

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta



Fylogeneze a ekologie fosilních druhů psovitých šelem
(*Canidae, Carnivora*)

Bakalářská diplomová práce

Isabela Okřinová

Vedoucí práce: RNDr. Věra Řičánková, PhD.

Konzultant: Mgr. Jan Robovský, PhD.

České Budějovice 2010

Okřinová I. (2010). Fylogeneze a ekologie fosilních druhů psovitých šelem (*Canidae*, *Carnivora*). [Phylogeny and ecology of fossil species of canids (*Canidae*, *Carnivora*). Bachelor Thesis, in Czech with English annotation]. pp. 29, Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation:

I characterized three subfamilies of *Canidae*, including fossil species. Then I discussed some aspects and characters, which can indicate pack-hunting in canids. These characters will be used for the next study, focused on testing hypotheses about origin of sociality in canids. In this bachelor thesis, I compiled data matrix of 85 morfological characters of fossil canid's teeth, skull and other bones. This matrix contains 81 species of fossil canids.

Prohlašuji, že jsem svou práci vypracovala samostatně, pouze za použití literatury uvedené v seznamu.

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

V Českých Budějovicích dne: 30. 4. 2010

.....

Isabela Okřinová

Poděkování:

Největší dík bych chtěla vyjádřit své školitelce Věře Řičánkové za její ochotu poradit s jakýmkoliv problémem, velkou psychickou podporu a především za trpělivost, kterou se mnou měla. Velký dík také patří Janu Robovskému, který mi vždy ochotně poradil a pomohl se zorientováním ve všech záležitostech psích lebek a zubů. Dále bych chtěla poděkovat svému kamarádovi Josefu Cvrčkovi, který mou bakalářku zachránil po stránce technické a vypomohl mi se závěrečnými technickými úpravami textu. Poslední, ale neméně důležitá slova díky, bych ráda vyjádřila své rodině a přátelům za jejich upřímnou podporu, trpělivost a motivaci.

OBSAH

1	ÚVOD.....	2
1.1	Cíle práce.....	2
1.2	Charakteristika čeledi <i>Canidae</i>	2
1.3	Charakteristika podčeledi <i>Caninae</i>	5
1.4	Charakteristika podčeledi <i>Borophaginae</i>	8
1.5	Charakteristika podčeledi <i>Hesperocyoninae</i>	11
2	METODIKA.....	13
3	VÝSLEDKY.....	14
4	DISKUZE.....	15
4.1	Jaké kraniodentální znaky by mohly korelovat s lovem velké kořisti, spoluprací při lovu a potažmo socialitou?	15
4.2	Jak souvisí vývoj velikosti těla s velikostí lovené kořisti a s ekologií druhu?.....	16
4.3	Jak souvisí vývoj relativní velikosti mozku s velikostí lovené kořisti, s ekologií a sociálním chováním?	18
4.4	Kdy a za jakých okolností se u psovitých šelem vyvinula kooperace při lovu velké kořisti ?.....	21
5	ZÁVĚR.....	23
5.1	Celkové shrnutí.....	23
5.2	Výhledy pro magisterskou práci.....	24
6	POUŽITÁ LITERATURA:.....	26
7	PŘÍLOHA I	I
8	PŘÍLOHA II.....	VI
9	PŘÍLOHA III.....	XI

1 ÚVOD

Důvod studia fosilních psovitých šelem pro účely zoologie, potažmo etologie, se nezdá být na první pohled zcela evidentní. Data o nálezech fosilních psovitých šelem nám však mohou velmi výrazně pomoci při studiu evoluce vzniku sociálního lovu, která u těchto zvířat zůstává neobjasněna.

Dá se předpokládat, že vznik lovu ve smečce úzce souvisí s počátkem lovu velké kořisti. Potravní ekologie se dá velmi dobře odvodit především z morfologických vlastností zubů a lebky jednotlivých druhů (Van Valkenburgh 1989, Holliday a Stepan 2004). Tedy i z nalezených fosilií vymřelých psovitých.

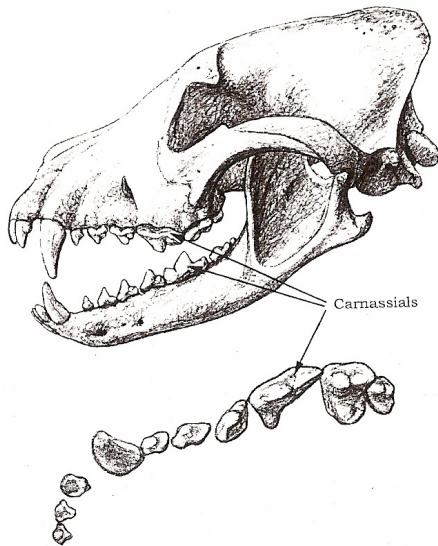
Zástupci podčeledi *Caninae*, zahrnující i všechny recentně žijící druhy, mají množství vlastností, které dávají smysl pouze jako adaptace pro život a lov ve smečce. Bazální recentní rody (*Urocyon*, *Vulpes*) jsou však druhy, které ve smečkách neloví. Fosilní druhy jsou tedy vhodným outgroupem pro mapování morfologických znaků, jejichž analýza by mohla napomoci k nalezení odpovědi na otázku: Kdy a za jakých okolností vznikla socialita u psovitých šelem? *Caninae* se totiž nacházejí hned na bázi celé skupiny *Caniformia*, tudíž mezi recentními zástupci vhodný outgroup nenajdeme.

1.1 Cíle práce

- 1) Porovnání a charakteristika fylogenetického postavení, morfologie a ekologie vymřelých a recentních druhů psovitých šelem
- 2) Vytvoření matice morfologických znaků pro fosilní zástupce podčeledi *Caninae*
- 3) Výběr a srovnání morfologických znaků, které by mohly indikovat vznik lovu ve smečce u psovitých šelem.

1.2 Charakteristika čeledi *Canidae*

Čeď *Canidae* systematicky řadíme do řádu *Carnivora*. Co se týče morfologie, je tento řád charakteristický specializovanými typy zubů, které nazýváme trháky. Pojmeme trháky se označují horní 4. premolár a spodní 1. molár (viz. Obr. 1) (Wang et al. 2008).



Obr. 1: Umístění a vzhled trháků na příkladu afrického psa hyenovitého (*Lycaon pictus*). (převzato z: Wang et al. 2008).

Psovití jsou velmi rozličná čeleď zahrnující 36 žijících druhů a velké množství fosilních zástupců (Van Gelder 1978). Počet fosilních zástupců je odhadován zhruba na 165 druhů. Fosilních druhů *Caninae* bylo zhruba 70, podčeleď *Hesperocyoninae* měla 28 zástupců a podčeleď *Borophaginae* pak zahrnovala přibližně 66 zástupců (Wang et al. 2008, Wang et al. 2004, Van Valkenburgh 2003). Diverzita recentních zástupců těchto šelem zahrnuje sociální hyperkarnivorní druhy (*Lycaon pictus*, *Canis lupus*), všežravce (*Cerdocyon thous*), ale i poměrně vyhraněného hmyzožravce (*Otocyon megalotis*) (Sillero Zubiri et al. 2004). Základním sociálním systémem všech recentních psovitéch šelem je monogamie. (Kleiman 1977). Samice mají mláďata jen jednou za rok, říje probíhá v každé populaci synchronně. U samic, které nezabřezly, nastává tzv. „falešná březost“, která kopíruje hormonální vyladění při skutečné březosti a umožňuje péči o cizí mláďata, včetně kojení (Asa a Valdespino 1998). O mláďata se starají oba rodiče. S péčí o potomstvo pomáhají i ostatní členové skupiny, tzv. „helpři“ (Nowak 1999). Psovité šelmy se dnes vyskytují téměř po celém světě s výjimkou západní Indie, Madagaskaru, Taiwanu, Filipín, Bornea a ostrovů od něj na východ, Nového Zélandu, Antarktidy a oceánických ostrovů. Na Nové Guineji a v Austrálii žijí ve volné přírodě populace psa domácího (*C. familiaris*), což je důsledek umělé introdukce člověkem (Nowak 1999).

Čeleď zahrnuje celkem 3 podčeledi. Patří sem 2 skupiny již vyhynulých psovitéch šelem: *Borophaginae* a *Hesperocyoninae* (Wang et al. 2004). Podčeleď, kam patří mimo jiné i všichni recentní zástupci, se nazývá *Caninae* (Tedford et al. 2009). Nejmenší zástupce

recentních psovitých šelem váží průměrně 1 kg (*V. zerda*) (Smith et al. 2003), samci druhu *C. lupus* mohou dosahovat váhy až 80 kg (Nowak 1999).

Během evoluce psovitých šelem došlo ke třem důležitým diversifikačním událostem. První proběhla během pozdního Oligocénu, kdy došlo k první velké diverzifikaci v Severní Americe, druhá nastala na konci Miocénu. 2. vlna diverzifikace ke konci Miocénu mimo jiné splývá s diverzifikací koní v Severní Americe. Za 3. vlnu diverzifikace psovitých šelem se pak označuje šíření zástupců čeledi *Canidae* do Eurasie na přelomu Miocénu a Pliocénu (Wang et al. 2008). Nejstarší fosilní nálezy dokládající existenci zástupců čeledi *Canidae* pocházejí z doby před 40 miliony let. Důkazem je nález fosílie *Hesperocyona* z eocénních sedimentů v Severní Americe (Wang et al. 2008). *Hesperocyona* byl malé cibetkovité zvíře, které se živilo malými obratlovci a rostlinami, a příležitostně šplhalo i po stromech (viz. Příloha II, Obr. 22) (Van Valkenburgh 1999). Tyto rané formy psovitých šelem nebyly ještě plnohodnotnými prstochodci, proto byly přizpůsobeny spíše životu na okrajích lesů, kde jim schopnost šplhání po stromech umožnila stát se úspěšnými predátory. Následná evoluce lepšího přizpůsobení končetin k běhu byla asi klíčovou adaptací pro život v otevřené krajině (Wang et al. 2008).

Severní Amerika je místem vzniku a existence prvních psovitých šelem. Odtud se rozšířily do Jižní Ameriky, kde došlo k rozsáhlé radiaci (Berta 1987). Příchod psovitých šelem na jihoamerický kontinent je tradičně spojován se vznikem Panamské šíje, k čemuž došlo během Pliocénu (Perini et al. 2009). Během pozdního Miocénu přešli zástupci podčeledi *Caninae* Beringovu úžinu a dostaly se do Eurasie (Wang et al. 2004). Zde došlo k explozivní radiaci, která dala vznik moderním psům ve Starém světě, zahrnující vlky, šakaly a psy hyenovité (Martin 1989). Zástupci těchto psů se na konci Miocénu vrátili na severoamerický kontinent, kde se začlenili do ekosystému společně s místní faunou (Wang et al. 2008). První doklady o existenci psovitých šelem v Africe pochází z doby před 7 miliony lety. Je jimi fosílie druhu *Vulpes ruffautae* ze severozápadního Čadu (de Bonis et al. 2007).

U skupin *Borophaginae* i *Caninae* můžeme najít potravní specializace od hypokarnivorie, přes všežravost k hyperkarnivorii (Van Valkenburgh et al. 2003). Výjimku tvoří skupina *Hesperocyoninae*, kde nenajdeme žádného zástupce, který by vykazoval hypokarnivorii (Wang et al. 2004). Z recentních druhů se mezi vyhraněné masožravce (hyperkarnivorie) řadí vlci, dhoulové, psi hyenovití a psi pralesní (Van Valkenburgh 1991). Hypokarnivorii najdeme mezi recentními druhy například u psa ušatého (*Otocyon megalotis*) (Sillero Zubiri et al. 2004). U skupiny *Borophaginae* se pak vyskytovaly dva extrémy. Prvním byl rod *Cynarctoides*, jehož chrup se podobal selenodontnímu chrupu moderních kopytníků.

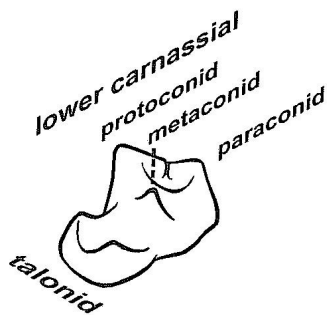
Z psovité šelem má tedy neadaptovanější chrup pro herbivorii (Wang et al. 2004). U jiných zástupců *Borophaginae* (např. *Epicyon* a *Borophagus*) se objevoval chrup podobný tomu, který se vyskytuje u hyen (Wang et al. 1999). Jsou pro něj typické silné čelisti, robustní zadní premoláry a zmenšené přední premoláry (Wang et al. 2004). Tyto vlastnosti zubů umožnily těmto psům kousání i velkých kostí. Tento druh chrupu se pak vyskytoval ještě u rodu *Enhydrocyon* z podčeledi *Hesperocyoninae* (Martin 1989).

Z různých studií je patrné, že ancestrální potravní specializací u psovité šelem je jednoznačně omnivorie (Wang et al. 2008). Dentice uzpůsobená pro omnivorní způsob obživy je typická krátkými horními trháky, čtvercovými horními moláry a relativně širokými výběžky na spodních molárech (Tedford et al. 2005). Následný posun, ať už k hyperkarnivorii nebo hypokarnivorii, byl jedním z nejzásadnějších důvodů úspěšného adaptování na rychlé změny prostředí. Díky relativně nespécializované dentici se u ancestrálních psovité mohly vyvíjet různé potravní adaptace na základě neustále se měnících podmínek (Wang et al. 2008). Hyperkarnivorie se u fosilních psovité šelem vyvinula především v obdobích, kdy byla nízká diverzita ostatních hyperkarnivorních predátorů a zároveň dostatek potravních zdrojů. Modifikace spodních premolárů a další charakteristické rysy hyperkarnivorní dentice vznikly pravděpodobně na základě mezidruhové kompetice o potravu (Van Valkenburgh 1991).

Obecně lze říci, že psovité šelmy z podčeledi *Caninae*, do kterých tedy spadají i recentní zástupci, se velmi zásadně liší od vyhynulých podčeledí (*Hesperocyoninae*, *Borophaginae*) a to především v kraniodentálních znacích, které indikují způsob lovu a potravní specializaci. Naopak fosilní *Caninae* se v těchto znacích dost podobali dnešním psovité šelmám (Andersson 2005). Z toho vyplývá vhodnost fosilních zástupců psovité šelem jako outgroup pro mapování evoluce různých morfologických znaků.

1.3 Charakteristika podčeledi *Caninae*

Skupina *Caninae* zahrnuje všechny žijící druhy psovité šelem a všechny jejich nejbližší fosilní příbuzné (Tedford et al. 2009). Kompletní fylogeneze recentních a fosilních zástupců zatím chybí (viz. Příloha I, Obr. 9). Jejich sesterskou skupinou jsou *Borophaginae* (Wang et al. 2008). S těmito vyhynulými psovitými šelmami sdílí *Caninae* důležitou modifikaci spodních trháků, čímž je přítomnost tzv. „dvouhrotého talonidu“, který umožňuje používat tento typ zubů i ke žvýkání potravy (viz. Obr. 2).



Obr. 2: Schéma spodního trháku (spodního prvního moláru) s dvouhrotým talonidem.
(převzato z: Hillson S. 2005)

Odlišují se naopak zúžením a prodloužením premolárů oddělených diastemou, úzkým rostrem a mělkými čelistmi (Tedford et al. 2009). Oproti oběma vyhynulým podčeledím nejsou *Caninae* schopni rotace kosti vřetenní na předních končetinách (Andersson 2005).

Psovité šelmy z této skupiny se dělí ještě na 2 podskupiny a to na tzv. *Vulpini* a *Canini*. Toto ujednocení vzniklo na základě osteologických, karyologických a molekulárních analýz (Tedford et al. 1995, Wayne et al. 1997, Tedford et al. 2009). Jediný problém je se zařazením psíka mývalovitěho (*Nyctereutes procyonides*), jehož pozice ve fylogenezi psovitých šelem zatím stále není objasněna (Perini et al. 2009).

Caninae se na začátku své historie vyskytovali pouze na území Severní Ameriky. Na základě různých geologických událostí (vznik Panamské šíje, Beringovy úžiny) se psi rozšířili i na jiné kontinenty. Zde se přizpůsobovali různým podmínkám a potravním nabídkám. Díky tomu došlo k odlišné diverzifikaci na těchto kontinentech (Wang et al. 2008).

Prvními zástupci této skupiny byli psi velikosti malé lišky z rodu *Leptocyon* (Wang et al. 2004). Byli to malí psi vážící méně jak 2 kg, kteří se živili převážně malými živočichy a rostlinami (viz. Příloha II., Obr. 14) (Wang et al. 2008). 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 zdědili všechny další rody psovitých šelem ze skupiny *Caninae* (Wang et al. 2004). Byli velmi podobní nejstarším zástupcům *Borophaginae*, až na jejich delší a mělké čelisti a jemný chrup, což umožňovalo lov menší, rychle se pohybující kořisti. Tato adaptace přetrvala i u rodu *Vulpes*. Ale například liška polární (*V. lagopus*) má robustnější chrup a hlubší čelist pro lepší lov zajíců, kteří nejsou

o moc menší než tato liška (Wang et al. 2008). Zástupci podčeledi *Caninae* byli dlouhou dobu (během Oligocénu až do druhé poloviny Miocénu) podobní spíše liškám. Nedošlo k tak bohaté diverzifikaci jako u *Borophaginae* (Tedford et al. 2009). Do skupiny *Vulpes*, který sdružoval tyto druhy podobné dnešním liškám, patřily i fosilní druhy rodu *Metalopec* a předkové dnešních psů z rodu *Urocyon* (Wang et al. 2008). *Urocyon* je podle moderních analýz považován za nejbazálnější recentní psovitou šelmu (Zrzavý a Řičánková 2004, Wang et al. 2004, Tedford et al. 2009). Prvním zástupcem tzv. *Canini* byl rod *Eucyon*, který se objevil v druhé polovině Miocénu (Rook 2009). Tím úplně prvním byl *E. davisii* (viz. Příloha II., Obr. 15), který byl velký asi jako dnešní kojot a jeho nálezy pocházejí opět ze Severní Ameriky. Psi rodu *Eucyon* jsou považováni za ty, kteří v pozdním Miocénu přešli Beringovu úžinu a dostali se do Eurasie (Martin 1989). O něco později se zástupci rodu *Eucyon* objevili i na africkém kontinentu (Morales et al. 2005). Během Pliocénu dosáhl v Eurasii tento rod vysoké diverzity, avšak na konci tohoto období z Eurasie zcela vymizel (Sotnikova a Rook 2010). V pozdním Miocénu až raném Pliocénu se v Severní Americe objevili první zástupci rodu *Canis* (*C. ferox* a *C. lepophagus*). Byli to všežraví psi opět velikosti dnešního kojota (Tedford et al. 2009). Od dnešních kojotů se *C. lepophagus* lišil užšími spodními premoláry a spíše kratšími a širšími spodními trháky (Kurtén a Anderson 1980). V celkovém vzhledu se pak *C. lepophagus* lišil kratšími zadními nohami a zúženějším čumákem (Kurtén 1974). Větší psi rodu *Canis* se objevili na začátku Pliocénu. Byl to například *C. edwardii*, který je pravděpodobně sesterským druhem kojota (*C. latrans*), a *C. lepophagus* (Tedford et al. 2009). Ke konci Miocénu se začaly objevovat primitivní druhy rodů *Vulpes* a *Urocyon*. Druhy rodu *Vulpes* se pak rozšířily a diverzifikovaly v Eurasii během Pliocénu (Martin 1989). Opravdu velké druhy rodu *Canis*, kteří se podobali dnešním vlkům, mají svůj původ v Eurasii. Druhotně se pak objevili v Severní Americe a prvním z nich byl druh *C. armbrusteri* (Tedford et al. 2009). Tento velký severoamerický vlk byl blízce příbuzný vlku rudohnědému (*C. rufus*) a od dnešního vlka se v kraniodentálních vlastnostech lišil užší lebkou a útlejší denticí (Kurtén a Anderson 1980). *C. armbrusteri* dal později vzniknout obrovskému hyperkarnivornímu druhu *Canis dirus* (Tedford et al. 2009). Morfologie špičáku tohoto druhu se podobala spíše moderním hyenám než psovitým šelmám (Van Valkenburgh 1989). Jeho dentice byla obecně silnější než u ostatních druhů rodu *Canis*, kromě toho disponoval velkou širokou hlavou a silnými končetinami. Vyskytoval se skoro po celých USA a Mexiku a jeho areál sahal až na jih Peru (Kurtén a Anderson 1980). Z fosilních záznamů je patrné, že *C. dirus* (viz. Příloha II., Obr. 17) mohl obývat biotopy od tropických močálů po opadavé lesy přecházející v travnaté pláně (Hodnett et al. 2009). Vyhybnul na konci Pleistocénu, stejně jako

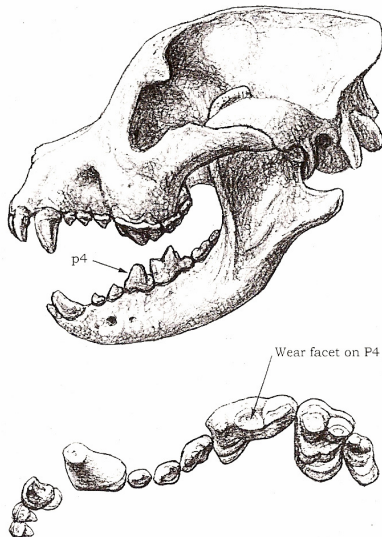
většina velkých jihoamerických hyperkarnivorních psů (Wang et al. 2004). Mezi tyto velké jihoamerické hyperkarnivorní psy patřily především 2 rody: *Theriodictis* a *Protocyon*. Tyto 2 rody se řadí do společného kladu společně s rody *Chrysocyon* a *Speothos* (Prevosti 2009). První psovité šelmy se objevily v Jižní Americe během pozdního Pliocénu, kdy vznikla Panamská šíje (Berta 1989). Důkazem jsou fosilní nálezy zástupců rodu *Protocyon* na jihoamerickém kontinentě, které patří mezi nejstarší (Berta 1987). I přes velkou extinkci je dodnes jihoamerická psí fauna nejrozmanitější z celé podčeledi *Caninae* oproti jiným kontinentům. Důvodem je jejich velmi rychlá adaptivní radiace po příchodu na jihoamerický kontinent, která mohla proběhnout díky absenci kočkovitých a jiných šelem na tomto kontinentu. Nedošlo zde ke kompetici o zdroje a tak psovité šelmy území Jižní Ameriky rychle obsadily (Van Valkenburgh 1999).

1.4 Charakteristika podčeledi *Borophaginae*

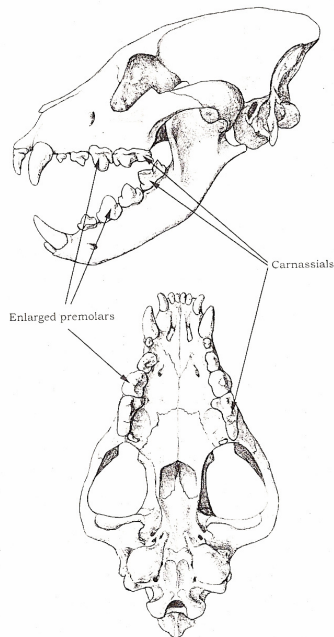
Borophaginae byli největší podčeledí psovitých šelem a zahrnovali asi 66 druhů (Van Valkenburgh et al. 2003). Stejně jako zástupci podčeledi *Hesperocyoninae* i tyto psovité šelmy se vyskytovaly pouze v Severní Americe. Po několik miliónů let byly dominantní skupinou karnivorů na tomto kontinentě (Wang et al. 2008). Kromě některých přechodných forem se *Borophaginae* dělí do 4 základní linií: *Phlaocyoniini*, *Cynarctina*, *Aelurodontina* a *Borophagina*. Ve fylogenezi psovitých jsou řazeni jako sesterská skupina podčeledi *Caninae* (Wang et al. 1999).

Tyto psovité šelmy byly z celé čeledi *Canidae* vůbec nejdiverzifikovanější skupinou a obsadily širokou škálu potravních nik. Byli mezi nimi obrovští hyperkarnivorní psi typu *Epicyon* a *Borophagus*, hypokarnivorní formy a nechyběli ani malí až středně-velcí všežravci (*Cynarctoides*, *Phlaocyon* a *Cynarctus*) (Wang et al. 2008). *Borophaginae* měli podobnou anatomii předloktí jako zástupci podčeledi *Hesperocyoninae*, tudíž dokážou vytočit přední končetinu stejně jako kočky. Jejich způsob lovu se tedy spíše blížil lovu kočkovitých šelem než taktice lovu recentních psů (Andersson 2005). Díky jejich relativně robustní kostře a podobnosti s žijícími hyenami v kraniodentální morfologii převzala primárně většina hyperkarnivorních druhů mrchožravý způsob obživy (Van Valkenburgh 2003). Tento způsob obživy jim umožňoval robustní chrup uzpůsobený k drcení kostí (tzv. bone-cracking dentition) a velmi silné čelisti (Wang et al. 1999). Chrup mrchožravých zástupců *Borophaginae* se od chrupu recentních hyen liší v lokaci zubů adaptovaných na drcení kostí. Tato adaptace spočívá především v přeměně jednoho nebo více molárů či premolárů do tvaru

pyramidy, široké na bázi, doprovázené zvětšením těchto zubů v porovnání s ostatními. U hyen jsou to 3. spodní a horní premoláry (viz Obr. 4), *Borophaginae* mají takto uzpůsobené 4. spodní a horní premoláry (viz Obr. 3) (Werdelin 1989).



Obr. 3: Tvar 4. spodního premoláru u čeledi *Borophaginae*. (převzato z: Wang et al. 2008)



Obr.4 : Tvar 4. spodního premoláru hyeny skvrnitě (*Crocuta crocuta*). (převzato z: Wang et al. 2008)

V kontrastu s těmito masivními zadními premoláry byly u těchto zvířat výrazně zmenšené přední premoláry (Wang et al. 2004). Extrémním případem, co se týče morfologie dentice, je pak rod *Cynarctoides*, jehož stavba zubů se nápadně podobala zubům moderních kopytníků

(Wang et al. 2004). Tento druh se vyvinul z bazálního rodu *Archaeocyon*, tudíž je o něco odvozenější, ale stále spadá do evoluční větve omnivorních zástupců této podčeledi (Wang et al. 1999).

Historii této podčeledi započal právě druh *Archaeocyon* (viz. Příloha II, Obr. 18), který se objevil v pozdním Oligocénu a měl velikost malé lišky (Wang et al. 2004). Dentice rodu *Archaeocyon* je typická přítomností speciálně tvarovaného talonidu, tvořeného dvěma hrbolky (hypoconid a entoconid) na prvním spodním moláru, a dále odpovídající modifikací horních molárů, kterou je hrbolek nazývaný metakonul (viz. Obr. 5). Tyto zubní modifikace zdělili všichni zástupci podčeledi *Borophaginae* (Wang et al. 2008).



Obr. 5: Spodní dentice u rodu *Archaeocyon* (*Borophaginae*). (převzato: Wang et al. 2008)

Odvozenějšími, ale stále ještě na bázi skupiny *Borophaginae*, byly rody *Cynarctoides* a *Phlaocyon* (Wang et al. 1999). Tyto dva rody měly dentici evidentně adaptovanou pro omnivorní způsob obživy (Wang et al. 2008). Na konci Miocénu se objevila nová linie omnivorních *Borophaginae*, například rod *Carpocyon*. Byly tu druhy velké jako menší šakal až po velikost menšího vlka (Wang et al. 2004). Počínaje rodem *Tomarctus* se podčeď *Borophaginae* stala skupinou silných, hyperkarnivorních predátorů. Následoval ho potom dále rod *Aelurodon* (viz. Příloha II, Obr. 19) a společně s rodem *Tomarctus* ho řadíme do linie *Aelurodontina* (Wang et al. 2008, Wang et al. 1999). Rod *Aelurodon* sdílí několik morfologických konvergencí s recentním psem hyenovitým (*Lycaon pictus*), jako například široké patro a premoláry s velkým množstvím hrbolků (Wang et al. 2008). Sesterskou skupinou těchto psů byla linie *Borophagina*, která svůj vývoj započala několika omnivorními druhy (*Carpocyon*, *Paratomarctus*) (Wang et al. 1999). Evoluci této velmi diverzifikované podčeledi pak zakončuje linie *Protepicyon-Epicyon-Borophagus* (Wang et al. 2008). Druhy rodu *Epicyon* dosahovaly velikosti medvěda a byly to největší psovitě šelmy v celé jejich

historii (Wang et al. 2004). Druh *Epicyon haydeni* (viz. Příloha II, Obr. 20) měřil v kohoutku 90 cm. Výška v kohoutku dnešního vlka se pohybuje okolo 75 cm. Zástupci rodu *Borophagus* (viz. Příloha II, Obr. 21) měli nejextrémněji adaptovanou dentici pro kousání velkých kostí (Wang et al. 2008). Psovité šelmy z tohoto rodu měly na průřezu kruhové špičáky, čímž se opět podobaly více kočkovitým šelmám než psům (Andersson 2005). Odvozené druhy rodu *Borophagus* přežily Pliocén, ale na začátku Pleistocénu vyhynuly (Wang et al. 2004).

1.5 Charakteristika podčeledi *Hesperocyoninae*

Podčeleď *Hesperocyoninae* zahrnovala celkem 28 druhů (Wang et al. 2004). Do této podčeledi patří vůbec nejprimitivnější a nejstarší zástupci psovitých šelem. Výskyt těchto psovitých šelem nebyl prokázán nikde jinde než v Severní Americe (Wang 1994). Fossilní nálezy zástupců této podčeledi pochází nejčastěji ze západu USA, několik záznamů pak existuje z Kanady a Mexika. *Hesperocyoninae* se vyvinuli ze starobylé čeledi šelem *Miacidae*. Nejstarší zástupce této skupiny, *Hesperocyon*, je zároveň nejstarším reprezentantem psovitých šelem a jeho fosilní nálezy pochází již z Eocénu (Wang et al. 2008).

Velcí zástupci této podčeledi byli typičtí krátkým rostrem, redukovanými předními premoláry a zvětšenými zadními premoláry, čímž se velmi podobají kočkovitým šelmám. Tím pádem se jim podobají i ve způsobu lovu kořisti, protože zkrácené rostrum zvětšuje sílu skusu špičáků, kterými kočkovité šelmy rdousí kořist. Další vlastností, kterou mají *Hesperocyoninae* podobnou s kočkovitými šelmami a zároveň je adaptací pro kočičí způsob lovu, je uspořádání předloktí, které určuje schopnost rotace radia. Tyto psovité šelmy jsou totiž schopné vytočit přední končetinu stejně jako kočky a tak jsou schopni svoji kořist velmi dobře uchopit (Andersson 2005).

Prvním zástupcem byl tedy jednoznačně *Hesperocyon* (viz. Příloha II, Obr. 22) (Wang et al. 2008). Během Oligocénu se pak objevily další 4 rody této podčeledi a to konkrétně: *Paraenhydrocyon*, *Enhydrocyon*, *Osbornodon* a *Ectopocynus* (Wang et al. 2004). Významnou vývojovou linií této podčeledi byla linie *Mesocyon-Sunkahetanka-Enhydrocyon*. Evoluční trendy této linie směřovaly ke zvětšování těla a hyperkarnivorní dentici. Došlo u nich ke zmohutnění premolárů, trháky byly mnohem ostřejší a moláry, nacházející se hned za trháky, byly redukovány (Wang et al. 2008). Nejdiverzifikovanější skupinou rodů této podčeledi byla *Mesocyon-Enhydrocyon* skupina, která obsahovala celkem 10 druhů. Co se týče kraniodentálních charakteristik těchto rodů, jednoznačným trendem je prodloužení zadní části lebky, s tím související zkrácení rostra, zvětšení trháků a robustnější moláry (Wang 1994). Psi

z rodu *Mesocyon* (viz Příloha II, Obr. 23) byli šelmami velikosti dnešního kojota a představovali první článek ve vývoji specializace na hyperkarnivorii mezi psovitými šelmami (Wang et al. 2008). S výjimkou rodu *Osbornodon* byli všichni zástupci podčeledi *Hesperocyoninae* primitivními hyperkarnivory. Hypokarnivorii u *Hesperocyonů* nenajdeme vůbec (Wang et al. 2004). Nicméně, u dentice některých druhů byly zřetelné tendence směřující spíše k omnivornímu způsobu obživy (Wang et al. 2008). Absenci hypokarnivorních zástupců v době největší radiace podčeledi *Hesperocyoninae* lze vysvětlit nízkou diverzitou ostatních hyperkarnivorních predátorů, například kočkovitých šelem (Van Valkenburgh 1991). Zástupci rodu *Osbornodon* měli prodloužené rostrum a rozsáhlý frontální sinus, což jsou znaky shodné s podčeledí *Caninae* (Wang 1994). Mezi těmito psy bylo možné najít jak psy vzrůstu malé lišky, tak zástupce velikosti velkého vlka (Wang et al. 2008). Poslední zástupce podčeledi *Hesperocyoninae* (*Osbornodon fricki*) byl velký asi jako menší vlk a vyhynul někdy uprostřed Miocénu (Wang 2004). Byl to zároveň největší zástupce této podčeledi, jeho výška v kohoutku je odhadována na 55 cm (viz. Příloha II, Obr. 24) (Wang et al. 2008).

2 METODIKA

Již existující matice morfologických znaků zahrnující všechny recentní zástupce psovitých šelem byla doplněna daty o fosilních druzích získanými z literatury.

Znaky jsou definované převážně podle článku, který se zabývá fylogenezí recentních psovitých šelem (Zrzavý, Řičánková 2004).

Většina znaků, se kterými pracujeme v matici, byla používána k determinaci fosilních druhů i v jednotlivých publikacích, ze kterých bylo čerpáno. Tím byla značně usnadněna determinace jednotlivých znaků.

Znaky jsou ve většině případů kvalitativní a týkají se především morfologie lebky a dentice. Morfologických znaků popisujících dentici je v matici 49. Znaky charakterizující vlastnosti lebky jsou v matici zastoupeny v počtu 29. Pět znaků v matici potom popisuje kosti končetin. Jeden znak pak popisuje hodnotu velikosti mozku ve vztahu k velikosti těla a jeden znak popisuje velikost těla.

3 VÝSLEDKY

Do matice bylo doplněno celkem 81 druhů psovitých šelem (viz. Příloha III). Padesát sedm z nich jsou zástupci podčeledi *Caninae*, zbývajících 27 druhů patří do podčeledi *Hesperocyoninae*. Tyto druhy jsou v matici definovány 85 morfologickými znaky. Původní matice byla rozšířena o několik dalších morfologických znaků, které mělo smysl brát v úvahu, protože byly v literatuře uváděny u více druhů, tudíž je možné je mezi sebou srovnávat. (viz. Příloha III, tučně zvýrazněné znaky).

Data o druzích z podčeledi *Hesperocyoninae* byla převzata z již hotové matice (Wang 1994). Novosvětských druhů podčeledi *Caninae* bylo do matice doplněno celkem 36. Tyto druhy byly zpracovány na základě monografií a publikací zabývajících se severo a jihoamerickou psí faunou (Tedford et al. 2009, Berta 1989, Perini et al. 2009). Euroasijských a afrických druhů, které byly dohledávány jednotlivě z článků, je v matici 18.

Pro další plánované analýzy v magisterské práci je třeba doplnit také již existující matici, která kompletně zpracovává zástupce podčeledi *Borophaginae* (Wang et al. 1999), a dohledat několik zbývajících zástupců *Caninae*.

4 DISKUZE

4.1 Jaké kraniodentální znaky by mohly korelovat s lovem velké kořisti, spoluprací při lovu a potažmo socialitou?

Psí kostra je primárně uzpůsobená pro běh a maximální stabilitu během pohybu (Andersson 2005). Při lovu využívají psi obvykle strategii, při které ženou svou kořist do vyčerpání, strhnou ji na zem a zabijí několika kousnutími (Andersson 2005) nebo ji drží v čelistech a trhnutím hlavy hodí na zem (Radinsky 1981). Lov ve skupině obecně umožňuje predátorovi ulovit i velkou a silnou kořist (Andersson 2005). Kooperativní lov je pro psovitě šelmy výhodnější, protože nemají ostré, zakřivené drápy jako kočkovité šelmy, které jim umožňují lepší manipulaci s kořistí (Van Valkenburgh et al. 2003, Wang et al. 2008).

Víme, že z recentních psovitých šelem loví ve skupině pes hyenovitý (*Lycaon pictus*), vlk (*Canis lupus*), dingo (*C. lupus dingo*), pes pralesní (*Speothos venaticus*) a dhoul (*Cuon alpinus*) (Kleiman 1967). Otázkou je: „Podle čeho poznáme, jak velkou kořist mohly lovit fosilní druhy psovitých šelem a zda lovily ve smečkách?“

Potravní specializace, ale i přibližná velikost jednotlivých druhů lze velmi dobře odvodit z kraniodentálních a osteologických znaků. Především v dentici se velmi dobře odráží potravní ekologie daného druhu (Van Valkenburgh 1989, Holliday a Stepan 2004). Recentní psi, kteří obvykle loví velkou kořist, sdílí kraniodentální znaky, které je odlišují od všežravců a druhů lovcích malé obratlovce (Van Valkenburgh a Koepfli 1993). Signifikantními morfologickými znaky, které korelují s lovem velké kořisti, jsou krátké, hluboké čelisti, silný skus a velmi silná lebka (Slater et al. 2009). Tyto znaky jsou adaptacemi pro vypořádání se s velkým tlakem na lebku, který vzniká při manipulaci s velkou kořistí (Wang et al. 2008). Mezi další morfologické adaptace, které většinou sdílí recentní psovitě šelmy lovcí velkou kořist, patří široké patro a zvětšené řezáky a špičáky (Van Valkenburgh et al. 2003, Andersson 2005). Zkrácení čelisti přispívá k efektivnímu a silnému skusu, protože posouvá špičáky blíže k mandibulárnímu kloubu (Wang et al. 2008). Zkrácení přední části lebky má také za následek rozšíření patra, zhuštění premolárů a ztrátu zadních molárů (Tedford et al. 1995). Tento trend zkracování rostra má souvislost s typickými znaky hyperkarnivorní dentice mezi které patří: prodloužení ostrých hran trháků, redukce nebo úplná ztráta 2. a 3. spodního moláru, 1. a 2. horní molár uzpůsobený pro rozměňování potravy (Van Valkenburgh 1989). Především redukce nebo ztráta zadních molárů je opakujícím se trendem v historii šelem, u kterých došlo k minimalizování prostoru pro rozměňování potravy na úkor zvětšování trháků

(Wang a Tedford 1994). Měřitelným znakem, který by měl indikovat lov velké kořisti, je délka prvního spodního moláru. U druhů lovicích velkou kořist by se měla délka spodního prvního molárů pohybovat v rozmezí 18 - 25 mm (Van Valkenburgh et al. 2004).

Problém ovšem nastává při rozlišení dentice striktních hyperkarnivorů a mrchožroutů. Dentice pro obě tyto potravní specializace jsou si dost podobné. Například silné a hluboké čelisti jsou typické pro oba typy potravních specializací (Van Valkenburgh 2003). Dobrým znakem pro rozlišení těchto dvou specialistů u fosilních druhů může být rozsah prostoru rozměňování potravy (tzv. „grinding area“). To znamená především míru redukce zadních molárů. Vyhranění masožravci mají tyto zuby velmi redukované na úkor velkých ostrých trháků s tzv. ostruhou vzniklou transformací talonidu prvního spodního moláru na ostrý výběžek (Van Valkenburgh 1991).

Kraniodontální znaky budou pravděpodobně dobrým indikátorem kooperace při lovu. Mezi zástupci recentních psovitých šelem nenajdeme žádnou výjimku, kde by hyperkarnivorní dentice nekorelovala s lovem ve smečce. Pouze kooperace v páru pravděpodobně nepůjde u fosilních druhů identifikovat, protože i u recentních zástupců se vyskytuje u duhů s hypokarnivorní denticí (např. *Canis latrans* nebo *Canis mesomelas*) (Wang et al. 2008). Fosilní druhy lze podle množství kraniodontálních znaků rozlišit na hypo- a hyperkarnivorní. Ze znaků, které jsou zastoupeny v matici, je to například proporce čelisti nebo přítomnost zadních spodních molárů.

4.2 Jak souvisí vývoj velikosti těla s velikostí lovené kořisti a s ekologií druhu?

Obecně se u čeledí šelem s širokým rozsahem velikostí těla zvyšuje velikost kořisti s velikostí těla predátora (Gittleman 1985). Jiná studie tvrdí, že velikost těla šelmy nezávisí pouze na velikosti kořisti, ale také na míře energie, kterou ze své potravy získají. Tzv. Carbonovo pravidlo tvrdí, že každý karnivor, který váží více, než 21 kg, musí lovit kořist větší než je on sám. Tento fakt samozřejmě souvisí především s energetickými nároky zvířete (Carbone et al. 1999, Van Valkenburgh 2004). Velký predátor musí zkonsumovat dostatečné množství energeticky bohaté potravy k pokrytí energetických nároků svých denních aktivit. Váha 21 kg je pak kritickou hodnotou, kdy musí predátor přejít od konzumace bezobratlých a malých obratlovců k lovu velkých zvířat (Carbone et al. 1999, Van Valkenburgh et al. 2004, Wang et al. 2008). Sociální predátoři jsou schopni využívat širší velikostní spektrum než predátoři

lovící samostatně. Lov ve skupině umožní ulovit větší zvíře než by ulovil soliterní predátor (Earle M. 1987).

Bylo zjištěno, že psovité šelmy v průběhu své evoluce směřovaly k větší tělesné velikosti. U podčeledí *Borophaginae* a *Caninae* byl tento trend umocněn dvěma obdobími opravdu výrazného zvětšování, která korespondují s rychlou diverzifikací těchto podčeledí a také se vznikem morfologických adaptací pro hyperkarnivorii (Finarelli 2007). Podle výsledků (Van Valkenburgh et al. 2004) analýzy velkých druhů se většinou objevoval trend směřující k hyperkarnivorní dentici. Vývoj hyperkarnivorní dentice a zvětšování těla jsou tedy spolu velmi úzce spojeny, protože hyperkarnivorní chrup umožňuje nejsnadnější manipulaci s velkou kořistí (Van Valkenburgh 1991). Tuto teorii však narušuje fakt, že velmi výraznou hyperkarnivorní dentici má například i recentní pes pralesní (*Speothos venaticus*) (Tedford et al. 2005), jehož výška v kohoutku se pohybuje kolem 30 cm (Nowak 1999). Hyperkarnivorní dentici srovnatelnou s dnešním psem hyenovitým (*Lycaon pictus*) měli i oligocenní zástupci podčeledi *Hesperocyoninae*, kteří v kohoutku měřili v průměru 40 cm (Wang et al. 2008). Vznik hyperkarnivorní specializace většinou souvisí s absencí jiných predátorů v ekosystému (Van Valkenburgh 1991). Hyperkarnivorie se u podčeledi *Hesperocyoninae* objevila velmi brzo právě proto, že všichni velcí hyperkarnivoři tehdy vyhynuli nebo byly jejich počty velmi nízké (Wang 1994). Obecně evoluce velkých šelem směřovala ke zvětšování těla a adaptacím dentice z důvodu potravní specializace, což dělá paradoxně druhy náchylným k extinkci (Van Valkenburgh 1999). Bylo prokázáno, že žádný hyperkarnivorní druh nepřežil na Zemi déle než 6 milionů let, naopak všežravé druhy vydržely i více než 11 milionů let (Van Valkenburgh 2004).

Zvětšování těla je nepochybně i výsledkem reakce na změny podmínek prostředí. Je známo, že zvířata (obzvláště velcí savci) se s chladnými podmínkami vyrovnávají tím, že zvýší svou tělesnou hmotnost. Například během glaciálních cyklů v Pleistocénu došlo k markantnímu zvětšování herbivorů (Wang et al. 2008). S touto potravní nabídkou se museli vyrovnat i predátoři žijící v této době. V té době patřil mezi nejobávanější predátory v Severní Americe obrovský vlk *Canis dirus*, což byl největší zástupce podčeledi *Caninae* (větší byly pouze odvozené druhy rodů *Aelurodon* a *Epicyon* z podčeledi *Borophaginae*) (Wang et al. 2008). Ve srovnání s dnešním vlkem (*C. lupus*) měl *C. dirus* mimojiné větší *musculus temporalis*, což mu umožnilo vyvinout větší sílu při skusu (Anyonge a Baker 2005), z čehož vyplývá, že byl schopen manipulace s větší kořistí.

Pokud budeme brát v úvahu tzv. Carbonovo pravidlo, mohla by být velikost těla vhodným indikátorem sociálního lovu. Jestliže totiž pes nemá podobná přizpůsobení

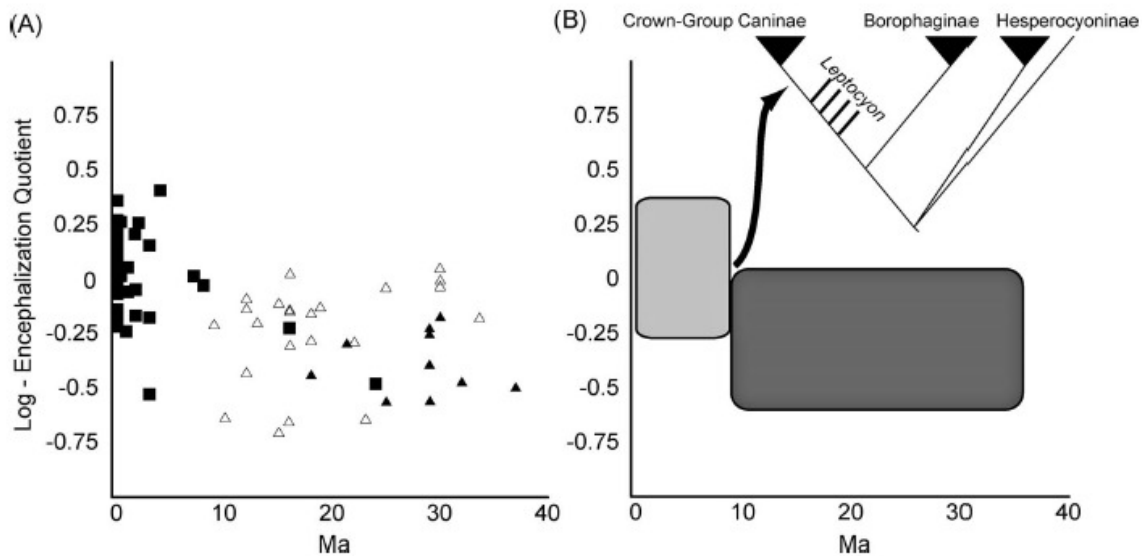
k solitérnímu lovu jako kočkovité šelmy a musí lovit velká zvířata, měl by lovit ve skupině. Nicméně i pro Carbonovo pravidlo existují výjimky, např. recentní velký a omnivorní vlk hřivnatý (*Chrysocyon brachyurus*) nebo malý a hyperkarnivorní pes pralesní (*Speothos venaticus*). Z fosilních druhů jsou to například malí hyperkarnivoři z podčeledi *Hesperocyoninae*. Velikost těla tedy nejspíš nebude tak spolehlivým indikátorem sociálního lovu jako kraniodentální charakteristiky.

4.3 Jak souvisí vývoj relativní velikosti mozku s velikostí lovené kořisti, s ekologií a sociálním chováním?

Je známo, že v řádu *Carnivora* mají masožravci a všežravci větší mozek než hmyzožravci (Gittleman J.L. 1986). Tzv. „hypotéza o sociálním mozku“ (Dunbar 1998) předpokládá, že se velikost mozku zvětšovala během evoluce v souvislosti se vznikem sociality. Recentní zástupci psovitých šelem jsou charakterističtí velkým mozkem a velmi rozvinutým sociálním chováním (Finarelli 2008). Statisticky prokazatelný vztah mezi zvětšujícím se objemem mozku a socialitou byl potvrzen u řádů: *Primates*, *Carnivora* a *Artiodactyla* (Perez-Barberia 2007). Schultz a Dunbar (2007) zjistili, že relativní velikost mozku u šelem, kopytníků a netopýrů souvisí s existencí párových svazků, nikoliv už s velikostí skupiny.

Další analýzy (Finarelli a Flynn 2009) však u šelem jako celku hypotézu sociálního mozku nepotvrzují, výsledky předchozích prací byly ovlivněny právě velkým zastoupením psovitých šelem mezi analyzovanými druhy.

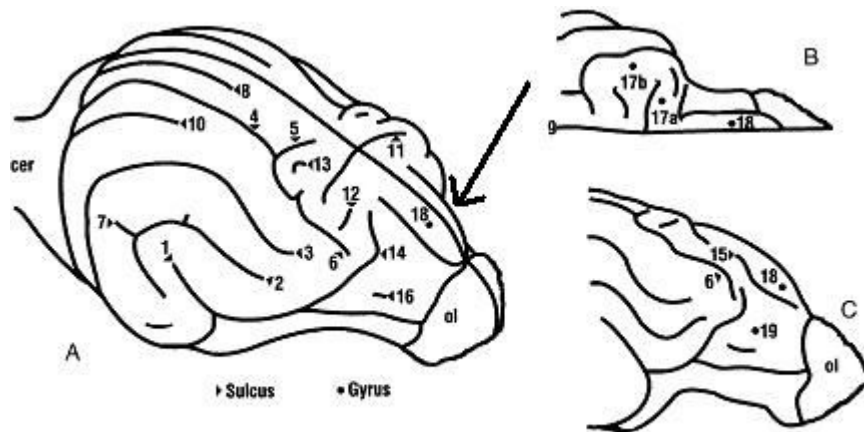
K výraznému zvětšení mozku u psovitých šelem došlo na konci Miocénu. Zvýšená encefalizace byla spojená s celkovým přeorganizováním mozku a mohla by indikovat vznik sociálního chování. Zvětšení mozku v poměru k velikosti těla se týká všech recentních druhů psovitých šelem, tedy i těch, kteří neloví ve smečce (Finarelli 2008). To může mít hned 2 vysvětlení. Pokud bylo zvětšení mozku adaptací pro sociální lov, pak muselo dojít ke ztrátě kooperativního lovu a jeho opětovnému vzniku. Druhým alternativním vysvětlením může být to, že zvětšení mozku souvisí s jinými aspekty sociality (např. život v párech a společná péče o potomstvo), a k sociálnímu lovu ve smečce došlo druhotně. Bylo zjištěno, že ke zvětšení mozku došlo jen jednou, a to někde uvnitř rodu *Leptocyon*, tedy u bazálních *Caninae* (Finarelli 2008, viz Obr. 6).



Obr. 6. (A) Schéma relativní distribuce mozku (log EQ) u psových šelem v průběhu jejich evoluce rozdělené do podčeledí. Symboly: plné trojúhelníky - *Hesperocyoninae*, prázdné trojúhelníky - *Borophaginae*, čtverce - *Caninae*. Hodnoty encefalizačního kvocientu (logEQ) jsou vyneseny proti časovým údajům nejstarších nálezů daného druhu (v milonech let). Vyhynulé podčeledi *Hesperocyoninae* a *Borophaginae* tvoří shluk oddělený od podčeledi *Caninae*. Nicméně dva druhy rodu *Leptacyon* do této oblasti také patří. (B) Schéma fylogeneze Canidae se schematickým znázorněním vývoje velikosti mozku. Rod *Leptacyon* je řazen do podčeledi *Caninae*, ale tvoří parafyletickou skupinu příbuznou dnešním psům (převzato z: Finarelli 2008)

Ze srovnávacích analýz vyplynulo, že zástupci psových šelem mají větší mozek než šelmy kočkovité (Radinsky 1978). Z tohoto faktu vyplývá, že velikost mozku by měla mít souvislost se sociálním chováním, obzvláště pak s lovem ve skupině. Většina zástupců kočkovitých šelem totiž loví individuálně.

Moderní psi mají relativně uniformní vnější stavbu mozku, liší se pouze ve velikosti části *gyrus proreus* (Radinsky 1973). *Gyrus proreus* je výduť, která se nachází ve frontální části mozku (viz Obr. 7) (Wang et al. 2008).



Obr. 7: Schéma *cerebra* (přední část předního mozku) psa domácího (*C. lupus familiaris*). A: přední dorzolaterální pohled, B: dorzální pohled na frontální část pravé hemisféry, C: boční pohled na frontální část levé hemisféry. Gyrus proreus je označen šipkou. (převzato z: Lyras G.A., Van der Geer A.A.E. 2003)

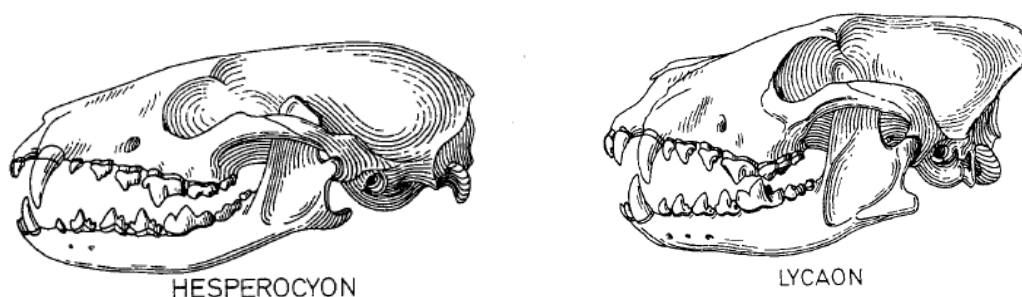
Právě přítomnost a velikost této části mozku by měla mít souvislost se socialitou a lovem kořisti ve smečce (Andersson 2005). Vnější anatomie mozku recentních psovitých šelem je extrémně uniformní, ale právě vlastnosti této části mozku jsou jednou ze 2 proměnlivých charakteristik, které se shodou okolností dají vystopovat až do středního Miocénu. Prodloužený a bilaterálně zploštělý *gyrus proreus* mají *Canis spp.*, *C. lepophagus* (pozdní Pliocén), *C. lycanoides* (střední Pleistocén), *Cuon alpinus*, *Lycaon pictus*, *Atelocynus microtis*, *Speothos venaticus*, *Cerdocyon thous*, *Nyctereutes sinensis* (pozdní Pliocén) a *Nyctereutes tingi* (raný Pliocén). Naopak krátký a malý *gyrus proreus* se vyskytuje u *Vulpes spp.*, *Otocyon megalotis*, *Urocyon cinereoargenteus*, *Alopex lagopus* (Lyras a Van der Geer 2003). Z tohoto faktu se však rozhodně nedá vyvozovat, že by velikost této části mozku měla nějakou souvislost s lovem ve smečce. Například zástupci rodu *Nyctereutes* rozhodně neloví velkou kořist a živí se malými obratlovci, na podzim pak různými druhy plodů a semen. Druh *Otocyon megalotis* je téměř vyhraněným hmyzožravcem (Nowak 1999). Studie porovnávající morfologii mozku psů a koček ukázala, že psovité šelmy mají mnohem rozsáhlejší *gyrus proreus* (Radinsky 1969). Prodloužený a bilaterálně zploštělý *gyrus proreus* tedy spíše jen obecně odděluje psy (*Canis*, *Lycaon*, *Cuon* a většina jihoamerických druhů) od lišek, psa ušatého a psíka mývalovitého (*Fennecus*, *Urocyon*, *Vulpes*, *Alopex*, *Otocyon* a *Nyctereutes*) (Radinsky 1973). Podle jedné z behaviorálních studií mají lišky mnohem menší předpoklady pro sociální chování než zástupci rodu *Canis* (Scott 1967). Modernější studie (Van Valkenburgh et al. 2003) vnější morfologii mozku vůbec nepovažují za zásadní měřítko pro

socialitu u fosilních druhů psovitých. Podle nich není vztah mezi vnější morfologií mozku a socialitou důkladně prozkoumán.

Z různých úvah a analýz tedy vyplývá, že dobrým indikátorem lovu ve smečce je spíše relativní velikost než morfologie mozku. Morfologie mozku signifikantním indikátorem naopak není. Otázkou je, jestli zvětšení relativní velikosti mozku u Caninae indikuje přechod k životu v párech nebo přímo k lovu ve smečce. Tento problém by mohlo vyjasnit souběžné mapování znaků hyperkarnivorní dentice.

4.4 Kdy a za jakých okolností se u psovitých šelem vyvinula kooperace při lovu velké kořisti ?

Příčin a souvislostí vzniku kooperativního lovu u psovitých šelem je hned několik. Velcí predátoři jsou schopni ulovit velkou kořist, ale díky kooperativnímu lovu je úspěšnost rozhodně větší (Andersson 2005). Jednotlivci dále může úspěšný lov ztěžovat prostředí, ve kterém se kořist pohybuje. Lov v otevřené krajině je jistě náročný. Zalesněné, ale i otevřenější planiny se v Severní Americe ve velkém rozšířily v druhé polovině Oligocénu (zhruba před 28 miliony let), kdy se oproti horkému klimatu v Eocénu výrazně ochladilo a panovalo mírnější klima (Wolfe 1985, Leopold et al. 1992). Dominantními psovitými šelmami v této době byly zástupci podčeledi *Hesperocyoninae* (*Sunkahetanka*, *Philotrox*, *Enhydrocyon* a *Paraenhydrocyon*) s vysoce rozvinutou hyperkarnivorní denticí srovnatelnou s denticí recentního psa hyenovitého (*Lycaon pictus*) (viz. Obr. 7).



Obr. 8: Srovnání lebky a dentice zástupců rodů *Hesperocyon* a *Lycaon*. (převzato z: Thenius E. 1989)

Byli velcí jako menší vlk a jako první byli schopni lovit velkou kořist. Největší potencionální kořistí v Oligocénu byl předek dnešních koní z rodu *Miohippus*, jehož průměrná výška v kohoutku se pohybovala okolo 70 cm a k jeho ulovení bylo pravděpodobně zapotřebí více jedinců (Wang et al. 2008). Z těchto faktů by se dalo vyvozovat, že prvními sociálními lovci byly právě tyto oligocénní rody podčeledi *Hesperocyoninae*. Nicméně zástupci podčeledi *Hesperocyoninae* měli jinak uspořádané předloktí než moderní psovité šelmy. Byli schopni vytočit přední končetinu podobným způsobem jako dnešní kočkovité šelmy, tudíž mohli i podobným způsobem lovit (Andersson 2005). Z toho vyplývá, že takovou kořist, jako byl *Miohippus* nemuseli nutně lovit ve smečce.

Z předchozí diskuze vyplývá, že socialita se u psovitých šelem tedy mohla vyvinout společně se vznikem hyperkarnivorní dentice (hluboké čelisti, redukce zadních moláru atd.). U podčeledi *Caninae* došlo ke vzniku těchto adaptací v druhé polovině Pliocénu, kdy začaly vznikat velké formy psů dnešním vlkům (Wang et al. 2008, Tedford et al. 2009). Nejdříve se hyperkarnivorní dentice objevila u podčeledi *Hesperocyoninae* díky absenci jiných hyperkarnivorních predátorů a vysoké potravní nabídce (Wang 1994). Dalším možným znakem, který by mohl indikovat vznik sociality je zvětšení těla. Mezi podčeledí *Caninae* stále přetrvávají zástupci menších forem podobných liškám. Ke zvětšení těla zde došlo několikrát. Nejvýznamnější událostí byl rozhodně opět vznik velkých psů podobných recentním vlkům v druhé polovině Pliocénu (Wang et al. 2008). U podčeledi *Borophaginae* došlo ke zvětšení velikosti těla podstatně dříve, a to už v polovině Miocénu (Wang et al. 1999). Posledním aspektem, který souvisí se vznikem sociality, je zvětšení mozku ve vztahu k velikosti těla. K tomu došlo na bázi podčeledi *Caninae* u zástupců rodu *Leptocyon* (Finarelli 2008) během Oligocénu, což odpovídá období diverzifikace podčeledi *Hesperocyoninae*. Je možné, že u podčeledi *Caninae* bylo zvětšení mozku odpovědí na konkurenci o potravu s touto již vyhynulou podčeledí.

5 ZÁVĚR

5.1 Celkové shrnutí

Canidae jsou skupinou, jejíž zástupci mají množství znaků, které mohou být považovány za adaptace pro socialitu. Recentní druhy na bázi podčeledi *Caninae* však loví solitérně. Z těchto důvodů je průběh evoluce sociality u psovitých šelem velmi zajímavý. Pokud máme odpovědět na otázku: Kdy se socialita u psovitých šelem objevila poprvé?, musíme vzít v úvahu i fosilní druhy čeledi *Canidae*. Ty jsou právě vhodným outgroupem pro mapování znaků souvisejících se socialitou.

Pokud budeme předpokládat, že lov ve smečce úzce souvisí s lovem velké kořisti, musíme se zaměřit na několik zásadních kraniodentálních znaků, které indikují lov velké kořisti. Právě z kraniodentálních a osteologických znaků lze velmi dobře rozpoznat, čím se daný druh mohla živit a co mohl lovit. Zásadním znakem, který souvisí s lovem velké kořisti, jsou krátké a hluboké čelisti. Se zkrácením čelistí souvisí zhuštění premolárů a redukce nebo úplná ztráta zadních molárů. Zkrácené a hluboké čelisti umožňují velmi silný skus, což zaručuje snadnější manipulaci s velkou kořistí. Podle těchto znaků jsme schopni fosilní druhy rozlišit na hypo- a hyperkarnivorní druhy. U všech recentních psovitých šelem bez výjimek totiž hyperkarnivorní dentice koreluje s kooperativním lovem. Tím pádem jsou tyto kraniodentální znaky vhodným indikátorem lovu ve smečce.

Lov velké kořisti také dále souvisí s pokrytím energetických nároků zvířete. Podle tzv. Carbonova pravidla by měl každý predátor těžší než 21 kg lovit větší kořist než je on sám. Psovité šelmy nejsou schopni lovu předními končetinami jako šelmy kočkovité. Jestliže tedy musí psi lovit velkou kořist, měli by spolu kooperovat. Trend zvětšování těla téměř ve všech případech doprovází vznik hyperkarnivorní dentice. Ale jsou i výjimky, kdy hyperkarnivorní dentici mají i malé druhy psovitých šelem. Počátek lovu ve smečce rozhodně také souvisí s adaptací na změny ekologických podmínek. V Pleistocénu žilo na zemi velké množství obrovských herbivorů, kteří znamenali pro velké predátory zásadní potravní nabídku.

Zajímavé je také vysvětlení sociality na základě vztahu mezi socialitou a velikostí mozku. Zvětšený mozek v poměru k velikosti těla mají všichni dnešní psovité šelmy, tedy i ti zástupci na bázi, kteří neloví ve smečce. Pokud je zvětšení mozku skutečně přímou adaptací pro lov, dal by se tento jev vysvětlit ztrátou sociality u bazálních *Caninae* a opětovného vzniku u druhů jako je *C. lupus*, *Lycaon pictus* atd. Zvětšení mozku ovšem vůbec nemusí být

přímou adaptací pro kooperativní lov. Může se jednat o souvislost s jinými aspekty sociality jako je monogamie, společná péče o mláďata atd. Kooperativní lov by v tom případě byl až druhotně vzniklým důsledkem zvětšení mozku. K zvětšení mozku poprvé došlo někde uvnitř rodu *Leptocyon* na bázi *Caninae*, kde tedy můžeme teoreticky hledat počátky sociality u psovitých šelem.

Je však možné, že kooperativní lov ve smečce vznikl mnohem dřív, už v relativně raných počátcích evoluce psovitých šelem. Zhruba před 28 miliony lety se na Zemi výrazně ochladilo a vznikly obrovské otevřené planiny, kde se pohybovala velká spousta různých druhů herbivorů. Největším z nich byl prapředek dnešních koní *Miohippus*. Ve stejném období se vyskytovali již odvozenější rody podčeledi *Hesperocyoninae*, kteří dosahovali výšky v kohoutku okolo 40 cm. K ulovení tak velkého herbivora jako byl *Miohippus* bylo proto zapotřebí více jedinců. *Hesperocyoninae* však dokázali oproti dnešním psovitým šelmám vytočit přední končetinu podobně jako kočkovité šelmy, a proto mohli svou i relativně velkou kořist lovit bez problému i soliterně.

Znaky, které můžeme považovat za potenciální indikátory sociálního lovu, jsou tedy: hyperkarnivorní dentice, krátké a hluboké čelisti, velikost těla a relativní velikost mozku.

5.2 Výhledy pro magisterskou práci

V plánované magisterské práci bychom chtěli vytvořit kompletní fylogenezi podčeledi *Caninae*, pro kterou existuje zatím pouze velmi hrubě odhadnutá fylogeneze (viz. Příloha I, Obr. 9).

Na vytvořeném kladogramu by mělo být otestováno několik hypotéz. Zásadní otázkou stále zůstává: Kdy se u psovitých šelem poprvé objevila socialita a jaké podmínky přiměly psovité šelmy k životu a lovu ve smečkách? Za pomoci parsimonního mapování morfologických a ekologických charakteristik bychom rádi rekonstruovali vlastnosti společného předka podčeledi *Caninae*. Dále bychom chtěli objasnit vztah mezi socialitou a velikostí mozku, velikostí těla a hyperkarnivorní denticí. Na recentních druzích budeme testovat korelace mezi těmito proměnnými a nejlépe korelující proměnná bude použita jako indikátor sociality při rekonstrukci evoluce tohoto znaku. Budeme se zabývat dalšími změnami, které vzniku kooperativního lovu předcházely a které mohly následovat.

Znaky, které bychom chtěli mapovat, by se daly rozdělit do 3 kategorií:

- 1) znaky související s lovem velké kořisti: všechny znaky, které indikují krátké a hluboké čelisti, tedy i ztráta zadních molárů apod. a znaky typické pro hyperkarnivorní dentici (kódy v matici: 1, 16, 17, 22, 37, 44, 48, 55,56)
- 2) znaky týkající se velikosti těla (testování Carbonova pravidla): velikost těla (kód v matici 85)
- 3) znaky indikující velikost mozku: vztah velikosti mozku a velikosti těla (kód v matici: 84)

6 POUŽITÁ LITERATURA:

Andersson K. 2005. Were the pack-hunting canids in the Tertiary, and how can we know? *Paleobiology* 31: 56-72.

Asa C.S., Valdespino C. 1998. Canid reproductive biology: an integration of proximate mechanism and ultimate causes. *American zoologist* 38: 251-259.

Anyogne W., Baker A. 2005. Craniofacial morphology and feeding behavior in *Canis dirus*, the extinct Pleistocene dire wolf. *Journal of zoology* 269: 309-316.

Berta A. 1987. Origin, Diversification, and Zoogeography of the South American Canidae. *Fieldiana: Zoology* No. 39: 455-471.

Berta A. 1989. Quaternary evolution and biogeography of the large South American Canidae (Mammalia: Carnivora). *University of California publications in Geological Science* 132: 1-149.

Carbone C., Mace G.M., Roberts S.C., Macdonald D.W. 1999. Energetic constraints on the diet of terrestrial carnivores. *Nature London* 402: 286-288.

De Bonis L., Peigne S., Likius A., Mackaye H.T., Vignaud P., Brunet M. 2007. The oldest African fox (*Vulpes riffautae* n. sp., Canidae, Carnivora) recovered in late Miocene deposits of the Djurab desert, Chad. *Naturwissenschaften* 94 (7): 575-580.

Dunbar R.I.M. 1998. The social brain hypothesis. *Evolutionary Anthropology* 6: 178-190.

Earle M. 1987. A flexible body mass in social carnivores. *The American Naturalist* 129: 755-760.

Finarelli J.A. 2008. Testing hypotheses of the evolution of encephalization in the Canidae (Carnivora, Mammalia). *Paleobiology* 34 (1): 35-45.

Finarelli J.A. 2007. Mechanism behind active trends in body size evolution of the Canidae (Carnivora: Mammalia) *The American Naturalist* 170: 876-885.

Finarelli J.S., and J.J. Flynn. 2009. Brain-size evolution and sociality in Carnivora. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 9345-9349.

Gittleman J.L. 1985. Carnivore body size: ecological and taxonomic correlates. *Oecologia* 67: 540-554.

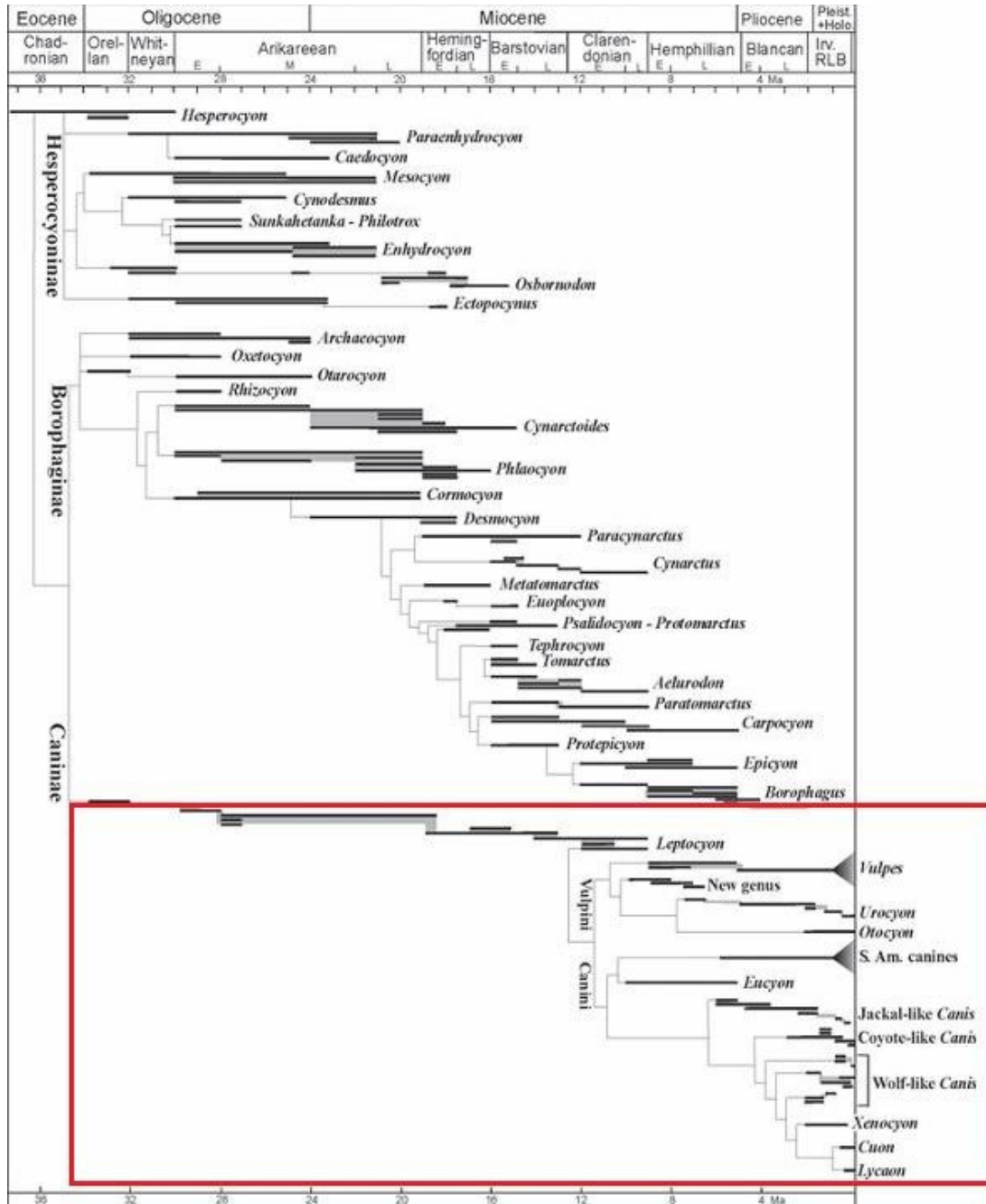
Gittleman J.L. 1986. Carnivore brain size, behavioral ecology and phylogeny. *Journal of Mammalogy* 67: 23-36.

- Hodnett J.M., Mead J.I., Baez A. 2009.** Dire wolf, *Canis dirus* (Mammalia, Carnivora, Canidae), from the late Pleistocene (Rancholabrean) of East-central Sonora, Mexico. *The Southwestern naturalist* 54 (1): 74-81.
- Holliday J.A., Stepan S.J. 2004.** Evolution of hypercarnivory: the effect of specialization on morphological and taxonomic diversity. *Paleobiology* 30(1): 108 – 128.
- Hillson S. 2005.** *Teeth*, second edition. Cambridge university press. New York. 373 pp.
- Kleiman D.G. 1967.** Some aspects of social behavior in the Canidae. *American zoologist* 7: 365-372.
- Kleiman D.G. 1977.** Monogamy in mammals. *Quaternary Review in Biology* 52: 39-69.
- Kurtén B. 1974.** A history of coyote-like dogs (Canidae, mammalia). *Acta zoologica Fennica* 140: 1-38.
- Kurtén B., Anderson E. 1980.** *Pleistocene mammals of North America*. Columbia University Press, New York. 442 pp.
- Leopold E.B., Liu G., Clay-Poole S. 1992.** Low-biomass vegetation in the Oligocene? In: Prothero D.R., Berggren W.A. (ed). *Eocene-Oligocene Climatic and Biotic Evolution*. Princeton, New Jersey: Princeton university press, pp 399-420.
- Lyras G.A., Van der Geer A.A.E. 2003.** External brain anatomy in relation to the phylogeny of Caninae (Carnivora: Canidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 138: 505-522.
- Martin L.D. 1989.** Fossil history of the terrestrial Carnivora. In: Gittleman J.L. (ed). *Carnivore behavior, ecology, and evolution*. Ithaca: Cornell University Press, pp 536– 568.
- Morales J., Pickford M., Soria D. 2005.** Carnivores from the late Miocene and basal Pliocene of the Tugen Hills, Kenya. *Revista de la Sociedad Geologica Española* 18: 39-61.
- Nowak R.M. 1999.** *Walker's Mammals of the World (Sixth edition) Vol I*. The John Hopkins university press. Baltimore and London. 926 pp.
- Perez-Barberia F.J., Shultz S., Dunbar R.I.M. 2007.** Evidence for coevolution of sociality and relative brain size in three orders of mammals. *Evolution* 61: 2811-2821.
- Perini.A., Russo C.A., Schrago C.G. 2009.** The evolution of South America endemic canids: a history of rapid diversification and morphological parallelism. *Journal of evolutionary biology* 10: 1-12.
- Prevosti F.J. 2009.** Phylogeny of the large extinct South American Canids (Mammalia, Carnivora, Canidae) using a „total evidence“ approach. *Cladistics* 25: 1-26.
- Radinsky L.B. 1969.** Outlines of canid and felid brain evolution. *Annals of the N.Y. Academy of Science* 167: 277-288.
- Radinsky L.B. 1973.** Evolution of the canid brain. *Brain, Behaviour, Evolution* 7: 169-202.

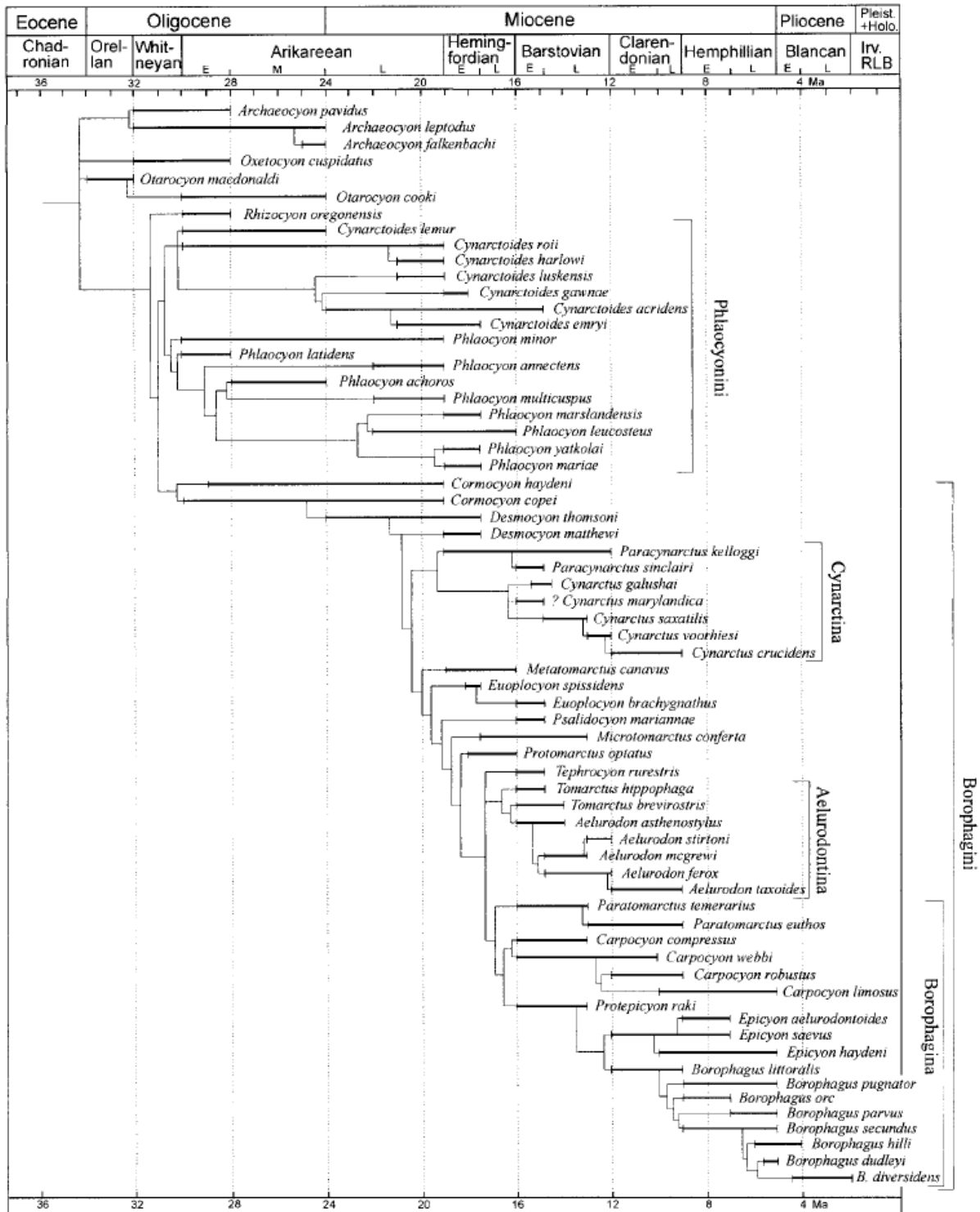
- Radinsky L.B. 1978.** Evolution of brain size in carnivores and ungulates. *American Naturalist* 112: 815-831.
- Radinsky L.B. 1981.** Evolution of skull shape in carnivores 1. Representative modern carnivores. *Biological Journal of the Linnean Society* 15: 369-388.
- Rook L. 2009.** The wide ranging genus *Eucyon* Tedford & Qiu, 1996 (Mammalia, Carnivora, Canidae, Canini) in the Mio-Pliocene of the Old World. *Geodiversitas* 31 (4): 723-741.
- Scott, J.P. 1967.** The evolution of social behavior in dogs and wolves. *American Zoologist* 7: 373-381.
- Shultz S., Dunbar R.I.M. 2007.** The evolution of the social brain: antropoid primates contrast with other vertebrates. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274: 2429-2436.
- Sillero Zubiri C., Hoffmann M., Macdonald D.W. 2004.** Canids: Foxes, Wolves, Jackals and Dogs. Status Survey and Conservation Action Plan. IUCN Species Programme. 430 pp.
- Slater G.J., Dumont E.R., Van Valkenburgh B. 2009.** Implications of predatory specialization for cranial form and function in canids. *Journal of Zoology* 278: 181-188.
- Smith F.A., Lyons S.K., Ernest S.K.M., Jones K.E., Kaufman D.M., Dayan T., Marquet P.A., Brown J.H., Haskell J.P. 2003.** Body mass of late Quaternary mammals. *Ecology* 84: 3403.
- Sotnikova M, Rook L. 2010.** Dispersal of the *Canini* (Mammalia, Carnivora, Canidae) across the Eurasia during the Late Miocene to Early Pleistocene. *Quaternary International* 212: 86-97.
- Tedford R.H., Taylor B.E., Wang X. 1995.** Phylogeny of the Caninae (Carnivora: Canidae): the living taxa. *American museum novitates* 3146: 37 pp.
- Tedford R.H., Wang X., Taylor B.E. 2009.** Phylogenetic systematics of the North American fossil Caninae (Carnivora: Canidae). *Bulletin of the American museum of natural history* 325: 218 pp.
- Thenius E. 1989.** Zähne und Gebiß der Säugetiere. *Handbuch der Zoologie*, v. 8, Mammalia, pt. 56:1–513. Walter De Gruyter. New York.
- Van Gelder R.G. 1978.** A review of canid classification. *American museum novitates* 2646: 1-10.
- Van Valkenburgh B. 1987.** Canine tooth strength and killing behaviour in large carnivores. *Journal of zoology* 212: 379-397.
- Van Valkenburgh B. 1989.** Carnivore dental adaptation and diet: a study of trophic diversity within guilds. In: Gittleman J.L. (ed). *Carnivore behavior, ecology, and evolution*. Ithaca: Cornell University Press, pp 410-436.

- Van Valkenburgh B. 1991.** Iterative evolution of hypercarnivory in canids (*Mammalia:Carnivora*): evolutionary interaction among sympatric predators. *Paleobiology* 17: 340-362.
- Van Valkenburgh B., Koepfli K.P. 1993.** Cranial and dental adaptations to predation in canids. In: Dunstone N., Gorman M.,L. (ed). *Mammals as predators*. Oxford: Oxford University press, pp 15-37.
- Van Valkenburgh B. 1999.** Major patterns in the history of carnivorous mammals. *Annual Reviews Earth Planet. Science* 27: 463 – 93.
- Van Valkenburgh B., Sacco T., Wang X. 2003.** Pack hunting in Miocène Borophagine dogs: Evidence from craniodental morphology and body size. *Bulletin American museum of natural history* No. 279: 147-162.
- Van Valkenburgh B., Wang X., Damuth J. 2004.** Cope's rule, hypercarnivory and extinction in North American canids. *Science* Vol 306: 101-104.
- Wang X. 1994.** Phylogenetic systematics of the Hesperocyoninae (Carnivora: Canidae). *Bulletin of the American museum of natural history* 221: 207 pp.
- Wang X., Tedford R.H. 1994.** Basicranial anatomy and phylogeny of primitive *Canids* and closely related *Miacids* (*Carnivora: Mammalia*). *American Museum Novitates* 3092: 1-34.
- Wang X., Tedford R.H., Taylor B.E. 1999.** Phylogenetic systematic of the Borophaginae (Carnivora, Canidae). *Bulletin of the American museum of natural history* 17: 391 pp.
- Wang X., Tedford R.H., Van Valkenburgh B., Wayne R.K. 2004.** Ancestry – Evolutionary history, molecular systematics, and evolutionary ecology of Canidae. In: Macdonald D.W., Sillero-Zubiri C. (ed). *The biology and conservation of wild canids*. New York: Oxford University press, pp 39-54.
- Wang X., Tedford R.H., Antón M. 2008.** Dogs. Their fossil relatives and evolutionary history. Columbia University Press, New York. 219 pp.
- Wayne R.K., Geffen E., Girman D.J., Koepfli K.P., Lau L.M., Marschal Ch.R. 1997.** Molecular systematics of the *Canidae*. *Systematic Biology* 46: 622-653.
- Werdelin L. 1989.** Constraint and adaptation in bone-cracking canid *Osteoborus* (*Mammalia, Canidae*). *Paleobiology* 15 (4): 387-401.
- Wolfe J.A. 1985.** Distribution of major vegetational types in the Tertiary. *Geophysical Monographs* 32: 357-375.
- Zrzavý J.,Řičánková V. 2004.** Phylogeny of recent Canidae (Mammalia, Carnivora) relative reliability and utility of morphological and molecular datasets. *Zoologica Scripta* 33:311-333.

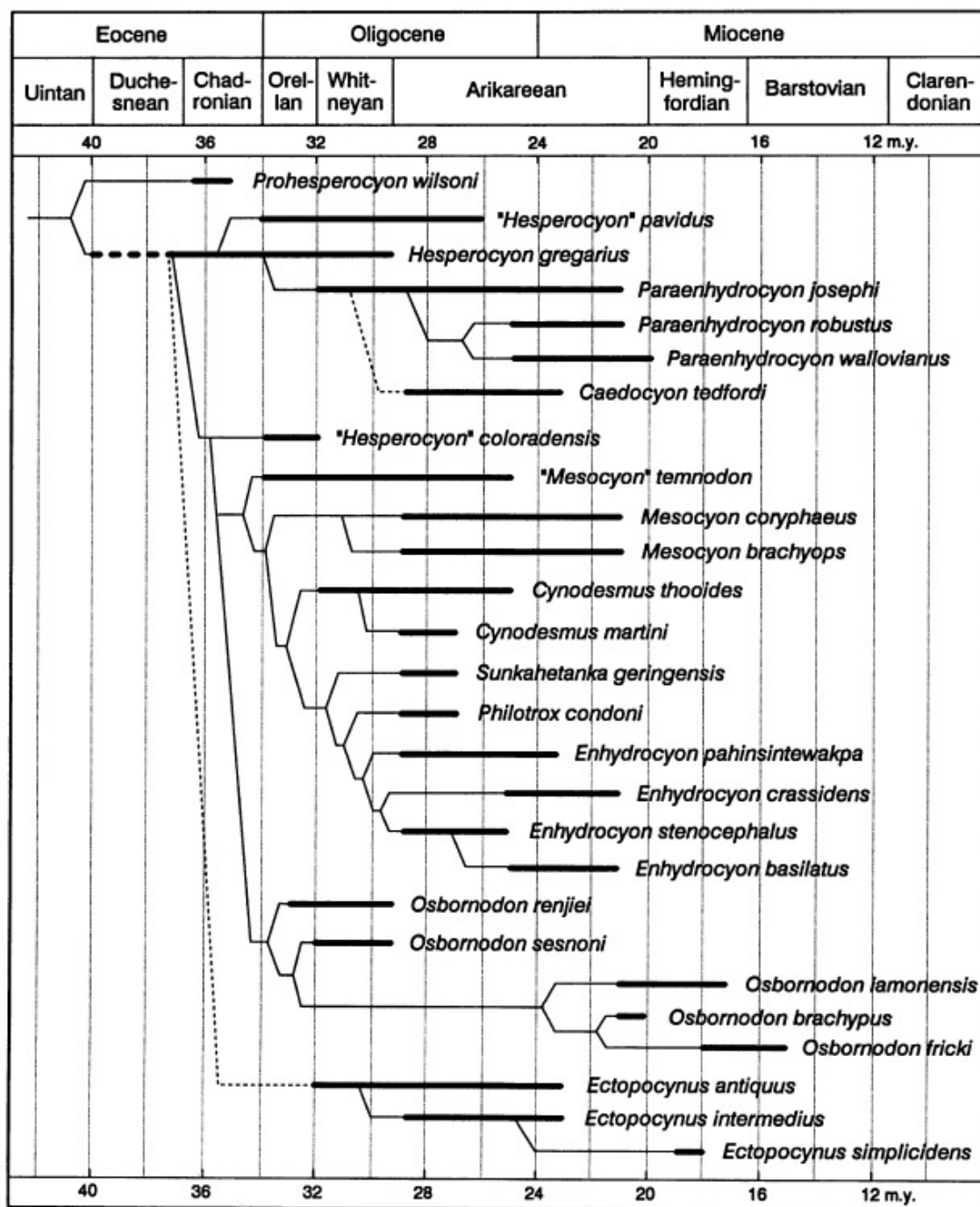
7 PŘÍLOHA I



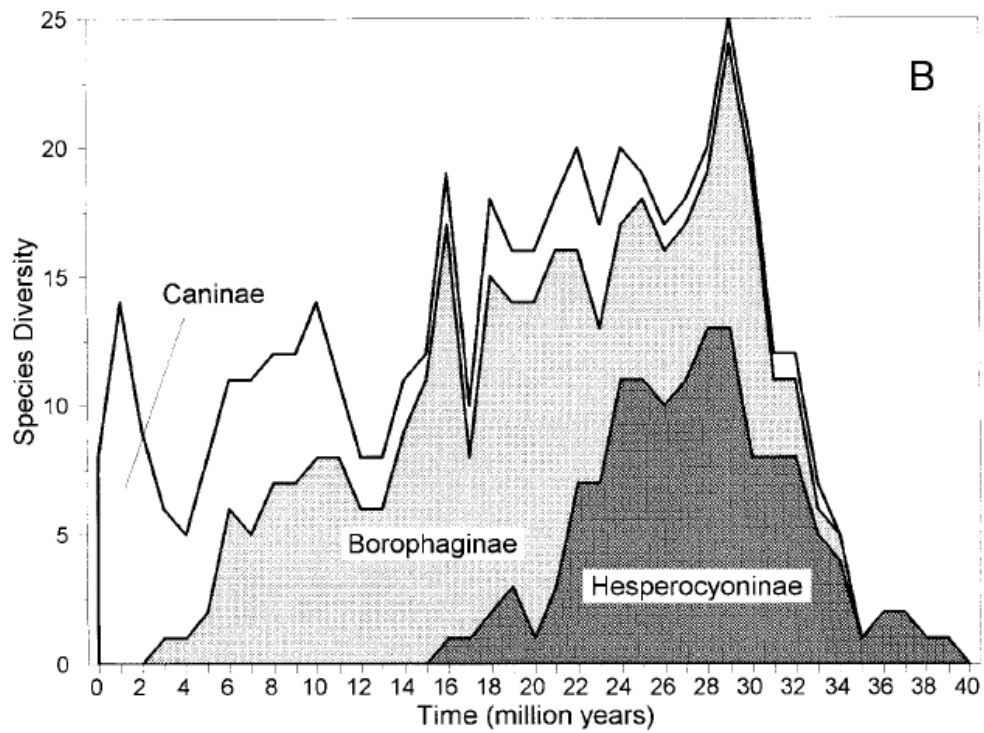
Obř. 9: Fylogeneze 2 vyhynulých podčeledí psovitých šelem a teoreticky nastíněná fylogeneze podčeledi *Caninae* (červeně označena). (převzato z: Sillero Zubiri C., Hoffmann M., Macdonald D.W., 2004. Kladogram je odvozen na základě dat z: Wang X. 1994., Wang X., Tedford R.H., Taylor B.E. 1999. a nepublikovaných dat od: Tedford R.H., Wang X. a Taylor B.E.)



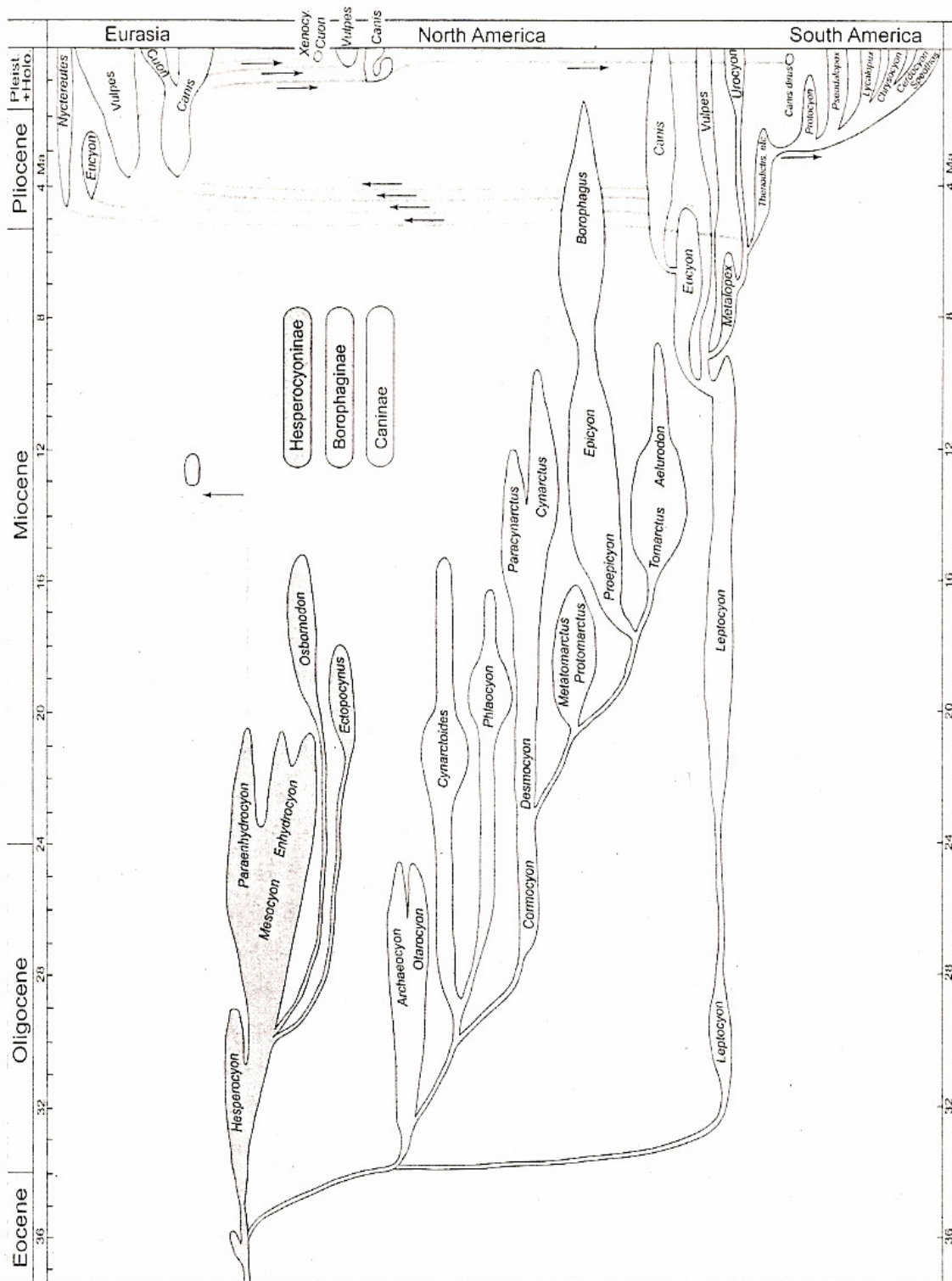
Obr. 10: Fylogeneze podčeledi *Borophaginae*. (převzato z: Wang X., Tedford R.H., Taylor B.E. 1999).



Obr. 11: Fylogeneze podčeledi *Hesperocyoninae*. (převzato z: Wang X. 1994).



Obr. 12. Změny diverzity během evoluce jednotlivých podčeledí čeledi *Canidae*.
(převzato z: Wang X., Tedford R.H., Taylor B.E. 1999).

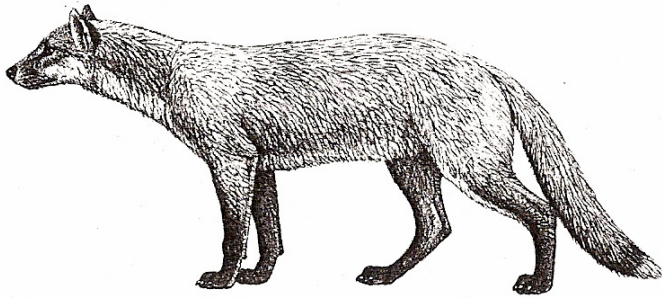


Obr. 13. Fylogenetické vztahy a mezikontinentální migrace psovitých šelem během jejich evoluce. (převzato z: Wang et al. 2008).

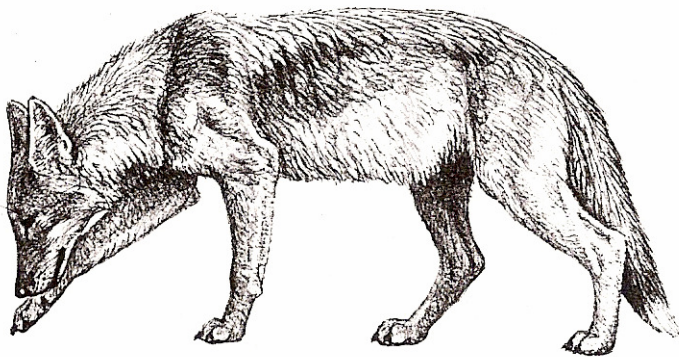
8 PŘÍLOHA II

Rekonstrukce nejznámějších zástupců fosilních druhů psovitých šelem

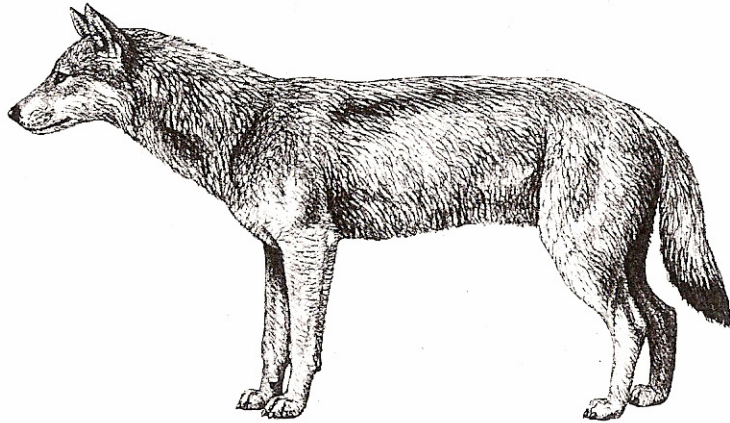
1) podčeleď *Caninae*



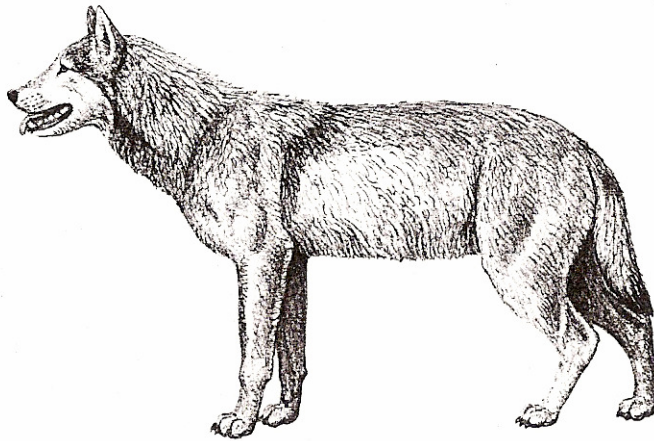
Obr. 14: *Leptocyon vafer*. Zástupce nejstaršího rodu podčeledi *Caninae*. (převzato z: Wang et al. 2008).



Obr. 15: *Eucyon davisi*. První zástupce tzv. skupiny *Canini*. (převzato z: Wang et al. 2008).

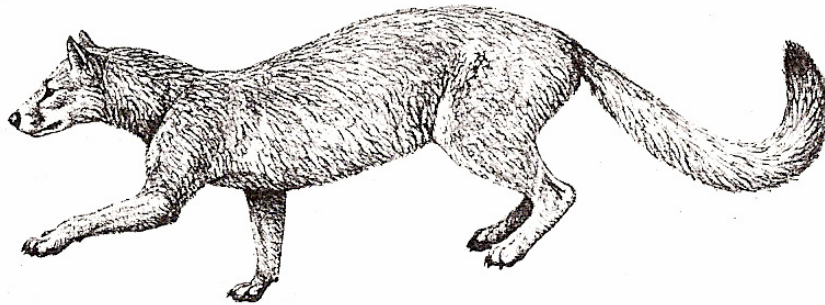


Obr. 16: *Cynotherium sardous*. Sardinský endemický druh z pozdního Pleistocénu. (převzato z: Wang et al. 2008).

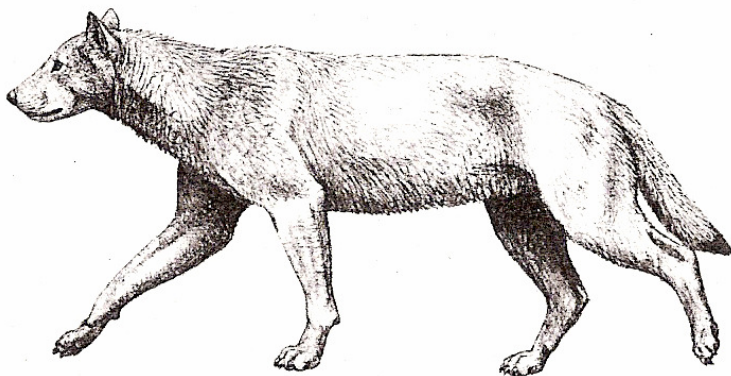


Obr. 17: *Canis dirus*. Největší druh z podčeledi *Caninae*. (převzato z: Wang et al: 2008).

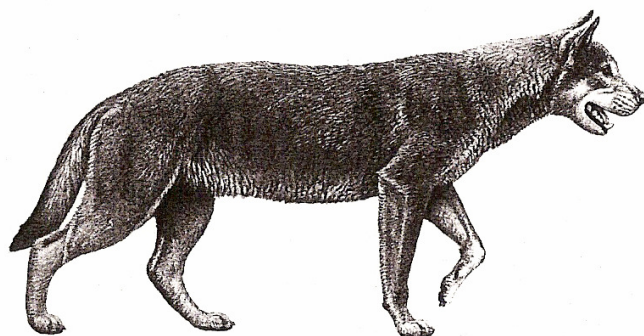
2) podčeled' *Borophaginae*



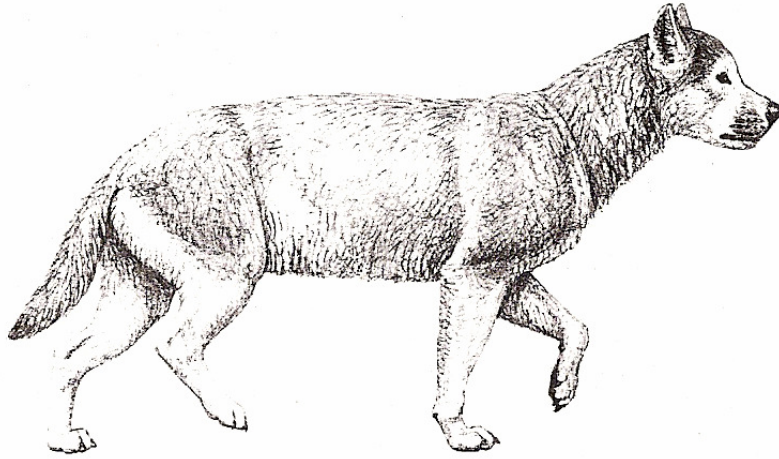
Obr. 18: *Archaeocyon leptodus*. Bazální zástupce podčeledi *Borophaginae*. (převzato z: Wang et al. 2008).



Obr. 19: *Aelurodon ferox*. Jeden ze zástupců obrovských forem z podčeledi *Borophaginae*. (převzato z: Wang et al. 2008).

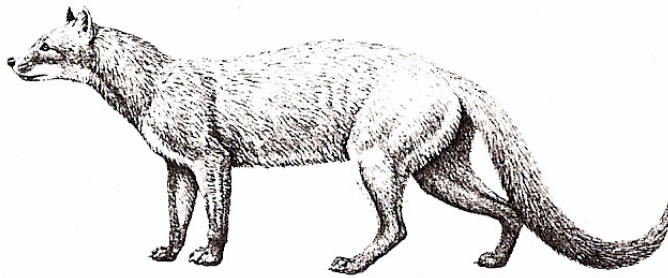


Obr. 20: *Epicyon haydeni*. Největší zástupce podčeledi *Borophaginae* a vůbec největší druh v celé historii psovitých šelem. (Wang et al. 2008).

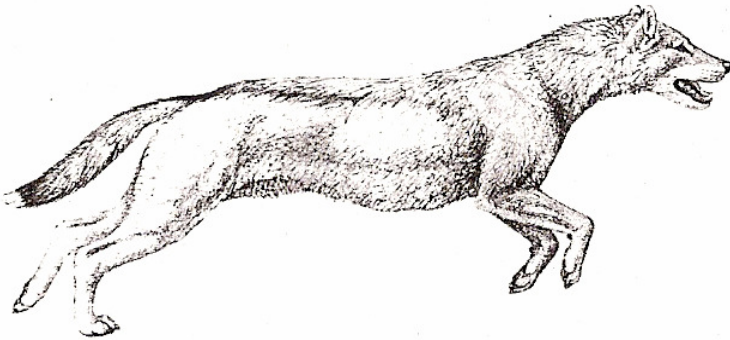


Obr. 21. *Borophagus diversidens*. Jeden ze zástupců nejodvozenějšího rodu z podčeledi *Borophaginae*. (převzato z: Wang et al. 2008).

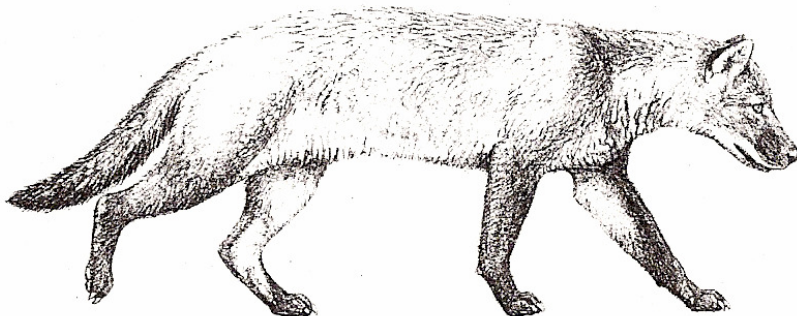
3) podčeled' Hesperocyoninae



Obr. 22: *Hesperocyon gregarius*. Jeden z nejstarších zástupců psovitých šelem. (převzato z: Wang et al. 2008).



Obr. 23: *Mesocyon coryphaeus*. Zástupce nediverzifikovanější skupiny (*Mesocyon-Enhydrocyon*) z podčeledi *Hesperocyoninae*. (převzato z: Wang et al. 2008).



Obr. 24: *Osbornodon fricki*. Největší zástupce podčeledi *Hesperocyoninae*. (převzato z: Wang et al. 2008).

9 PŘÍLOHA III

Matice morfologických znaků

Druh:	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
<i>Leptocyon</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pseudalopex peruanus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Dusicyon avus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Protocyon</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1
<i>Theriodictis platensis</i>	0	0	0	2	2	1	1	1	1	1
<i>Canis lepophagus</i>	1	0	0	1	2	1	?	?	?	0
<i>Canis priscolatrans</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Canis armbrusteri</i>	1	0	0	2	3	1	?	?	?	0
<i>Canis dirus</i>	1	0	0	2	3	1	?	?	?	0
<i>Canis gezi</i>	?	?	?	?	2	?	?	?	?	?
<i>Canis nehringi</i>	?	?	?	?	2	?	?	?	?	0
<i>Eucyon davisi</i>	1	0	0	0	1	1	1	?	?	0
<i>Leptocyon vafer</i>	1	0	1	0	0	0	?	?	?	0
<i>Protocyon troglodytes</i>	0	0	0	2	2	1	1	1	1	1
<i>Protocyon scagliarium</i>	0	0	0	2	1	1	1	1	1	1
<i>Protocyon orcesi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Speothos pacivorus</i>	0	0	1	2	1	1	1	1	?	?
<i>Cynotherium sardous</i>	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Canis ferox</i>	1	0	0	1	2	1	?	?	?	0
<i>Protocyon texanus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Prohesperocyon wilsoni</i>	?	?	?	0	0	?	?	?	?	?
<i>Hesperocyon gregarius</i>	?	?	?	0	0	?	?	?	?	?
<i>Hesperocyon pavidus</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Hesperocyon coloradensis</i>	?	?	?	0	0	?	?	?	?	?
<i>Mesocyon temnodon</i>	?	?	?	0	0	?	?	?	?	?
<i>Mesocyon brachyops</i>	?	?	?	0	0	?	?	?	?	?
<i>Mesocyon coryphaeus</i>	?	?	?	0	0	?	?	?	?	?
<i>Cynodesmus thooides</i>	?	?	?	0	0	?	?	?	?	?
<i>Cynodesmus martini</i>	?	?	?	0	0	?	?	?	?	?
<i>Sunkahetanka geringensis</i>	?	?	?	0	0	?	?	?	?	?
<i>Philotrox condoni</i>	?	?	?	0	0	?	?	?	?	?
<i>Enhydrocyon pahinsintewak</i>	?	?	?	0	0	?	?	?	?	?
<i>Enhydrocyon crassidens</i>	?	?	?	0	0	?	?	?	?	?
<i>Enhydrocyon stenocephalus</i>	?	?	?	0	0	?	?	?	?	?
<i>Enhydrocyon basilatus</i>	?	?	?	0	0	?	?	?	?	?
<i>Osbornodon renjiei</i>	?	?	?	0	0	?	?	?	?	?
<i>Osbornodon sesnoni</i>	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?
<i>Osbornodon iamonensis</i>	?	?	?	1	1	?	?	?	?	?

Druh:	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
<i>Osbornodon brachypus</i>	?	?	?	2	1	?	?	?	?	?
<i>Osbornodon fricki</i>	?	?	?	2	2	?	?	?	?	?
<i>Paraenhydrocyon josephi</i>	?	?	?	0	0	?	?	?	?	?
<i>Paraenhydrocyon robustus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Paraenhydrocyon wallovianus</i>	?	?	?	0	0	?	?	?	?	?
<i>Caedocyon tedfordi</i>	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?
<i>Ectopocynus antiquus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Ectopocynus entermedius</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Ectopocynus simplicidens</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Theriodictis tarijensis</i>	?	?	?	?	2	?	?	?	?	?
<i>Eucyon monticinensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Eucyon zhoui</i>	?	?	1	?	?	1	?	?	?	0
<i>Eucyon adoxus</i>	?	?	?	?	2	?	?	?	?	0
<i>Vulpes beihaiensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Leptocyon mollis</i>	?	0	0	0	0	0	?	?	?	?
<i>Leptocyon douglassi</i>	1	?	0	?	0	?	?	?	?	?
<i>Leptocyon vulpinus</i>	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Leptocyon gregorii</i>	1	0	0	0	0	0	?	?	?	0
<i>Leptocyon leidyi</i>	1	?	0	?	0	?	?	?	?	0
<i>Leptocyon matthewi</i>	1	0	?	0	0	0	?	?	?	0
<i>Vulpes stenognathus</i>	1	1	1	0	1	0	?	?	?	0
<i>Metalopex macconnelli</i>	1	1	1	0	0	1	?	?	?	0
<i>Metalopex merriami</i>	1	?	?	0	?	1	?	?	?	?
<i>Urocyon webbi</i>	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Urocyon galushai</i>	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Urocyon citrinus</i>	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Urocyon minicephalus</i>	1	1	0	0	0	0	?	?	?	1
<i>Canis thooides</i>	1	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Canis arnensis</i>	1	0	1	?	3	1	?	?	?	0
<i>Canis etruscus</i>	1	0	0	1	3	1	?	?	?	0
<i>Canis falconeri</i>	1	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Canis antonii</i>	1	0	1	1	3	1	?	?	?	?
<i>Canis edwardii</i>	1	0	0	1	2	1	?	?	?	0
<i>Canis mosbachensis</i>	1	?	0	?	2	?	?	?	?	0
<i>Canis palmidens</i>	1	0	1	1	3	1	?	?	?	0
<i>Canis variabilis</i>	1	0	1	1	2	1	?	?	?	0
<i>Canis chihliensis</i>	1	0	0	1	3	0	?	?	?	0
<i>Xenocyon lycanoides</i>	1	0	0	2	3	1	?	?	?	0
<i>"Canis" cipio</i>	?	?	?	?	2	?	?	?	?	?
<i>Canis accitanus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eucyon debonisi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Cuon javanicus</i>	1	?	0	?	2	1	?	?	?	0
<i>Nyctereutes donnezani</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Druh:	11.	12.	13.	14.	15.	16.	17.	18.	19.	20.
<i>Leptocyon</i>	0	0	0	0	?	?	?	1	2	0
<i>Pseudalopex peruanus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2
<i>Dusicyon avus</i>	1	?	?	?	?	?	1	?	?	?
<i>Protocyon</i>	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Theriodictis platensis</i>	1	0	1	0	?	1	0	1	3	?
<i>Canis lepophagus</i>	0	1	?	1	0	?	?	1	3	0
<i>Canis priscolatrans</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Canis armbrusteri</i>	0	1	?	1	0	?	?	1	3	2
<i>Canis dirus</i>	1	1	?	1	0	1	?	0	3	2
<i>Canis gezi</i>	1	?	?	?	?	1	?	1	?	0
<i>Canis nehringi</i>	1	?	?	1	?	1	?	1	?	0
<i>Eucyon davisi</i>	0	0	?	0	1	?	?	1	2	0
<i>Leptocyon vafer</i>	0	0	?	0	1	?	?	1	1	0
<i>Protocyon troglodytes</i>	1	0	1	0	?	?	0	?	3	?
<i>Protocyon scagliarium</i>	1	0	1	0	?	?	1	2	3	0
<i>Protocyon orcesi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Speothos pacivorus</i>	1	?	1	0	?	?	1	?	3	?
<i>Cynotherium sardous</i>	0	?	?	?	?	?	1	?	?	?
<i>Canis ferus</i>	0	1	?	1	1	?	?	1	2	0
<i>Protocyon texanus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Prohesperocyon wilsoni</i>	?	?	?	?	?	?	1	?	?	2
<i>Hesperocyon gregarius</i>	?	?	?	?	?	?	1	?	?	0
<i>Hesperocyon pavidus</i>	?	?	?	?	?	?	0	?	?	0
<i>Hesperocyon coloradensis</i>	?	?	?	?	?	?	0	?	?	0
<i>Mesocyon temnodon</i>	?	?	?	?	?	?	0	?	?	0
<i>Mesocyon brachyops</i>	?	?	?	?	?	?	0	?	?	0
<i>Mesocyon coryphaeus</i>	?	?	?	?	?	?	0	?	?	0
<i>Cynodesmus thoooides</i>	?	?	?	?	?	?	0	?	?	0
<i>Cynodesmus martini</i>	?	?	?	?	?	?	0	?	?	0
<i>Sunkahetanka geringensis</i>	?	?	?	?	?	?	0	?	?	0
<i>Philotrox condoni</i>	?	?	?	?	?	?	0	?	?	0
<i>Enhydrocyon pahinsintewak</i>	?	?	?	?	?	?	0	?	?	0
<i>Enhydrocyon crassidens</i>	?	?	?	?	?	?	0	?	?	0
<i>Enhydrocyon stenocephalus</i>	?	?	?	?	?	?	0	?	?	0
<i>Enhydrocyon basilatus</i>	?	?	?	?	?	?	0	?	?	0
<i>Osbornodon renjiei</i>	?	?	?	?	?	?	0	?	?	0
<i>Osbornodon sesnoni</i>	?	?	?	?	?	?	0	?	?	0
<i>Osbornodon iammonensis</i>	?	?	?	?	?	?	0	?	?	0
<i>Osbornodon brachypus</i>	?	?	?	?	?	?	0	?	?	0
<i>Osbornodon fricki</i>	?	?	?	?	?	?	0	?	?	0
<i>Paraenhydrocyon josephi</i>	?	?	?	?	?	?	0	?	?	0
<i>Paraenhydrocyon robustus</i>	?	?	?	?	?	?	0	?	?	0
<i>Paraenhydrocyon wallovianus</i>	?	?	?	?	?	?	0	?	?	0
<i>Caedocyon tedfordi</i>	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?

Druh:	11.	12.	13.	14.	15.	16.	17.	18.	19.	20.
<i>Ectopocynus antiquus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Ectopocynus entermedius</i>	?	?	?	?	?	?	0	?	?	0
<i>Ectopocynus simplicidens</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Theriodictis tarijensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eucyon monticinensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eucyon zhoui</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eucyon adoxus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Vulpes beihaiensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Leptocyon mollis</i>	0	?	?	0	1	?	?	1	?	?
<i>Leptocyon douglassi</i>	0	?	?	?	1	?	?	1	1	?
<i>Leptocyon vulpinus</i>	?	?	?	?	0	?	?	1	1	0
<i>Leptocyon gregorii</i>	0	0	?	0	0	?	?	1	1	0
<i>Leptocyon leidyi</i>	0	0	?	?	1	?	?	1	1	0
<i>Leptocyon matthewi</i>	0	0	?	0	?	?	?	1	2	0
<i>Vulpes stenognathus</i>	0	0	?	0	1	?	?	1	2	0
<i>Metalopex macconnelli</i>	0	0	?	0	1	?	?	1	2	0
<i>Metalopex merriami</i>	0	?	?	0	1	?	?	1	2	0
<i>Urocyon webbi</i>	?	?	?	?	?	?	?	1	2	1
<i>Urocyon galushai</i>	?	?	?	?	1	?	?	1	?	1
<i>Urocyon citrinus</i>	?	?	?	?	1	?	?	?	3	1
<i>Urocyon minicephalus</i>	0	0	?	0	1	?	?	1	3	1
<i>Canis thooides</i>	?	1	?	1	0	?	?	1	3	0
<i>Canis arnensis</i>	0	1	?	1	0	?	?	1	3	0
<i>Canis etruscus</i>	0	1	?	1	0	?	?	1	3	2
<i>Canis falconeri</i>	1	1	?	?	0	?	?	1	3	2
<i>Canis antonii</i>	1	1	?	1	0	?	?	1	3	2
<i>Canis edwardii</i>	0	1	?	1	0	?	?	1	3	2
<i>Canis mosbachensis</i>	0	1	?	1	0	?	?	1	3	2
<i>Canis palmidens</i>	0	1	?	1	0	?	?	1	3	2
<i>Canis variabilis</i>	0	1	?	1	0	?	?	1	3	2
<i>Canis chihliensis</i>	1	1	?	1	0	?	?	1	4	0
<i>Xenocyon lycanoides</i>	1	1	?	0	0	?	?	0	4	2
<i>"Canis" cipio</i>	?	?	?	?	0	?	?	?	2	?
<i>Canis accitanus</i>	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?
<i>Eucyon debonisi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	4	?
<i>Cuon javanicus</i>	1	1	?	1	0	?	?	1	5	2
<i>Nyctereutes donnezani</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Druh:	21.	22.	23.	24.	25.	26.	27.	28.	29.	30.
<i>Leptocyon</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pseudalopex peruanus</i>	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?
<i>Dusicyon avus</i>	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Protocyon</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1
<i>Theriodictis platensis</i>	?	0	?	0	?	?	0	1	1	1
<i>Canis lepophagus</i>	1	0	?	?	0	0	0	0	1	?
<i>Canis priscolatrans</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Canis armbrusteri</i>	?	0	?	?	1	0	?	0	1	?
<i>Canis dirus</i>	1	0	?	?	1	0	0	0	1	0
<i>Canis gezi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?
<i>Canis nehringi</i>	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?
<i>Eucyon davisi</i>	1	0	?	?	0	0	0	0	1	?
<i>Leptocyon vafer</i>	0	0	?	?	1	0	0	0	0	?
<i>Protocyon troglodytes</i>	1	0	?	0	?	?	0	1	1	1
<i>Protocyon scagliarium</i>	1	0	?	1	?	?	0	1	1	2
<i>Protocyon orcesi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?
<i>Speothos pacivorus</i>	1	0	?	0	1	?	0	1	1	0
<i>Cynotherium sardous</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Canis ferus</i>	1	0	?	?	0	0	0	0	1	?
<i>Protocyon texanus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Prohesperocyon wilsoni</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Hesperocyon gregarius</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Hesperocyon pavidus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Hesperocyon coloradensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Mesocyon temnodon</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Mesocyon brachyops</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Mesocyon coryphaeus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Cynodesmus thoooides</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Cynodesmus martini</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Sunkahetanka geringensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Philotrox condoni</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Enhydrocyon pahinsintewak</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Enhydrocyon crassidens</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Enhydrocyon stenocephalus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Enhydrocyon basilatus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Osbornodon renjiei</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Osbornodon sesnoni</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Osbornodon iammonensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Osbornodon brachypus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1
<i>Osbornodon fricki</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Paraenhydrocyon josephi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1
<i>Paraenhydrocyon robustus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1
<i>Paraenhydrocyon wallovianus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1
<i>Caedocyon tedfordi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Druh:	21.	22.	23.	24.	25.	26.	27.	28.	29.	30.
<i>Ectopocynus antiquus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Ectopocynus entermedius</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Ectopocynus simplicidens</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Theriodictis tarijensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2
<i>Eucyon monticinensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eucyon zhoui</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?
<i>Eucyon adoxus</i>	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Vulpes beihaiensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2
<i>Leptocyon mollis</i>	?	0	?	?	0	?	?	0	?	?
<i>Leptocyon douglassi</i>	?	0	?	?	1	0	0	0	0	?
<i>Leptocyon vulpinus</i>	0	0	?	?	0	0	0	0	0	?
<i>Leptocyon gregorii</i>	?	0	?	?	0	0	0	0	0	?
<i>Leptocyon leidyi</i>	0	0	?	?	0	0	0	0	0	?
<i>Leptocyon matthewi</i>	?	0	?	?	0	0	0	0	0	?
<i>Vulpes stenognathus</i>	1	0	?	?	0	0	0	0	0	?
<i>Metalopex macconnelli</i>	0	0	?	?	0	1	1	1	0	?
<i>Metalopex merriami</i>	0	1	?	?	0	1	1	1	0	?
<i>Urocyon webbi</i>	?	1	?	?	1	1	1	?	0	?
<i>Urocyon galushai</i>	?	1	?	?	1	1	1	1	0	?
<i>Urocyon citrinus</i>	?	1	?	?	1	1	1	?	0	?
<i>Urocyon minicephalus</i>	2	1	?	?	1	1	1	1	0	?
<i>Canis thooides</i>	1	0	?	?	0	0	0	0	1	?
<i>Canis arnensis</i>	1	0	?	?	0	0	0	0	1	?
<i>Canis etruscus</i>	1	0	?	?	0	0	0	0	1	?
<i>Canis falconeri</i>	?	0	?	?	1	0	0	0	1	?
<i>Canis antonii</i>	1	0	?	?	1	0	0	0	1	?
<i>Canis edwardi</i>	1	0	?	?	0	0	0	1	1	?
<i>Canis mosbachensis</i>	1	0	?	?	0	0	0	0	1	?
<i>Canis palmidens</i>	1	0	?	?	0	0	0	0	1	?
<i>Canis variabilis</i>	1	0	?	?	0	0	0	0	1	?
<i>Canis chihliensis</i>	1	0	?	?	0	0	0	0	1	?
<i>Xenocyon lycanoides</i>	1	0	?	?	1	0	0	0	1	?
<i>"Canis" cipio</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Canis accitanus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Eucyon debonisi</i>	?	?	1	?	?	?	?	?	?	0
<i>Cuon javanicus</i>	1	0	?	?	1	0	0	?	1	?
<i>Nyctereutes donnezani</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Druh:	31.	32.	33.	34.	35.	36.	37.	38.	39.	40.
<i>Leptocyon</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	?	?
<i>Pseudalopex peruanus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Dusicyon avus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Protocyon</i>	1	?	1	?	?	?	?	?	1	?
<i>Theriodictis platensis</i>	1	0	1	1	1	1	1	?	?	?
<i>Canis lepophagus</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Canis priscolatrans</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Canis armbrusteri</i>	?	?	?	1	?	?	1	?	?	?
<i>Canis dirus</i>	0	0	0	1	?	?	1	0	?	?
<i>Canis gezi</i>	0	?	?	1	?	?	1	?	?	?
<i>Canis nehringi</i>	0	?	?	1	?	?	?	?	?	?
<i>Eucyon davisi</i>	?	?	?	0	?	?	0	?	?	?
<i>Leptocyon vafer</i>	?	?	?	0	?	?	0	?	?	?
<i>Protocyon troglodytes</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	?	?
<i>Protocyon scagliarium</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	1	?
<i>Protocyon orcesi</i>	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Speothos pacivorus</i>	1	0	1	1	0	1	0	1	?	?
<i>Cynotherium sardous</i>	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Canis ferus</i>	1	?	?	0	?	?	0	?	?	?
<i>Protocyon texanus</i>	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Prohesperocyon wilsoni</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Hesperocyon gregarius</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Hesperocyon pavidus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Hesperocyon coloradensis</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Mesocyon temnodon</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Mesocyon brachyops</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Mesocyon coryphaeus</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Cynodesmus thoooides</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Cynodesmus martini</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Sunkahetanka geringensis</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Philotrox condoni</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Enhydrocyon pahinsintewak</i>	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?
<i>Enhydrocyon crassidens</i>	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?
<i>Enhydrocyon stenocephalus</i>	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?
<i>Enhydrocyon basilatus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Osbornodon renjiei</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Osbornodon sesnoni</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Osbornodon iamonsensis</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Osbornodon brachypus</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Osbornodon fricki</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Paraenhydrocyon josephi</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Paraenhydrocyon robustus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Paraenhydrocyon wallovianus</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Caedocyon tedfordi</i>	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?

Druh:	31.	32.	33.	34.	35.	36.	37.	38.	39.	40.
<i>Ectopocynus antiquus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Ectopocynus entermedius</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Ectopocynus simplicidens</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Theriodictis tarijensis</i>	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eucyon monticinensis</i>	0	?	?	0	0	?	?	?	?	?
<i>Eucyon zhoui</i>	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?
<i>Eucyon adoxus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Vulpes beihaiensis</i>	?	?	0	0	?	?	0	?	?	?
<i>Leptocyon mollis</i>	?	?	?	0	?	?	0	?	?	?
<i>Leptocyon douglassi</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Leptocyon vulpinus</i>	?	?	?	0	?	?	0	?	?	?
<i>Leptocyon gregorii</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Leptocyon leidyi</i>	?	?	?	0	?	?	0	?	?	?
<i>Leptocyon matthewi</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Vulpes stenognathus</i>	?	?	?	0	?	?	0	?	?	?
<i>Metalopex macconnelli</i>	?	?	?	0	?	?	0	?	?	?
<i>Metalopex merriami</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Urocyon webbi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Urocyon galushai</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Urocyon citrinus</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Urocyon minicephalus</i>	?	?	?	0	?	?	0	?	?	?
<i>Canis thooides</i>	?	?	?	0	?	?	0	?	?	?
<i>Canis arnensis</i>	?	?	?	0	?	?	1	?	?	?
<i>Canis etruscus</i>	?	?	?	1	?	?	1	?	?	?
<i>Canis falconeri</i>	?	?	?	0	?	?	1	?	?	?
<i>Canis antonii</i>	?	?	?	0	?	?	1	?	?	?
<i>Canis edwardii</i>	?	?	?	1	?	?	1	?	?	?
<i>Canis mosbachensis</i>	?	?	?	1	?	?	1	?	?	?
<i>Canis palmidens</i>	?	?	?	1	?	?	1	?	?	?
<i>Canis variabilis</i>	?	?	?	1	?	?	1	?	?	?
<i>Canis chihliensis</i>	?	?	?	1	?	?	1	?	?	?
<i>Xenocyon lycanoides</i>	?	?	?	1	?	?	1	?	?	?
<i>"Canis" cipio</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Canis accitanus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eucyon debonisi</i>	0	?	?	?	?	?	?	1	?	?
<i>Cuon javanicus</i>	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?
<i>Nyctereutes donnezani</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Druh:	41.	42.	43.	44.	45.	46.	47.	48.	49.	50.
<i>Leptocyon</i>	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pseudalopex peruanus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Dusicyon avus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Protocyon</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Theriodictis platensis</i>	?	?	?	1	?	2	?	?	?	1
<i>Canis lepophagus</i>	?	?	?	2	0	0	?	0	?	?
<i>Canis priscolatrans</i>	?	?	?	2	?	?	?	?	?	?
<i>Canis armbrusteri</i>	?	?	?	2	?	?	?	1	?	?
<i>Canis dirus</i>	?	?	?	2	0	1	0	1	?	?
<i>Canis gezi</i>	?	?	?	2	?	2	?	1	0	0
<i>Canis nehringi</i>	?	?	?	2	0	0	0	1	1	0
<i>Eucyon davisi</i>	?	?	?	2	?	?	?	0	?	?
<i>Leptocyon vafer</i>	?	?	?	2	?	?	?	0	?	?
<i>Protocyon troglodytes</i>	?	?	?	0	?	?	1	1	?	?
<i>Protocyon scagliarium</i>	?	?	?	0	1	0	?	1	?	0
<i>Protocyon orcesi</i>	?	?	?	0	?	?	0	3	?	?
<i>Speothos pacivorus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Cynotherium sardous</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Canis ferus</i>	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?
<i>Protocyon texanus</i>	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?
<i>Prohesperocyon wilsoni</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Hesperocyon gregarius</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Hesperocyon pavidus</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Hesperocyon coloradensis</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Mesocyon temnodon</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Mesocyon brachyops</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Mesocyon coryphaeus</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Cynodesmus thoooides</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Cynodesmus martini</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Sunkahetanka geringensis</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Philotrox condoni</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Enhydrocyon pahinsintewak</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Enhydrocyon crassidens</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Enhydrocyon stenocephalus</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Enhydrocyon basilatus</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Osbornodon renjiei</i>	?	?	?	3	?	?	?	?	?	?
<i>Osbornodon sesnoni</i>	?	?	?	3	?	?	?	?	?	?
<i>Osbornodon iammonensis</i>	?	?	?	3	?	?	?	?	?	?
<i>Osbornodon brachypus</i>	?	?	?	3	?	?	?	?	?	?
<i>Osbornodon fricki</i>	?	?	?	3	?	?	?	?	?	?
<i>Paraenhydrocyon josephi</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Paraenhydrocyon robustus</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Paraenhydrocyon wallovianus</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Caedocyon tedfordi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Druh:	41.	42.	43.	44.	45.	46.	47.	48.	49.	50.
<i>Ectopocynus antiquus</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Ectopocynus entermedius</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Ectopocynus simplicidens</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Theriodictis tarijensis</i>	?	?	?	1	?	2	?	?	?	2
<i>Eucyon monticinensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eucyon zhoui</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eucyon adoxus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Vulpes beihaiensis</i>	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?
<i>Leptocyon mollis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Leptocyon douglassi</i>	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?
<i>Leptocyon vulpinus</i>	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?
<i>Leptocyon gregorii</i>	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?
<i>Leptocyon leidyi</i>	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?
<i>Leptocyon matthewi</i>	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?
<i>Vulpes stenognathus</i>	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?
<i>Metalopex macconnelli</i>	?	?	?	?	?	?	?	2	?	?
<i>Metalopex merriami</i>	?	?	?	?	?	?	?	2	?	?
<i>Urocyon webbi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Urocyon galuskai</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Urocyon citrinus</i>	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?
<i>Urocyon minicephalus</i>	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?
<i>Canis thooides</i>	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?
<i>Canis arnensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?
<i>Canis etruscus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Canis falconeri</i>	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?
<i>Canis antonii</i>	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?
<i>Canis edwardii</i>	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?
<i>Canis mosbachensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?
<i>Canis palmidens</i>	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?
<i>Canis variabilis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Canis chihliensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?
<i>Xenocyon lycanoides</i>	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?
<i>"Canis" cipio</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Canis accitanus</i>	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?
<i>Eucyon debonisi</i>	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?
<i>Cuon javanicus</i>	?	?	?	?	?	?	?	3	?	?
<i>Nyctereutes donnezani</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Druh:	51.	52.	53.	54.	55.	56.	57.	58.	59.	60.
<i>Leptocyon</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pseudalopex peruanus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Dusicyon avus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Protocyon</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Theriodictis platensis</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Canis lepophagus</i>	?	1	?	1	1	1	1	0	1	1
<i>Canis priscolatrans</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Canis armbrusteri</i>	?	1	?	2	1	1	1	0	1	1
<i>Canis dirus</i>	?	1	0	1	1	1	1	0	1	1
<i>Canis gezi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Canis nehringi</i>	0	?	1	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eucyon davisii</i>	?	1	?	1	1	0	1	0	1	1
<i>Leptocyon vafer</i>	?	0	?	1	1	1	1	0	1	1
<i>Protocyon troglodytes</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Protocyon scagliarium</i>	1	?	1	?	?	?	?	?	?	?
<i>Protocyon orcesi</i>	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?
<i>Speothos pacivorus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Cynotherium sardous</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Canis ferus</i>	?	1	?	1	1	1	1	0	1	1
<i>Protocyon texanus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Prohesperocyon wilsoni</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Hesperocyon gregarius</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Hesperocyon pavidus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Hesperocyon coloradensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Mesocyon temnodon</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Mesocyon brachyops</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Mesocyon coryphaeus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Cynodesmus thoooides</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Cynodesmus martini</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Sunkahetanka geringensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Philotrox condoni</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Enhydrocyon pahinsintewak</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Enhydrocyon crassidens</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Enhydrocyon stenocephalus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Enhydrocyon basilatus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Osbornodon renjiei</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Osbornodon sesnoni</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Osbornodon iamonsensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Osbornodon brachypus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Osbornodon fricki</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Paraenhydrocyon josephi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Paraenhydrocyon robustus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Paraenhydrocyon wallovianus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Caedocyon tedfordi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Druh:	51.	52.	53.	54.	55.	56.	57.	58.	59.	60.
<i>Ectopocynus antiquus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Ectopocynus entermedius</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Ectopocynus simplicidens</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Theriodictis tarijensis</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eucyon monticinensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eucyon zhoui</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eucyon adoxus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Vulpes beihaiensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Leptocyon mollis</i>	?	0	?	1	1	?	?	?	0	0
<i>Leptocyon douglassi</i>	?	0	?	1	1	1	1	1	0	0
<i>Leptocyon vulpinus</i>	?	?	?	0	1	1	0	0	0	?
<i>Leptocyon gregorii</i>	?	0	?	1	1	1	0	0	1	1
<i>Leptocyon leidyi</i>	?	0	?	1	1	1	1	0	1	1
<i>Leptocyon matthewi</i>	?	0	?	1	1	1	1	0	1	1
<i>Vulpes stenognathus</i>	?	0	?	1	1	1	1	0	1	0
<i>Metalopex macconnelli</i>	?	0	?	1	1	1	0	1	0	0
<i>Metalopex merriami</i>	?	?	?	1	1	1	0	1	0	0
<i>Urocyon webbi</i>	?	?	?	?	1	1	0	1	0	?
<i>Urocyon galushai</i>	?	?	?	1	1	1	1	1	0	?
<i>Urocyon citrinus</i>	?	?	?	?	1	1	1	1	?	?
<i>Urocyon minicephalus</i>	?	0	?	1	1	1	1	1	0	1
<i>Canis thooides</i>	?	?	?	1	1	1	1	0	1	1
<i>Canis arnensis</i>	?	1	?	1	1	1	1	0	1	1
<i>Canis etruscus</i>	?	1	?	1	1	1	1	0	1	1
<i>Canis falconeri</i>	?	?	?	1	1	1	1	0	1	1
<i>Canis antonii</i>	?	1	?	1	1	1	1	0	1	1
<i>Canis edwardii</i>	?	1	?	1	1	1	1	0	1	1
<i>Canis mosbachensis</i>	?	?	?	1	1	1	1	0	1	1
<i>Canis palmidens</i>	?	1	?	1	1	1	1	0	1	1
<i>Canis variabilis</i>	?	1	?	1	1	1	1	0	1	1
<i>Canis chihliensis</i>	?	1	?	1	1	1	1	0	1	1
<i>Xenocyon lycanoides</i>	?	1	?	1	1	1	1	0	1	1
<i>"Canis" cipio</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1
<i>Canis accitanus</i>	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?
<i>Eucyon debonisi</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Cuon javanicus</i>	?	1	?	1	0	0	0	0	1	1
<i>Nyctereutes donnezani</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Druh:	61.	62.	63.	64.	65.	66.	67.	68.	69.	70.
<i>Leptocyon</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pseudalopex peruanus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Dusicyon avus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Protocyon</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Theriodictis platensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?
<i>Canis lepophagus</i>	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0
<i>Canis priscolatrans</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Canis armbrusteri</i>	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0
<i>Canis dirus</i>	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1
<i>Canis gezi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Canis nehringi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eucyon davisi</i>	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0
<i>Leptocyon vafer</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>Protocyon troglodytes</i>	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?
<i>Protocyon scagliarium</i>	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?
<i>Protocyon orcesi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Speothos pacivorus</i>	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?
<i>Cynotherium sardous</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Canis ferus</i>	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0
<i>Protocyon texanus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Prohesperocyon wilsoni</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Hesperocyon gregarius</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Hesperocyon pavidus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Hesperocyon coloradensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Mesocyon temnodon</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Mesocyon brachyops</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Mesocyon coryphaeus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Cynodesmus thooides</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Cynodesmus martini</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Sunkahetanka geringensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Philotrox condoni</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Enhydrocyon pahinsintewak</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Enhydrocyon crassidens</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Enhydrocyon stenocephalus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Enhydrocyon basilatus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Osbornodon renjiei</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Osbornodon sesnoni</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Osbornodon iamonsensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Osbornodon brachypus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Osbornodon fricki</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Paraenhydrocyon josephi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Paraenhydrocyon robustus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Paraenhydrocyon wallovianus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Caedocyon tedfordi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Druh:	61.	62.	63.	64.	65.	66.	67.	68.	69.	70.
<i>Ectopocynus antiquus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Ectopocynus entermedius</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Ectopocynus simplicidens</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Theriodictis tarijensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eucyon monticinensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eucyon zhoui</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eucyon adoxus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Vulpes beihaiensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Leptocyon mollis</i>	?	0	?	0	0	?	0	?	?	?
<i>Leptocyon douglassi</i>	0	0	0	?	?	0	?	0	?	0
<i>Leptocyon vulpinus</i>	0	0	0	?	?	0	?	0	0	0
<i>Leptocyon gregorii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leptocyon leidyi</i>	1	1	0	?	?	0	?	0	0	0
<i>Leptocyon matthewi</i>	1	0	1	1	1	1	?	0	0	0
<i>Vulpes stenognathus</i>	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0
<i>Metalopex macconnelli</i>	1	1	1	1	1	0	?	0	0	0
<i>Metalopex merriami</i>	1	1	1	1	1	0	?	0	0	0
<i>Urocyon webbi</i>	1	?	1	?	?	0	?	0	0	0
<i>Urocyon galushai</i>	1	?	1	?	?	?	?	1	0	?
<i>Urocyon citrinus</i>	1	?	1	?	?	1	?	1	0	0
<i>Urocyon minicephalus</i>	1	0	1	1	1	1	0	2	0	0
<i>Canis thooides</i>	1	0	1	?	?	1	?	0	0	0
<i>Canis arnensis</i>	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0
<i>Canis etruscus</i>	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1
<i>Canis falconeri</i>	1	0	1	1	?	1	?	0	1	1
<i>Canis antonii</i>	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0
<i>Canis edwardii</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Canis mosbachensis</i>	1	0	1	1	1	1	?	0	1	1
<i>Canis palmidens</i>	1	0	1	1	1	1	?	0	1	1
<i>Canis variabilis</i>	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1
<i>Canis chihliensis</i>	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0
<i>Xenocyon lycanoides</i>	1	0	1	1	1	1	?	0	0	0
<i>"Canis" cipio</i>	?	0	?	?	?	1	?	?	?	?
<i>Canis accitanus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eucyon debonisi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Cuon javanicus</i>	2	1	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>Nyctereutes donnezani</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Druh:	71.	72.	73.	74.	75.	76.	77.	78.	79.	80.
<i>Leptocyon</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pseudalopex peruanus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Dusicyon avus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Protocyon</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Theriodictis platensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Canis lepophagus</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	?	1
<i>Canis priscolatrans</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Canis armbrusteri</i>	0	1	0	0	0	1	1	1	?	1
<i>Canis dirus</i>	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
<i>Canis gezi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Canis nehringi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eucyon davisi</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1
<i>Leptocyon vafer</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0
<i>Protocyon troglodytes</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Protocyon scagliarium</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Protocyon orcesi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Speothos pacivorus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Cynotherium sardous</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Canis ferus</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	?	1
<i>Protocyon tetanus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Prohesperocyon wilsoni</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Hesperocyon gregarius</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Hesperocyon pavidus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Hesperocyon coloradensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Mesocyon temnodon</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Mesocyon brachyops</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Mesocyon coryphaeus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Cynodesmus thoooides</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Cynodesmus martini</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Sunkahetanka geringensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Philotrox condoni</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Enhydrocyon pahinsintewak</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Enhydrocyon crassidens</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Enhydrocyon stenocephalus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Enhydrocyon basilatus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Osbornodon renjiei</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Osbornodon sesnoni</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Osbornodon iamonsensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Osbornodon brachypus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Osbornodon fricki</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Paraenhydrocyon josephi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Paraenhydrocyon robustus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Paraenhydrocyon wallovianus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Caedocyon tedfordi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Druh:	71.	72.	73.	74.	75.	76.	77.	78.	79.	80.
<i>Ectopocynus antiquus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Ectopocynus entermedius</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Ectopocynus simplicidens</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Theriodictis tarijensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eucyon monticinensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eucyon zhoui</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eucyon adoxus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Vulpes beihaiensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Leptocyon mollis</i>	0	?	0	0	0	0	0	0	?	?
<i>Leptocyon douglassi</i>	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?
<i>Leptocyon vulpinus</i>	0	0	0	0	0	?	?	?	?	0
<i>Leptocyon gregorii</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	?	?
<i>Leptocyon leidyi</i>	0	0	0	0	0	0	?	?	?	0
<i>Leptocyon matthewi</i>	0	0	0	0	0	?	1	0	?	0
<i>Vulpes stenognathus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1
<i>Metalopex macconnelli</i>	0	0	0	0	0	?	1	0	?	?
<i>Metalopex merriami</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	?	?
<i>Urocyon webbi</i>	?	0	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Urocyon galushai</i>	0	0	0	0	0	?	?	?	?	1
<i>Urocyon citrinus</i>	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?
<i>Urocyon minicephalus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	?	1
<i>Canis thooides</i>	0	0	0	0	0	?	?	?	1	1
<i>Canis arnensis</i>	0	0	0	0	0	?	1	1	?	?
<i>Canis etruscus</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	?	?
<i>Canis falconeri</i>	1	1	0	0	1	?	1	?	?	?
<i>Canis antonii</i>	1	1	0	0	1	0	1	0	?	?
<i>Canis edwardii</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	?	1
<i>Canis mosbachensis</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1
<i>Canis palmidens</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1
<i>Canis variabilis</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	?	1
<i>Canis chihliensis</i>	1	1	0	0	0	0	1	1	?	?
<i>Xenocyon lycanoides</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	?	?
<i>"Canis" cipio</i>	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Canis accitanus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eucyon debonisi</i>	0	?	0	?	?	?	?	?	?	?
<i>Cuon javanicus</i>	1	2	1	1	1	0	1	0	1	1
<i>Nyctereutes donnezani</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Druh:	81.	82.	83.	84.	85.
<i>Leptocyon</i>	?	?	?	?	0
<i>Pseudalopex peruanus</i>	?	?	?	?	0
<i>Dusicyon avus</i>	?	?	?	?	0
<i>Protocyon</i>	?	?	?	?	?
<i>Theriodictis platensis</i>	?	?	?	?	1
<i>Canis lepophagus</i>	1	0	0	?	0
<i>Canis priscolatrans</i>	?	?	?	?	0
<i>Canis armbrusteri</i>	2	1	1	2	1
<i>Canis dirus</i>	2	1	1	2	1
<i>Canis gezi</i>	?	?	?	?	1
<i>Canis nehringi</i>	?	?	?	?	1
<i>Eucyon davisi</i>	0	0	0	2	0
<i>Leptocyon vafer</i>	0	0	0	?	0
<i>Protocyon troglodytes</i>	?	?	?	?	?
<i>Protocyon scagliarium</i>	?	?	?	?	?
<i>Protocyon orcesi</i>	?	?	?	?	?
<i>Speothos pacivorus</i>	?	?	?	?	0
<i>Cynotherium sardous</i>	?	?	?	?	0
<i>Canis ferus</i>	1	0	0	?	0
<i>Protocyon texanus</i>	?	?	?	?	0
<i>Prohesperocyon wilsoni</i>	?	?	?	?	0
<i>Hesperocyon gregarius</i>	?	?	?	?	0
<i>Hesperocyon pavidus</i>	?	?	?	?	0
<i>Hesperocyon coloradensis</i>	?	?	?	?	0
<i>Mesocyon temnodon</i>	?	?	?	?	0
<i>Mesocyon brachyops</i>	?	?	?	?	0
<i>Mesocyon coryphaeus</i>	?	?	?	?	0
<i>Cynodesmus thoooides</i>	?	?	?	?	0
<i>Cynodesmus martini</i>	?	?	?	?	0
<i>Sunkahetanka geringensis</i>	?	?	?	?	0
<i>Philotrox condoni</i>	?	?	?	?	0
<i>Enhydrocyon pahinsintewak</i>	?	?	?	?	0
<i>Enhydrocyon crassidens</i>	?	?	?	?	0
<i>Enhydrocyon stenocephalus</i>	?	?	?	?	0
<i>Enhydrocyon basilatus</i>	?	?	?	?	0
<i>Osbornodon renjiei</i>	?	?	?	?	0
<i>Osbornodon sesnoni</i>	?	?	?	?	0
<i>Osbornodon iamonsensis</i>	?	?	?	?	0
<i>Osbornodon brachypus</i>	?	?	?	?	0
<i>Osbornodon fricki</i>	?	?	?	?	0
<i>Paraenhydrocyon josephi</i>	?	?	?	?	0
<i>Paraenhydrocyon robustus</i>	?	?	?	?	0
<i>Paraenhydrocyon wallovianus</i>	?	?	?	?	0
<i>Caedocyon tedfordi</i>	?	?	?	?	0

Druh:	81.	82.	83.	84.	85.
<i>Ectopocynus antiquus</i>	?	?	?	?	0
<i>Ectopocynus entermedius</i>	?	?	?	?	0
<i>Ectopocynus simplicidens</i>	?	?	?	?	0
<i>Theriodictis tarijensis</i>	?	?	?	?	1
<i>Eucyon monticinensis</i>	?	?	?	?	0
<i>Eucyon zhoui</i>	?	?	?	?	0
<i>Eucyon adoxus</i>	?	?	?	?	0
<i>Vulpes beihaiensis</i>	?	?	?	?	0
<i>Leptocyon mollis</i>	?	?	?	?	0
<i>Leptocyon douglassi</i>	?	0	?	?	0
<i>Leptocyon vulpinus</i>	?	0	0	?	0
<i>Leptocyon gregorii</i>	?	0	0	?	0
<i>Leptocyon leidyi</i>	0	0	0	?	0
<i>Leptocyon matthewi</i>	?	0	?	?	0
<i>Vulpes stenognathus</i>	0	0	0	?	0
<i>Metalopex macconnelli</i>	?	0	0	?	0
<i>Metalopex merriami</i>	?	0	0	?	0
<i>Urocyon webbi</i>	?	0	?	?	0
<i>Urocyon galushai</i>	?	?	?	?	0
<i>Urocyon citrinus</i>	?	0	?	?	0
<i>Urocyon minicephalus</i>	?	0	0	?	0
<i>Canis thooides</i>	1	0	?	?	0
<i>Canis arnensis</i>	?	0	0	?	0
<i>Canis etruscus</i>	1	0	0	?	0
<i>Canis falconeri</i>	?	1	?	?	0
<i>Canis antonii</i>	?	1	0	?	0
<i>Canis edwardii</i>	1	1	0	3	1
<i>Canis mosbachensis</i>	1	1	0	?	0
<i>Canis palmidens</i>	?	1	0	?	0
<i>Canis variabilis</i>	1	1	0	?	0
<i>Canis chihliensis</i>	?	1	0	?	1
<i>Xenocyon lycanoides</i>	?	1	0	?	1
"Canis" cipio	?	?	?	?	0
<i>Canis accitanus</i>	?	?	?	?	0
<i>Eucyon debonisi</i>	?	?	?	?	0
<i>Cuon javanicus</i>	2	0	1	0	0
<i>Nyctereutes donnezani</i>	?	?	?	2	0

SEZNAM MORFOLOGICKÝCH ZNAKŮ V MATICI A JEJICH KÓDOVÁNÍ

1. Horizontal ramus (0) deep and thick, (1) shallow and thin (Tedford et al. 1995, Zrzavý a Řičánková 2004)
2. Paroccipital process width (0) narrow mediolaterally, (1) broad, closely appressed to bulla, short free tip turned laterally, rarely extends below body of process (Tedford et al. 1995, Zrzavý a Řičánková 2004)
3. Nasal length (0) long, usually extending posteriorly beyond maxillary-frontal suture, (1) short, rarely extend to level of most posterior position of maxillary-frontal suture (Tedford et al. 1995, Zrzavý a Řičánková 2004)
4. Paroccipital process posterior expansion (0) no or little expansion, (1) expanded posteriorly from bulla, usually with prominent free tip, (2) large, greater posterolateral expansion (Tedford et al. 1995, Zrzavý a Řičánková 2004)
5. Frontal sinus (0) absent, presence of a depression on dorsal surface of postorbital process, (1) present, lacks a depression on dorsal surface of postorbital process, (2) present, large, penetrates postorbital process and expands posteriorly toward the frontal-parietal suture, (3) reached frontoparietal suture (Tedford et al. 1995, Tedford et al. 2009, Zrzavý a Řičánková 2004)
6. Mastoid process (0) small, crestlike, (1) enlarged, knob- or ridgelike (Tedford et al. 1995, Zrzavý a Řičánková 2004)
7. Zygoma, orbital part (0) presence of a lateral flare and eversion of dorsal border, (1) lack of lateral flare and dorsal border thickened (Tedford et al. 1995, Zrzavý a Řičánková 2004)
8. Scars of medial masseteric muscle (0) narrow and uniform width on zygomatic arch and on lateral surface of angular process, (1) wide on zygomatic arch and enlarged on mandible (Tedford et al. 1995, Zrzavý a Řičánková 2004)
9. Coronoid process (0) short at base relative to dorsoventral height, (1) long at base relative to dorsoventral height (Tedford et al. 1995, Zrzavý a Řičánková 2004)
10. Angular process (0) slender, attenuated, with dorsal hook, inferior pterygoid fossa not expanded, (1) large, usually blunt without dorsal hook, fossa for inferior branch of medial pterygoid muscle expanded, (2) deep, short process, fossae for the pterygoid muscle are expanded (Tedford et al. 1995, Zrzavý a Řičánková 2004)
11. Palate (0) not widened, (1) widened (Tedford et al. 1995, Zrzavý a Řičánková 2004)

12. Angular process, superior fossa (0) not expanded, (1) expanded with large fossa for superior branch of medial pterygoid muscle (Tedford et al. 1995, Zrzavý a Řičánková 2004)
13. Palatine length (0) extends posteriorly to or just anterior to end of tooth row, (1) extends beyond end of tooth row (Tedford et al. 1995, Zrzavý a Řičánková 2004)
14. Supraoccipital shield (0) rectangular or fan-shaped in posterior view, inion may not overhang condyles, (1) triangular in shape, inion usually pointed and overhangs condyles (Tedford et al. 1995, Zrzavý a Řičánková 2004)
15. P³ posterior cusp (0) present, (1) very weak or absent (Tedford et al. 2009)
16. M₁ (carnassial) two cusp on heel (0) absent, (1) present (Clutton-Brock et al. 1976, Zrzavý a Řičánková 2004)
17. M₃ (0) absent, (1) present (Clutton-Brock et al. 1976, Zrzavý a Řičánková 2004)
18. M1 hypocone (0) small, barely differentiated from lingual cingulum, (1) enlarged (Tedford et al. 1995, Zrzavý a Řičánková 2004)
19. m1 entoconid (0) entoconid is a low crest on the lingual border of talonid, (1) conical or crestlike as discrete cusp, (2) conical cusp, enlarged, may coalesce with base of hypoconid to block talonid basin, (3) joined to hypoconid with cristids that form a transverse crest, (4) reduce relative to hypoconid, but retains cristid, (5) greatly reduced and lacks cristid (Tedford et al. 2009)
20. m2 metaconid (0) equal to or lower than protoconid, (1) enlarged, taller than protoconid, (2) greatly reduced or lost (Tedford *et al.* 1995, Zrzavý a Řičánková 2004)
21. I1-3 medial cusplets (0) present, (1) cusplet in I3 absent, (2) cusplet in I1-2 weak or absent (Tedford et al. 1995, Zrzavý a Řičánková 2004)
22. Crown height of premolars (0) low-crowned, (1) high-crowned (Tedford et al. 1995, Zrzavý a Řičánková 2004)
23. p2 position (0) not isolated, (1) isolated by relatively larger diastemata than other premolars (Tedford et al. 1995, Zrzavý a Řičánková 2004)
24. p4 anterior cusplet (0) weak or absent, (1) strong (Tedford et al. 1995, Zrzavý a Řičánková 2004)
25. Canine shape (0) long, slender with recurved crown, (1) short, slender, crown not recurved (Tedford et al. 1995, Zrzavý a Řičánková 2004)
26. m2 protostylid (0) absent, (1) buccal cingulum bears protostylid (Tedford et al. 1995, Zrzavý a Řičánková 2004)
27. m1 protostylid (0) absent, (1) present (Tedford et al. 1995, Zrzavý a Řičánková 2004)

28. M1-2 shape (0) transversely wide for their labial length, (1) narrow for their labial length (Tedford et al. 1995, Zrzavý a Řičánková 2004)
29. p4 second posterior cusplet (0) absent, (1) present (Tedford et al. 1995, Zrzavý a Řičánková 2004)
30. P4 protocone (0) salient, located medial to anterior border of paracone, (1) reduced, (2) further reduced or absent, located posterior to anterior border of paracone (Tedford et al. 1995, Zrzavý a Řičánková 2004)
31. m1 metaconid and entoconid (0) not reduced, (1) greatly reduced or absent (Tedford et al. 1995, Zrzavý a Řičánková 2004)
32. m2 metaconid and entoconid (0) not reduced, (1) greatly reduced or absent (Tedford et al. 1995, Zrzavý a Řičánková 2004)
33. M1-2 hypocones (0) not reduced, (1) greatly reduced or absent (Tedford et al. 1995, Zrzavý a Řičánková 2004)
34. M1-2 paracones (0) not enlarged, (1) enlarged relative to metacone (Tedford et al. 1995, Zrzavý a Řičánková 2004)
35. MI-2 buccal cingulum (0) not reduced, (1) reduced or lost (Tedford et al. 1995, Zrzavý a Řičánková 2004)
36. M2 (0) triple-rooted, (1) double-rooted, or M2 absent (Tedford et al. 1995, Zrzavý a Řičánková 2004)
37. I3 (0) small crown extending to or just below level of I1-2, posteromedial cingulum weak or absent, (1) large crown extending markedly below level of I1-2, cingulum enlarged, medial crest of I1-2 present merges with cingulum (Tedford et al. 1995, Zrzavý a Řičánková 2004)
38. P3 and p2-3 posterior cusplets (0) present, (1) weak or absent (Tedford et al. 1995, Zrzavý a Řičánková 2004)
39. m₂ with strong paracristid (0) absent (1) present (Berta 1987, , Zrzavý a Řičánková 2004)
40. Carnassials small relative to cheekteeth (0) absent, (1) present (Berta 1987, Zrzavý a Řičánková 2004)
41. Relative length of fore- to hindlimbs (0) short, radius/tibia ratio <90%, (1) long, radius/tibia ratio >90% (Tedford et al. 1995, Zrzavý a Řičánková 2004)
42. Forelimb (humerus-radius) (0) longer than 30% of head-body length, (1) less than 30% of head-body length (Tedford et al. 1995, Zrzavý a Řičánková 2004)

- 43.** External auditory meatus very short and of a small diameter (0) absent, (1) present (Berta 1987, Zrzavý a Řičánková 2004)
- 44. m1 talonid** (0) fully trenchant or no talonid, (1) moderately trenchant, (2) bicuspid, (3) basined talonid (Van Valkenburgh 1991)
- 45. Sagittal crest** (0) uniformly high-strongly compressed-well defined temporal ridges, (1) low-temporal ridges weakly developed (Berta 1988)
- 46. Infraorbital foramen** (0) positioned above the posterior root of P3, (1) positioned above the anterior root of P4, (2) positioned above the anterior root of P3 (Berta 1988)
- 47. m2 talonid** (0) short and narrow, (1) short and wide (Berta 1988)
- 48. m3** (0) with two trigonid cusp, (1) with a single, centrally placed trigonid cusp, (2) posterior shelf of trigonid enlarged, (3) absent (Tedford et al. 2009)
- 49. jugal** (0) relatively large, (1) small (Berta 1988)
- 50. tympanic bullae** (0) relatively large and inflated, (1) small and strongly inflated, (2) relatively small and narrow (Berta 1988)
- 51. M1 trigon basin** (0) broad, (1) narrow, small (Berta 1988)
- 52. Zygoma** (0) orbital border laterally flared and everted, (1) orbital border not laterally flared or everted (Tedford et al. 2009)
- 53. p3** (0) 2 posterior cusplet behind principal cusp, (1) 1 small posterior cusplet behind principal cusp (Berta 1988)
- 54. M1 parastyle** (0) large and salient, united, well developed preparacrista, (1) subdued, remains united with preparacrista, (2) preparacrista directed more anteriorly, lingual parastyle (Tedford et al. 2009)
- 55. premolar shape** (0) broad and short, (1) narrow and elongate (Tedford et al. 2009)
- 56. premolar diastemata** (0) closed premolar row, (1) premolars separated by diastemata (Tedford et al. 2009)
- 57. m2 paraconid** (0) present, (1) very weak or absent (Tedford et al. 2009)
- 58. m2 talonid length** (0) talonid longer than trigonid (90%), (1) trigonid (90%) longer than talonid (Tedford et al. 2009)
- 59. P4 shape** (0) broad, protocone large, anterior cingulum strong, (1) slender, protocone small, anterior cingulum weak or absent (Tedford 2009)
- 60. M2 metaconule** (0) present, (1) very weak or absent (Tedford et al. 2009)
- 61. p2-p4 anterior cingular cusps** (0) present, (1) very weak to absent, (2) present only on p4 (Tedford et al. 2009)
- 62. M2 postprotocrista** (0) present, (1) incomplete or absent (Tedford et al. 2009)

- 63. m2 anterolabial cingulum** (0) weak, (1) well developed, often reaching labial side of protoconid (Tedford et al. 2009)
- 64. Postparietal foramen** (0) present, (1) absent (Tedford et al. 2009)
- 65. Cerebellum, dorsal exposure** (0) dorsoposteriorly between cerebrum and lambdoidal crest, (1) completely overlapped by cerebrum, not exposed dorsoposteriorly (Tedford et al. 2009)
- 66. m1 hypoconulid shelf** (0) absent, (1) present (Tedford et al. 2009)
- 67. Zygomatic arch** (0) nearly flat or moderately arched in lateral view, (1) strongly arched dorsoventrally (Tedford et al. 2009)
- 68. Subangular lobe of mandible** (0) absent, (1) present, rounded, (2) present, angular (Tedford et al. 2009)
- 69. p3, height principal cusp vs p2, p4** (0) forms ascending series with p2, p4 or is at same height, (1) lies below p2 and p4 (Tedford et al. 2009)
- 70. p4 unworn principal cusp** (0) equals or exceeds height of m1 paraconid, (1) lower than m1 paraconid (Tedford et al. 2009)
- 71. M1 labial cingulum** (0) well developed and continuous, (1) subdued and often incomplete across paracone (Tedford et al. 2009)
- 72. m1 metaconid** (0) not reduced relative to labial cusps, (1) greatly reduced, (2) absent (Tedford et al. 2009)
- 73. M1 lingual cingulum** (0) well developed, extends across protocone, (1) very weak, may be discontinuous across protocone (Tedford et al. 2009)
- 74. m1 hypoconid** (0) situated laterally on talonid, (1) situated centrally on talonid (Tedford et al. 2009)
- 75. M1 metaconule** (0) present, (1) very weak or absent (Tedford et al. 2009)
- 76. Frontal, nasal process** (0) long, (1) short (Tedford et al. 2009)
- 77. Paroccipital process location** (0) posteriorly directed, free from bulla except at base, (1) ventrally directed, fused with bulla through most of its length (Tedford et al. 2009)
- 78. Sagittal crest location** (0) confined to parietal, (1) extends onto fronta (Tedford et al. 2009)
- 79. Metatarsal I** (0) present, with phalanges, (1) reduced to rudiment, lacking phalanges (Tedford et al. 2009)
- 80. Humerus, entepicondylar foramen** (0) present, (1) absent (Tedford et al. 2009)
- 81. Radius/tibia ratio** (0) less than 80 %, (1) 80-90 %, (2) more than 90 % (Tedford et al. 2009)

- 82. m1, anterior edge of paraconid** (0) nearly linear and vertical, (1) inclined posteriorly and may be curved (Tedford et al. 2009)
- 83. Anterior palatine foramina length** (0) short, posterior border lies at or anterior to posterior end of canine alveolus, (1) long, posterior border lies posterior to canine alveolus (Tedford et al. 2009)
- 84. log-encephalization quotient** (0) 0,436 - 0,16, (1) 0,155 - 0,004, (2) - 0,001 - - 0,183, (3) -0,201 - - 0,471 (Finarelli a Flynn 2007)
- 85. body size** (0) less than 20 kg, (1) more than 20 kg (Wang et al. 2008, Tedford et al. 2009)

LITERATURA POUŽITÁ V MATICI:

- Abbazzi L., Arca M., Tuveri C., Rook L. 2005.** The endemic canid *Cynotherium* (Mammalia, Carnivora) from the Pleistocène deposit of Monte Tuttavista (Nouro, eastern Sardinia). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 111 (3): 493-507.
- Berta A. 1984.** The Pleistocène bush dog *Speothos pacivorus* (Canidae) from the Lagoa Santa Caves, Brazil. *Journal of mammalogy* 65 (4): 549-559.
- Berta A. 1987.** Origin, Diversification, and Zoogeography of the South American Canidae. *Fieldiana: Zoology* No. 39: 455-471.
- Berta A. 1988.** Quaternary evolution and biogeography of the large South American Canidae (Mammalia: Carnivora). *University of California publications in geological science* 132: 1-148.
- Clutton-Brock J., Sorbet G.B., Hills M. 1976.** A review of the family Canidae, with a classification by numerical methods. *Bulletin of British Museum of Natural History* 29: 117-199.
- Finarelli J.A., Flynn J.J. 2007.** The evolution of encephalization in caniform carnivorans. *Evolution* 61: 1758-1772.
- Finarelli J.A. 2008.** Testing hypotheses of the evolution of encephalization in the Canidae (Carnivora, Mammalia). *Paleobiology* 34 (1): 35-45.
- Garrido G., Arribas A. 2008.** *Canis accitanus* nov. sp., a new small dog (Canidae, Carnivora, Mammalia) from the Fonelas P-1 Plio-Pleistocène site (Guadix basin, Granada, Spain). *Geobios* 41: 751-761.
- Hodnett J.M., Mead J.I., Baez A. 2009.** Dire wolf, *Canis dirus* (Mammalia, Carnivora, Canidae), from the late Pleistocène (Rancholabrean) of east-central Sonora, Mexico. *The Southwestern naturalist* 54 (1): 74-81.
- Johnston, C.J. 1938.** Preliminary report on the vertebrate on the vertebrate type locality of Cita Canyon, and the description of an ancestral coyote. *American Journal of Science* 31: 27-50.
- Kurten B., Anderson E. 1980.** Pleistocène mammals of North America. Columbia University Press, New York.
- Miller W.E., Carranza-Canstañeda O. 1998.** Late tertiary canids from central Mexico. *Journal of Paleontology* 72 (3): 546-556.

- Montoya P., Morales J., Abella J. 2009.** *Eucyon debonisi* n. sp., a new *Canidae* (Mammalia, Carnivora) from the latest Miocene of Venta del Moro (Valencia, Spain) *Geodiversitas* 31: 709-722.
- Perini F.A., Russo C.A., Schrago C.G. 2009.** The evolution of South America endemic canids: a history of rapid diversification and morphological parallelism. *Journal of evolutionary biology* 10: 1-12.
- Rook L. 1992.** *Canis monticinensis* sp. Nov., a new *Canidae* (Carnivora, Mammalia) from the late Messinian of Italy. *Bolettino della Societa Paleontologica Italiana* 31: 151-156.
- Van Valkenburgh B. 1991.** Iterative evolution fo hypercarnivory in canids (*Mammalia:Carnivora*): evolutionary interaction among sympatric predators. *Paleobiology* 17: 340-362.
- Tedford R. H., Zhanxiang Q. 1990.** A Pliocene species of *Vulpes* from Yushe, Shanxi. *Vertebrata Palasiatica* 28: 245-258.
- Tedford R. H., Zhanxiang Q. 1996.** A new canid genus from the Pliocene of Yushe, Shanxi province. *Vertebrate Palasiatica* 34: 27-40.
- Tedford R.H., Taylor B.E., Wang X. 1995.** Phylogeny of the Caninae (Carnivora: Canidae): the living taxa. *American museum novitates* 3146: 37 pp.
- Tedford R.H., Wang X., Taylor B.E. 2009.** Phylogenetic systematics of the North American fossil Caninae (Carnivora: Canidae). *Bulletin of th American museum of natural history* 325: 218 pp.
- Wang X., Tedford R.H. 1994.** Basicranial anatomy and phylogeny of primitive *Canids* and closely related *Miacids* (*Carnivora: Mammalia*). *American Museum Novitates* 3092: 1-34.
- Wang X. 1994.** Phylogenetic systematics of the Hesperocyoninae (Carnivora: Canidae). *Bulletin of the American museum of natural history* 221: 207 pp.
- Wang X., Tedford R.H., Antón M. 2008.** *Dogs. Their fossil relatives and evolutionary history.* Columbia University Press, New York. 219 pp.
- Zrzavý J., Řičánková V. 2004.** Phylogeny of recent *Canidae* (Mammalia, Carnivora) relative reliability and utility of morphological and molecular datasets. *Zoologica Skripta* 33:311-333.