODU P., CÉLÉRIER G., FERRIÉ J.-G., FOSSE P., GARCÍA M., VIGNE J.-D., 2011. *New evidence for Upper Palaeolithic small domestic dogs in South-Western Europe*. J. Archaeol. Sci. 38, 2123-2140.
- RANGE F., VIRÁNYI Z., 2016. *Social cognition and emotions underlying dog behavior*. [W:] *The domestic dog. Its evolution, behavior and interactions with people*. SERPELL J. (red.). Cambridge University Press, Cambridge, 182-209.
- 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.
- SCHASSBURGER R. M., 1987. *Wolf vocalizations: an integrated model of structure, motivation and ontogeny*. [W:] FRANK H. (red.). *Man and wolf: advances, issues, and problems in captive wolf research*. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht.
- SCOTT J. P., FULLER J. L., 1965. *Genetics and the social behavior of the dog*. The University of Chicago Press, Chicago.
- SERPELL J., 2016a. *The domestic dog. Its evolution, behavior and interactions with people*. Cambridge University Press, Cambridge.
- SERPELL J., 2016b. *From paragon to pariah: cross-cultural perspectives on attitudes to dogs*. [W:] SERPELL J. (red.). *The domestic dog. Its evolution, behavior and interactions with people*. Cambridge University Press, Cambridge, 300-315.
- SERPELL J. A., HSU Y., 2005. *Effects of breed, sex, and neuter status on trainability in dogs*. Anthrozoos 18, 196-207.
- SKOGLUND P., ERSMARK E., PALKOPOULOU E., DALÉN L., 2015. *Ancient wolf genome reveals an early divergence of domestic dog ancestors and admixture into high-latitude breeds*. Curr. Biol. 25, 1515-1519.
- STOCKHAUS K., 1965. *Metrische Untersuchungen an Schädeln von Wölfen und Hunden*. J. Zool. Sys. Evol. Res. 3, 157-258.
- THALMANN O., SHAPIRO B., CUI P., SCHUENEMANN V. J., SAWYER S. K., GREENFIELD D. L., GERMONPRÉ M. B. i współaut., 2013. *Complete mitochondrial genomes of ancient canids suggest a European origin of domestic dogs*. Science 342, 871-874.
- TCHERNOV E., HORWITZ L. K., 1991. *Body size diminution under domestication: unconscious selection in primeval domesticates*. J. Anthropol. Archaeol. 10, 54-75.
- TRUT L., OSKINA I., KHARLAMOVA A., 2009. *Animal evolution during domestication: the domesticated fox as a model*. BioEssays 31, 349-360.
- VAN DEN BERG L., 2016. *Genetics of dog behavior*. [W:] SERPELL J. (red.). *The domestic dog. Its evolution, behavior and interactions with people*. Cambridge University Press, Cambridge, 69-92.
- VILA C., SAVOLAINEN P., MALDONADO J. E., AMORIM I. R., RICE J. E., 1997. *Multiple and ancient origins of the domestic dog*. Science 276, 1687-1689.
- VONHOLDT B. M., POLLINGER J. P., LOHMUELLER K. E., HAN E., PARKER H. G., QUIGNON P., DEGENHARDT J. D. i współaut., 2010. *Genome-wide SNP and haplotype analyses reveal a rich history underlying dog domestication*. Nature 464, 898-902.
- WAYNE R. K., 1986. *Cranial morphology of domestic and wild canids: the influence of development on morphological change*. Evolution 40, 243-261.
- WILCOX B., WALKOWICZ C., 1995. *The atlas of dog breeds of the world*. T.F.H. Publications, Neptune City.
- ZAWISTOWSKI S., REID P., 2016. *Dogs in today's society: the role of applied animal behavior*. [W:] SERPELL J. (red.). *The domestic dog. Its evolution, behavior and interactions with people*. Cambridge University Press, Cambridge, 227-244.

KOSMOS Vol. 68, 1, 65–73, 2019

KAMILA PLIS, JOANNA STOJAK

Mammal Research Institute PAS, Stoczek 1, 17-230 Białowieża, E-mail: kplis@ibs.bialowieza.pl

DOG DOMESTICATION PROCESS: AN ATTEMPT TO UNRAVEL MYSTERY OF THE SPECIES DOMESTICATION

Summary

Dog is the first animal species domesticated by humans. However, a review of recent studies proves that time and place of its domestication are still unknown. The aim of this article is to familiarize the readers with a probable course of the process of dog domestication and to present its plausible reasons and consequences.

Key words: behavioral traits, *Canis lupus familiaris*, centers of domestication, morphological traits