

ANTROPOLOGIE

Evoluce stravy a hledání potravy u psů: Poznatky z archeologických nálezů psovitých šelem na Sibiři

Robert J. Losey^{1,2}*, Tatiana Nomokonova², Eric Guiry^{3,4}, Lacey S. Fleming⁵, Sandra J. Garvie-Lok¹, Andrea L. Waters-Rist⁶, Megan Bieraugle¹, Paul Szpak⁴, Olga P. Bachura⁷, Vladimir I. Bazaliiskii⁸, Natalia E. Berdnikova⁹, Natal'ia G. Diatchina¹⁰, Iaroslav V. Frolov¹¹, Vadim V. Gorbunov¹², Olga I. Goriunova⁹, Sergei P. Grushin¹², Andrei V. Gusev¹³, Larisa G. Iaroslavtseva¹⁴, Grigorii L. Ivanov¹⁵, Artur V. Kharinskii^{16,17}, Mikhail V. Konstantinov¹⁰, Pavel A. Kosintsev⁷, Evgenii V. Kovychev^{10,18}, Boris Lazin¹⁹, Iurii G. Nikitin²⁰, Dmitri V. Papin^{21,22}, Alexandr N. Popov¹⁹, Mikhail V. Sablin²³, Nikolai A. Savel'ev⁸, Arkady B. Savinetsky²⁴, Alexey A. Tishkin¹²

Copyright © 2022
Autoři, některá práva
vyhrazena; výhradní
držitel licence
American Association
for the Advancement
of Science. Bez nároku na
originál Vládní práce
USA. Šířeno pod
licencí Creative
Commons Uveďte
autora, nekomerční
licence 4.0 (CC BY-NC).

Výzkum evoluce sběru potravy a stravy psů se z velké části soustředil na mrchožroutství během jejich počátečního zdomácnění a na genetické adaptace na prostředí bohaté na škrob po nástupu zemědělství. Sibiřský archeologický záznam dokládá další kritické změny v potravě a stravě psů, které pravděpodobně charakterizují holocenní psy na celém světě. Rekonstrukce tělesné velikosti sibiřských psů ve středním holocénu ukazuje, že většina z nich byla mnohem menší než pleistocenní vlci. To přispělo k tomu, že psi měli tendenci vyhledávat odpadky, žít se malou kořistí a omezit společenské hledání potravy. Analýza stabilních izotopů uhlíku a dusíku sibiřských psů ukazuje, že jejich strava byla rozmanitější než strava pleistocenních vlků. To zahrnovalo obvyklou konzumaci mořské a sladkovodní potravy ve středním holocénu a závislost na potravě C₄ v pozdním holocénu. Krmení těmito potravinami a antropogenním odpadem zvýšilo expozici psů mikrobům, ovlivnilo jejich střevní mikrobiom a utvářelo dlouhodobou historii psi populace.

ÚVOD

Na Zemi žije přibližně 700 milionů psů, kteří žijí prakticky všude, kde se usadil člověk (1). Psi mají značný ekologický dopad, který z velké části souvisí s jejich stravovacími potřebami. V celosvětovém měřítku vyžaduje komerční krmivo pro domácí mazlíčky využití 40,7 až 57,6 milionu hektarů ročně, což je zhruba dvojnásobek rozlohy Spojeného království (2). Taková krmiva pro psy jsou v současnosti poměrně rozmanitá. I nejprodávanejší značky mají velmi variabilní obsah bílkovin, sacharidů a tuků pocházejících z rostlinných a živočišných zdrojů (2). Většina psů na světě není krmena komerčními krmivy, ale žije nejen jako volně se pohybující zvířata, která se živí antropogenním odpadem, ale také loví drobnou zvěř, loví hospodářská zvířata a mrchožrouty (3, 4). Stravovací zvyklosti moderních psů jsou velmi rozmanité a mají dlouhodobou historii spojenou s jejich domestikací a každodenním životem v prostředí ovládaném člověkem.

Domestikace psů začala v Eurasii již před ~40 000 lety, kdy se oddělili od dnes již vyhynulé linie (linií) šedých psů.

vlci (5-7). Výzkum historie stravy a potravy psů se zaměřil na dvě hlavní otázky. Zaprvé, nejčastěji citovaný model počáteční domestikace psů navrhuje, že stres tolerující nebo přátelští vlci se začali žít masitými zbytky lidských krmiv (8-10). To znamená, že raná historie domestikace psů byla charakterizována přechodem k mrchožroutství na místech, kde dominuje člověk. V současnosti však neznáme žádné přímé archeologické důkazy, které by tento model podporovaly. Za druhé, někteří psi si po vzniku zemědělství vyvinuli schopnost lépe trávit škroby (6, 9, 10). Tato adaptace se vyznačuje zvýšeným počtem kopií genu *AMY2B*, který kóduje pankreatickou amylázu, jež napomáhá trávení škrobu. Psi s vysokým počtem kopií genu *AMY2B* se poprvé objevili před ~7000 lety. Nízký počet kopií však přetrvával u některých prehistorických zemědělských a krmivářských komunit a u některých moderních psů (6).

Zatímco tyto změny v potravě psů byly pozoruhodné, u těchto zvířat došlo v průběhu života i k dalším kritickým adaptacím.

¹Department of Anthropology, University of Alberta, Tory Building 13-15 HM, Edmonton, AB T6G 2H4, Kanada. ²Department of Archaeology and Anthropology, University of Saskatchewan, 55 Campus Drive, Saskatoon, SK S7N 5B1, Kanada. ³School of Archaeology and Ancient History, University of Leicester, University Road, Leicester LE1 7RH, Velká Británie. ⁴Department of Anthropology, Trent University, 1600 West Bank Drive, Peterborough, ON K9L 0G2, Kanada. ⁵Tennessee Division of Archaeology, 216 Foster Avenue, Cole Building 3, Nashville, TN 37243, USA. ⁶Department of Anthropology, University of Western Ontario, 1151 Richmond St. N., London, ON N6A 5C2, Kanada. ⁷Paleoekologický laboratoř, Ústav ekologie rostlin a živočichů, Uralská divize Ruské akademie věd, 8 Marta Street #202, Jekatěrinburg 620144, Ruská federace. ⁸Laboratoř archeologie, etnologie, problematiky paleoekologie a evoluce člověka Historické fakulty Irkutské státní univerzity, ulice 5. armády 52, Irkutsk 664025, Ruská federace. ⁹Vědecké výzkumné centrum "Bajkalská oblast", Irkutská státní univerzita, ulice K. Marxe 1, Irkutsk 664003, Ruská federace. ¹⁰Zakavkazská státní univerzita, Alexandro-Zavodskaja ul. 30, Čita 672039, Ruská federace. ¹¹Muzeum archeologie a etnografie Altaje, Altajská státní univerzita, Dimitrova ul. 66, Barnaul 656049, Ruská federace. ¹²Department of Archaeology, Ethnography and Museology, Altai State University, Lenin Prospekt St. 61, Barnaul 656049, Ruská federace. ¹³Vědecké centrum arktických studií, Respublika St. 20, Salekhard, Jamalsko-něnecký autonomní okruh 629008, Ruská federace. ¹⁴Národní muzeum Burjatské republiky, Kuibyshev St. 29, Ulan-Ude 670000, Ruská federace. ¹⁵Irkutské muzeum regionálních studií, ulice K. Marxe 13, Irkutsk 664003, Ruská federace. ¹⁶Laboratoř archeologie, paleoekologie a subsistenčních strategií národů severní Asie, Irkutská národní výzkumná technická univerzita, Lermontovova ul. 83, Irkutsk 664074, Ruská federace. ¹⁷Historická fakulta, Irkutská státní univerzita, ulice K. Marxe 1, Irkutsk 664003, Ruská federace. ¹⁸Ústav mongolských, buddhistických a tibetských studií, Sibiřská pobočka, Ruská akademie věd, Sakhiyanovoi St. 6, Ulan-Ude 670047, Ruská federace. ¹⁹Muzeum vědy, Dálněvýchodní federální univerzita, Okeanskii Prospekt 37, Vladivostok 690091, Ruská federace. ²⁰Muzeum archeologie a etnografie, Ústav historie, archeologie a etnografie národů Dálného východu, Dálněvýchodní pobočka Ruské akademie věd, Puškinská ul. 89, Vladivostok 690091, Ruská federace. ²¹Barnaulská laboratoř archeologie a etnografie jižní Sibiře, Altajská státní univerzita, Dmitrova ul. 66, Barnaul 656049, Ruská federace. ²²Ústav archeologie a etnografie, Sibiřská pobočka Ruské akademie věd, 17, Acad. Lavretiev Avenue, Novosibirsk 630090, Ruská federace. ²³Zoologický ústav Ruské akademie věd, Universitetskaja nab. 1, Petrohrad 199034, Ruská federace. ²⁴Ústav ekologie a evoluce A. N. Severtcova, Ruská

akademie věd, Leninský prospekt 33, Moskva 119071, Ruská federace.

*Odpovídající autor. E-mail: robert.losey@ualberta.ca

jejich domestikace. Na základě archeologických nálezů ze Sibíře zde popisujeme tři málo diskutované, ale důležité problémy s výživou a potravou, kterým byli psi vystaveni. Za prvé, v raném až středním holocénu bylo mnoho psů výrazně menších než vlci. To pravděpodobně přispělo k tomu, že se psi začali více spoléhat na kořist malých těl a na mrchožrouty a že se snížila míra vnitrodruhového sociálního lovu. Obě tyto formy chování jsou u moderních psů běžně rozšířené. Za druhé, i v kontextu holocenních lidských sběračských komunit na Sibíři prošla strava psů značnou diverzifikací, protože způsoby obživy těchto komunit se stávaly lokálně specializovanějšími. Zatřetí, psi po celou dobu své domestikace jedli antropogenní odpad, čímž se zvýšila jejich expozice novým patogenům a parazitům. To ovlivnilo jejich střevní mikrobiom, celkový zdravotní stav a dokonce i chování. Rozpoznání těchto zákonitostí poskytuje stále komplexnější obraz dlouhodobých vztahů psů s lidmi a nik, které si vytvořili.

VÝSLEDKY A DISKUSE

Velikost těla, velikost kořisti a společenský lov

Během druhé poloviny pleistocénu obývali šedí vlci velkou část Eurasie, ale znalosti o jejich variabilitě jsou neúplné a nejednotné (11-13). Většina kosterních pozůstatků vlků z tohoto období pochází z Evropy a Beringie (Jakutsko, Čukotka, Aljaška a Yukon), zatímco těch z nižších zeměpisných šířek je málo. Která konkrétní populace vlků z pleistocénu dala vzniknout moderním psům, není jasné, ale geo- nomický výzkum naznačuje, že potenciálně obývali Sibíř (7). Odhady tělesné hmotnosti vlků šedých z druhé poloviny pleistocénu ukazují, že šlo o relativně velké jedince, přičemž téměř všichni dospělí jedinci měli více než 30 kg (tab. 1). Z tohoto období jsou nám známi pouze dva jedinci s odhadovanou tělesnou hmotností pod tímto rozmezím a u obou se tvrdí, že se jedná o rané domětské psy (14, 15). Pleistocenní vlci z jižněji položených oblastí Asie mohli být menší než evropští a beringští vlci.

skupiny, ale pravděpodobně se stále jednalo o poměrně těžká zvířata. Variabilita tělesné hmotnosti u moderních asijských šedých vlků to do jisté míry potvrzuje. Dospělí moderní vlci obývající jižní lesostepi, tajgu a arktickou tundru na Sibíři váží v průměru více než 31 kg (16). Naopak nejlehčí dochovaní vlci v pevninské Asii se vyskytují v Indii, kde mají průměrnou tělesnou hmotnost ~25 kg (17).

Pochopení variability tělesné hmotnosti psovitých šelem v minulosti je užitečné, protože tento biometrický údaj je důležitým prediktorem preference kořisti a lovu u současných masožravců. I když existují výjimky, menší druhy šelem, konkrétně ty s hmotností pod 21,5 kg, se většinou živí kořistí alespoň o 45 % lehčí, než jsou samy (18). Ty s tělesnou hmotností nad 21,5 kg obvykle preferují kořist o 45 % nebo větší, než je jejich vlastní tělesná hmotnost. Udržení většího těla prostřednictvím obvyklé predace výrazně menší faunou je obtížné kvůli časovým a energetickým omezením. Energie, která se vrátí za jeden úspěšný lov, je relativně malá ve srovnání s energií, kterou poskytuje mnohem větší kořist (18). Samotná velikost těla samozřejmě neurčuje preference kořisti a ob- sahy založené na chování přežívajících masožravců by měly zohledňovat nejen zkraslení vnesená lidskou činností, ale také otázky spojené s konkurencí a diachronními změnami v potravě. Na rozdíl od kočkovitých šelem nemají psovité šelmy chápavé přední končetiny, a proto je k ulovení kořisti větší, než jsou samy, často nutný sociální lov.

(19). Predace mnohem menších živočichů může u psovitých šelem zmírnit potřebu této sociální predace, protože takovou kořist může efektivně zabít a přepravit jediné zvíře. Spoléhání se na menší kořist však často vyžaduje vyšší míru příjmu potravy a u mnoha žijících masožravců koreluje také s širším jídelníčkem zaměřeným na kombinaci kořisti z obratlovců a bezobratlých a v některých případech i na všežravost (18).

Zmenšování velikosti je charakteristické pro mnoho živočichů v domestikaci, ale o selektivních silách, které jsou za tyto změny zodpovědné, se vedou diskuse (20, 21). Některé z těchto změn velikosti pravděpodobně způsobuje lidský záměr, ale jistě se na nich podílí i soubor neúmyslných činností a faktorů, které se na člověku nepodílejí. Na Sibíři nejsou žádné pozůstatky pleistocenních psovitých šelem obecně přijímány jako psi, ale psi jsou dobře zdokumentováni

Tabulka 1. Odhady tělesné hmotnosti euroasijských pleistocenních vlků a předpokládaných raných psů a holocenních psů ze Sibíře a západní Evropy.

S výjimkou západoevropských holocenních psů představují hodnoty *n* samostatné jedince. Soubor údajů o holocenních evropských psech (27) je uspořádán podle prvků, nikoliv podle jedinců, což znamená, že jednotliví jedinci jsou v tabulce potenciálně zastoupeni vícekrát.

Umístění	Věkové rozmezí	Skupina	<i>n</i>	Průměr (kg)	SD	Zdroj:
Británie	MIS 3, 5a, 7	<i>Canis lupus</i>	48	36.8	1.60	(71)
Grotta Mora Cavorso, Itálie	MIS 3	<i>C. lupus</i>	7	36.9	-	(72)
Aven de l'Arquet, Francie	Konec MIS 3	<i>C. lupus</i>	9	31.8	-	(73)
Jeskyně Jaurens, Francie	~32 630 až 29 300	<i>C. lupus</i>	2	39.4	-	(73)
Jeskyně Malldidier, Francie	Aurignacián a gravettien	<i>C. lupus</i>	2	36.7	-	(73)
Igüe du Gral, Francie	~42 400 až 10 440	<i>C. lupus</i>	7	36.2	-	(73)
Různé evropské	Pozdní pleistocén	<i>C. lupus</i>	14	41.6	4.35	(69)
Předmostí, Česká republika	Pozdní pleistocén	<i>C. lupus</i> /raní psi?	25	36.6	6.05	(69)
Různé evropské a sibiřské	Pozdní pleistocén	<i>C. lupus</i>	10	37.9	4.67	(14)
Aljaška, USA	Pozdní pleistocén	<i>C. lupus</i>	34	38.2	8.90	(68), tato studie
Ulakhan Sular, Jakutsko, Rusko	Pozdní pleistocén	<i>C. lupus</i> / raný pes?	1	21.8	-	(14)

Jeskyně Razboinčja, Altaj, Rusko	Pozdní pleistocén	<i>C. lupus</i> / raný pes?	1	26.0	-	(14, 15)
Různé sibiřské	Holocén	Psi	199	16.4	4.64	(26)
Různé západoevropské	Holocén	Psi	356	12.9	5.12	(27), tato studie

v sibiřském pasteveckém prostředí na počátku holocénu (před ~9000 lety) a v pozdním holocénu (před ~3000 lety) jsou rozšířeny v jihosibiřských pasteveckých a zemědělských společnostech (6, 22-25). Zkoumání kosterních pozůstatků 199 psů z 28 sibiřských archeologických nalezišť ukazuje postupný pokles tělesné hmotnosti v průběhu holocénu, přičemž celkový průměr činí pouze $16,4 \pm 4,64$ kg (tab. 1) (26). Pouze 23 ze 199 psů (11,6 %) mělo tělesnou hmotnost vyšší než 21,5 kg. Psi pod navrhovanou hranicí tělesné hmotnosti 21,5 kg se na Sibiři objevují krátce po 8000 kalibrovaných letech před současností. Holocenní redukce velikosti psů není omezena pouze na Sibiř. Například měření dlouhých kostí psů z lokalit pozdního mezolitu až mladší doby bronzové v severozápadní a střední Evropě (27), pocházející z 29 lokalit, poskytlo průměrný odhad tělesné hmotnosti $12,85 \pm 5,12$ kg (tab. 1 a údaje S3). V tomto evropském vzorku pouze 18 (11,5 %) z 356 rozměrů kosterních prvků generovalo odhady tělesné hmotnosti nad hranicí 21,5 kg. V částech západní části Severní Ameriky jsou tělesné hmotnosti psů větší než v sibiřských a evropských vzorcích, ale průměrné odhady tělesné hmotnosti mají stále tendenci být nižší než 21,5 kg (28). Stručně řečeno, většina holocenních populací psů se musela přizpůsobit mnohem menšímu tělu, než měli jejich pleistocenní předchůdci a holocenní vlci.

S jejich menší velikostí souvisí i to, že holocenní psi měli pravděpodobně menší tlamu a menší sílu skusu než vlci, což ztěžovalo chytání a zpracování větší kořisti a větších kusů potravy (26). Velikost těla je také pozitivně korelována s velikostí potravního areálu u současných masožravců (ale nemusí ho nutně určovat), z čehož lze usuzovat, že většina holocenních psů, zejména těch, kteří žili jako volně se pohybující zvířata, měla ve srovnání s vlky zmenšený areál (26). Takové změny jistě vyžadovaly posuny ve způsobu výživy psů - jejich schopnosti se v průměru značně lišily od jejich pleistocenních příbuzných. To pravděpodobně přispělo k tomu, že psi byli v průběhu času potravně závislejší na lidech a místech, kde dominoval člověk. Psi na většině lokalit, Austrálie je pravděpodobně důležitou výjimkou, se v reakci na tento rychlý pokles tělesné velikosti pravděpodobně nemohli snadno přeorientovat na plné zaměření na drobnou kořist. Dlouhodobě jim v boji o tuto kořist konkurovaly různé jiné malé šelmy, včetně jiných psovitých šelem, jako jsou lišky, kojoti, šakali a dhoulové. U psů se zachování potravních zvyklostí jejich pleistocenních vlčích předků rovněž nezdá pravděpodobné. Ve velké části Eurasie a Severní Ameriky holocenní vlci nadále nabízeli konkurenci pro kořist větších těl a většina z nich měla velikostní a silové výhody oproti svým menším psím příbuzným. Psi však měli nově se objevující adaptaci, sociální schopnost úspěšného soužití s lidmi, která jim umožnila využívat místa ovládaná člověkem. Dlouhodobě se ukázalo, že tytéž niky jsou pro většinu ostatních masožravců do značné míry nepřátelské, výjimkou byla kočka domácí, která si vyvinula podobné sociální schopnosti, aby mohla žít mezi lidmi. To znamená, že výskyt jiných masožravců v nikách, kde dominuje člověk, byl omezený. Hlavními konkurenty psů domácích na většině lokalit byli jiní psi, což možná přispělo k tomu, že spolupráce při shánění potravy se s rozvojem jejich domestikace stala méně častou.

Tento složitý proces pravděpodobně začal v pleistocénu, kdy počáteční selekční síly domestikace začaly umožňovat přetrvávání menších tělesných rozměrů (21). V té době byla lidská obživa založena na shánění potravy a mobilita byla relativně vysoká. V holocénu se potravní niky ovládané člověkem zvětšily co do

hojnosti, rozsahu a typu, a to i mezi potravními společnostmi, které poskytovaly psům větší množství a druhy dostupné potravy, ať už jako záměrně poskytovanou potravu, nebo jako zbytky z lidských jídel.

Tento proces se dále rozšířil a urychlil s příchodem výroby potravin. Holocenní psi se tak potenciálně ocitli ve zpětné vazbě, kdy domestikace přispěla nejen k celkovému zmenšení průměrné tělesné velikosti psa, ale také k rozšíření a diverzifikaci potravních ník, které takovou velikost těla upřednostňovaly. Psi se postupně méně spoléhali na vnitrodruhovou potravu, protože potrava, ke které se dostávali, byla stále častěji tvořena zbytky a příděly. Jednotliví psi mohli tyto potraviny úspěšně získávat a ostatní psi jim byli pouze konkurencí. Většina dnešních psů na světě jsou volně žijící zvířata, která dobře odpovídají tomuto vzorci a živí se převážně antropogenním odpadem a predací drobných živočichů, s nízkou závislostí na vnitrodruhovém sociálním lovu (1). Tento způsob získávání potravy byl posílen globální urbanizací, ale jeho kořeny lze pravděpodobně vysledovat zpět přes ho-locén až k raným společnostem produkujícím potravu.

Vznik diverzifikace stravy

Lidská obživa na Sibiři se během ho-locénu i jinde diverzifikovala, což přispělo k novým stravovacím adaptacím psů. Například v okolí Bajkalu jsou nejméně před 8000 lety dobře doloženy říční a jezerní skupiny, které se adaptovaly na potravu.

(29). Před více než 6000 lety se v jižním Přímoří objevuje mořská subsistenční ekonomika (30). Pasterectví se objevuje na jihozápadní Sibiři před ~4000 lety, s jasnými známkami konzumace prosa před 3400 lety (31). V Přímoří na pobřeží Tichého oceánu se pěstovalo proso před ~5500 lety a koně, skot a ovce se v Přímoří na pobřeží Tichého oceánu vyskytovaly před ~3000 lety (32). Chov sobů se objevoval přinejmenším na severozápadní Sibiři do roku před ~2200 lety (33).

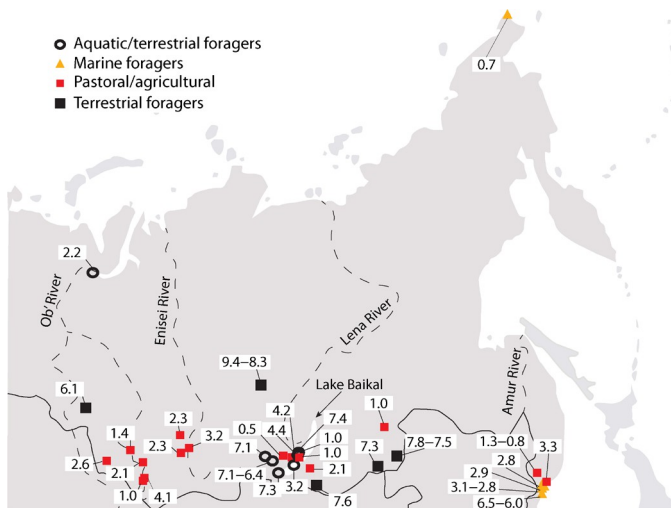
Stabilní izotopové složení uhlíku ($^{6^{13}}\text{C}$) a dusíku ($^{6^{15}}\text{N}$) v kostním kolagenu se široce používá jako ukazatel pro zkoumání stravovacích zvyklostí lidí a zvířat v minulosti. Obecně $^{6^{13}}\text{C}$ odráží relativní podíl uhlíku v potravě ze suchozemských a/nebo vodních zdrojů. Například mořské zdroje uhlíku mají vyšší hodnoty $^{6^{13}}\text{C}$ než zdroje suchozemské mírného pásma (34) a C_4 plodiny jako kukuřice a proso mají vyšší hodnoty než C_3 plodiny jako pšenice a rýže (35). Složení izotopů dusíku ($^{6^{15}}\text{N}$) je ukazatelem trofické úrovně a zdroje bílkovin v potravě (36). Například delší potravní řetězce ve sladkovodním a mořském prostředí mají za následek vyšší hodnoty $^{6^{15}}\text{N}$ než v suchozemském prostředí (37). Interpretace těchto stravovacích vzorců vyžaduje zohlednění potenciálních vodních a suchozemských izotopových výchozích změn, které vznikají v důsledku přírodních a lidských vlivů na cykly uhlíku a dusíku v místním a regionálním měřítku (38, 39). Rychlost obratu v kostním kolagenu se liší nejen podle kosterních prvků, ale také podle faktorů, jako je biologický věk a úroveň aktivity (40). Obecně platí, že stabilní složení izotopů uhlíku a dusíku v kostním kolagenu psovitých šelem odráží stravu v průměru několik let před smrtí. Složení stabilních izotopů psů často odpovídá složení lidských komunit, které obývají, i když ne dokonale (41).

Srovnání hodnot stabilních izotopů vlků a psů odhaluje významnou diverzifikaci a lokalizaci potravy holocenních psů. Složení stabilních izotopů uhlíku a dusíku bylo sestaveno pro 138 pleistocenních psovitých šelem (obr. 1 a 2A a data S1). Do skupiny je zařazeno pět domnělých raných psů. U tohoto souboru dat se hodnoty $^{6^{13}}\text{C}$ pohybují v rozmezí od

-21,1 až -17,8 promile (‰), s průměrem $-19,4 \pm 0,6$ ‰, a $^{6^{15}}\text{N}$ se pohybují v rozmezí +4,7 až +13,3 ‰, s průměrem $+8,5 \pm 1,8$ ‰ (obr.

Losey et al., *Sci. Adv.* **8**, eabo6493 (2022) 22. července 2022

2A). Interpretace těchto údajů naznačuje, že pleistocenní vlci a domnělí raní psi měli potravní ohniska na různých kombinacích



Obr. 1. Mapa archeologických nalezišť na Sibiři ($n = 36$) s údaji o složení stabilních izotopů uhlíku (^{13}C) a dusíku (^{15}N) v kostech holocenních psů a vlků. Barevné symboly označují typy lidského subsistenčního hospodářství doložené na lokalitách. Čísla uvedená u každé lokality představují kalibrované stáří pozůstatků psovitých šelm v tisících let před současností.

sladkovodní potraviny, nejspíše ryby (23, 50). Psi z prostředí suchozemských sběračů, kterých je málo, mají izotopové složení poněkud překrývající se

megaherbivory a kopytníky, s určitou časovou a geografickou variabilitou - byli to generalisté (42-47). Známe pouze jednoho pleistocenního psovitého šelmu, u něhož se předpokládá, že měl v potravě významnou vodní složku, a to vlka z jihozápadní Francie, který konzumoval některé mořské zdroje (48). Velmi podobně jako moderní vlci (49) se pleistocenní vlci živili přednostně suchozemskou kořistí s velkými těly, což se vzhledem k jejich větším tělesným rozměrům dalo očekávat.

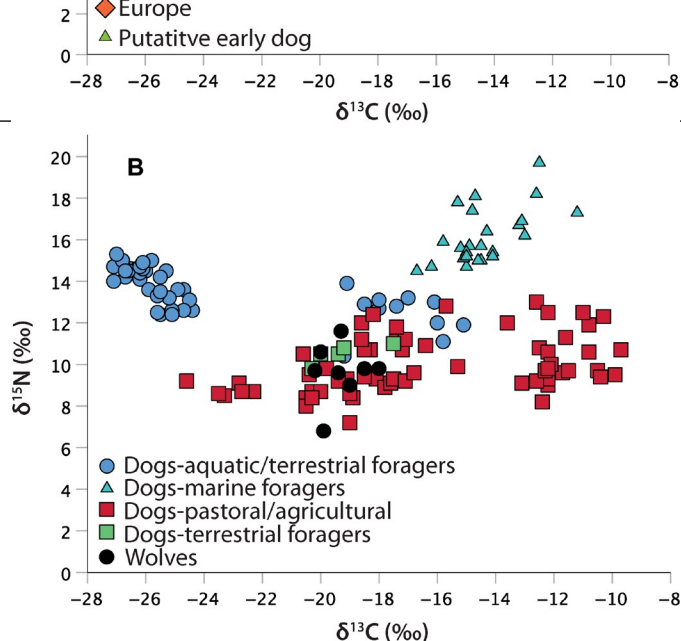
Stabilní izotopové složení je k dispozici pro 143 psů a 8 vlků z 35 holocenních sibiřských archeologických lokalit, většinou ze stejných lokalit, kde byli analyzováni psi na velikost těla (obr. 1 a 2B a údaje S2). Tyto psovité šelmy pocházejí z období před ~9000 až 500 lety. Společnosti lidí, kterých se tyto psi účastnili, zahrnovala suchozemské sběrače, vodní (jezerní a říční) a suchozemské sběrače, mořské pobřežní sběrače a pastevecké zemědělce. Osm vlků mělo

^{13}C v rozmezí od -20,2 do -18,0 ‰, s průměrem $-19,3 \pm 0,8$ ‰, a ^{15}N v rozmezí od +6,8 do +11,6 ‰, s průměrem $+9,6 \pm 1,4$ ‰ (obr. 2B). Průměrné hodnoty pro holocenní vlky jsou podobné hodnotám z pleistocénu, ale s mírně vyšší průměrnou hodnotou ^{15}N . Izotopové složení těchto psů je mnohem variabilnější než izotopové složení obou souborů vlků, přičemž hodnoty ^{13}C se pohybují v rozpětí

od -27,1 do -9,7 ‰, s průměrem $-18,3 \pm 5,1$ ‰, a ^{15}N

od +7,2 do +19,7 ‰, s průměrem $+12,3 \pm 2,7$ ‰. Psi z prostředí pobřežních sběračů mají tendenci mít vysoké hodnoty ^{13}C a ^{15}N , což odpovídá závislosti stravy na mořské potravě (obr. 2B). Patří k nim čtyři jedinci z lokality Boisman II v Přímoří datované do doby před ~6000 lety (30). Jedinci z vodních a suchozemských

sběrači se shlukují do dvou skupin, z nichž jedna spadá mezi psy sběrače a vlky. Tito jedinci měli pravděpodobně v potravě značný podíl sladkovodních bílkovin a patří k nim několik exemplářů datovaných do doby před 7400 až 6300 lety, všechny z oblasti jezera Bajkal (22). Druhý shluk má vysoké hodnoty ^{15}N a nízké ^{13}C a tvoří ho psi z lokality staré ~2200 let na dolním toku řeky Ob', kde byla strava rovněž vyhodnocena jako bohatá na



Obr. 2. Stabilní izotopové složení uhlíku ($\delta^{13}\text{C}$) a dusíku ($\delta^{15}\text{N}$) u eurasijských pleistocenních vlků a sibiřských holocenních vlků a psů. Údaje o stabilních izotopech, název a stáří lokality a její souřadnice jsou uvedeny v údajích S1 a S2. (A) Údaje o složení stabilních izotopů pleistocenních vlků podle regionů. Beringský a sibiřský soubor dat ($n = 66$) zahrnuje dva domnělé rané psy. Evropský datový soubor ($n = 72$) obsahuje tři domnělé rané psy. (B) Holocenní data o složení stabilních izotopů sibiřských psů a vlků. Vzorek obsahuje izotopové hodnoty pro 144 psů a 8 vlků. Barevné symboly označují typy lidské subsistenční ekonomiky doložené na lokalitách.

holocenních vlků, což naznačuje, že jejich strava se skládá převážně ze suchozemských bílkovin. Konečně, izotopové složení psů ze zemědělského a pasteveckého prostředí je velmi rozmanité, což pravděpodobně odráží rozmanitost lidské stravy v těchto společnostech. V rámci této skupiny subsistenčních ekonomik je shluk psů s vysokými hodnotami $\delta^{13}\text{C}$ (nad -14‰), všechny z lokalit Čerepacha 13 a Černiatino II v Přímoří, obě interpretované jako s C_4 složkou v dietě, nejspíše prosa; nejstarší pochází z doby před ~ 3360 lety (51, 52). Srovnání pleistocenních hodnot izotopů vlka a holocenních hodnot izotopů sibiřského psa nutně zahrnuje srovnání různých regionů a ekologí. Tomu se nelze vyhnout vzhledem k tomu, že pleistocenních vlků je na Sibiři mimo Beringii málo ($n = 4$) a obecně přijímaní pleistocenní psi jsou všude vzácní. Izotopové

zde prezentované údaje naznačují, že se sibiřští psi adaptovali na nové dietní niky, včetně potravních společenstev, již před 7400 lety s příchodem sladkovodních zdrojů potravy. Důkazy o stravě založené na mořských zdrojích se objevují o ~1400 let později. Taková strava z vodních zdrojů není pro pleistocenní vlky v Eurasii typická a i moderní vlci, kteří se sezónně živí mořskými a sladkovodními re-zienty, zůstávají závislí na kopytnících (53). Dále naše údaje o stabilních izotopech holocenních vlků, které pocházejí z různých oblastí Sibíře, nejen z Beringie, rovněž nenaznačují dlouhodobou konzumaci vodní potravy vlky. To je očekávatelné vzhledem k tomu, že sladkovodní a mořské vodní plochy na Sibíři jsou po většinu roku zamrzlé. Psi a vlci by v tak chladných obdobích neměli přístup k většině vodních zdrojů potravy. Izotopové údaje prokazující obvyklou konzumaci vodní potravy na Sibíři naznačují, že lidé psy touto potravou krmili, nebo že psi alespoň běžně vyhledávali zbytky vodní potravy snědené lidmi. To znamená, že určitá míra závislosti na výživě lidí existovala nejméně před 7400 lety, a to v několika oblastech Sibíře dlouho před příchodem výroby potravin.

Přizpůsobení se této vodní potravě mělo dlouhodobé důsledky a potravní prostředí hrálo významnou roli při utváření velikosti psí populace a role psů ve společnosti. Například mimo pastevecké a zemědělské oblasti na jižní Sibíři byli psi historicky nejhojnější tam, kde byly snadno dostupné sladkovodní ryby a mořská potrava (54). V těchto oblastech byli psi často také dominantními zvířaty, která se podílela na tažení saní. Tyto vodní zdroje bylo často možné efektivně získávat a využívat jako potravu psů, zejména ve srovnání s občasným úspěchem dosahovaným při lovu kopytníků. V oblastech Sibíře, kde byla taková potrava omezená, byly populace psů nižší a dominantním zvířetem v dopravě byli často domácí sobi, nikoli psi (54). Pokud se takové vzorce udržely po celou dobu holocénu, pak se zdá, že psí spřežení se nejspíše stalo běžným a udržitelným v prostředí, kde již byla lidská obživa zaměřena na vodní živočichy, nikoliv mezi společnostmi, kde byli primární kořisti suchozemští savci. Ještě větší dlouhodobý vliv měla pravděpodobně produkce potravy, která psům nejen zpřístupňovala auto-bohydráty. Více kalorií bylo trvale k dispozici, pravděpodobně ve formě lidského potravinového odpadu, což znamenalo, že bylo možné ekonomicky uspokojit větší počet psů. Psi ze společností produkujících potravu se pravděpodobně stali natolik početnými, že nakonec vytlačili psy z většiny potravních společností, i když k určité introgresi zjevně také došlo (6). K tomu mohlo dojít prostřednictvím kolonizace oblastí obývaných sběrači potravy lidskými psy, dlouhodobým nekontrolovatelným rozptylem psů do těchto oblastí nebo dokonce trvalým obchodem se psy mezi společnostmi. Nedávná genomická studie jasně identifikuje rostoucí evropský nebo blízkovýchodní původ u sibiřských psů za posledních 2000 let, a to dokonce i u některých arktických psů na severozápadě Sibíře (25).

Konzumace antropogenního odpadu a lidských výkalů

Krmení na místech, kde převažuje člověk, představuje pro psy také značný dietní problém. V dřívějších malých společnostech byla zařízení omezující pohyb psů pravděpodobně omezená, což naznačuje, že většina psů se mohla pohybovat volně, jako je tomu dnes u ~75 % psů na světě.

(1). Volně se pohybující psi získávají potravu většinou konzumací antropogenního odpadu, často v podobě zkažené a vyhozené lidské potravy a nespotřebovaných částí poražených hospodářských zvířat (3, 55, 56). Kromě toho v mnoha komunitách v minulosti pravděpodobně chyběly latríny. V moderním prostředí, kde latríny Losey *et al.*, *Sci. Adv.* **8**, eabo6493 (2022) 22. července 2022

chybí, jsou lidské výkaly běžně požírány volně pobíhajícími psy (3, 55). Většinu moderních psů lze pravděpodobně přesněji zařadit spíše mezi mrchožrouty než predátory.

Závislost stravy na antropogenním odpadu má pro psy důležité důsledky. Zaprvé je tento odpad často malý a nepohyblivý (3, 56). Jak již bylo uvedeno dříve, krmení takovými předměty nevyžadovalo tak velké shánění potravy a malé tělesné rozměry mnoha holocenních psů byly dobře uzpůsobeny k využívání malých balíčků potravy. Za druhé, takové zdroje se v širší holocenní krajině stávaly hojnějšími a koncentrovanějšími, což poskytovalo prostředí, kde bylo stále více možné spoléhat se na nesociální získávání potravy. Holocenní potravní druhy byly často usedlejší než jejich pleistocenní předchůdci, zejména tam, kde se zaměřovaly na prostorově a časově omezené zdroje, jako jsou například výběhy ryb a koncentrace mořských savců. Jak již bylo zmíněno, opakované využívání takových zdrojů se na Sibiři objevuje již na počátku středního holocénu, kdy jsou psi dobře doloženi v Arktidě, pobřežním Přímoří a v okolí jezera Bajkal (22, 24, 57). Pozdější pastevecké a zemědělské společnosti byly na Sibiři i jinde většího rozsahu, což mohlo vést k produkci ještě většího množství odpadu. Zatřetí, krmení antropogenním odpadem umožňovalo snadný přenos mikrobů z lidí a jejich potravy na psy, což je vystavovalo rostoucím zdravotním problémům a mikrobiálním alteracím. Studie moderních venkovských a městských kojetů ilustruje tyto problémy (58). Městští kojeti konzumují více potravinového odpadu bohatého na sacharidy, mají nižší zásoby tělesného tuku, vykazují větší stres imunitního systému a častěji jsou nositeli zoonotického parazita *Echinococcus multilocularis* (58). Dále je jejich střevní mikrobiom rozmanitější a má zvýšený výskyt bakterií mléčného kvašení, což je adaptace na zvýšenou konzumaci sacharidů. Tyto změny ve střevních mikrobiomech psů jsou spojovány s agresivitou a zdravotními problémy (59, 60). Nejedná se pouze o moderní jevy. Podobné adaptace mikrobiomu psů byly nedávno zdokumentovány na zemědělském sídlišti z doby bronzové v Itálii (61). Tito psi neměli zvýšený počet kopií genu AMY2B, ale jejich střevní mikrobiom metagenomy vykazují adaptaci na stravu bohatou na sacharidy. Takovými adaptacemi se pravděpodobně vyznačovali i někteří starověcí sibiřští psi, zejména se vznikem zemědělství v pozdním holocénu, které poskytovalo větší přístup k sacharidům než krmení. Nejlepšími kandidáty na takové adaptace jsou v našem souboru dat primorští psi s vysokým podílem

^{13}C hodnoty odpovídající příjmu prosa. Nicméně vzhledem k tomu, že se strava psů v raných společnostech hledajících potravu na Sibiři diverzifikovala a zahrnovala určitou míru závislosti na člověku, ke změnám střevního mikrobiomu pravděpodobně docházelo po celý holocén všude, kde byli psi přítomni, a možná i v pleistocénu jako součást jejich rané domestikace.

Důkazy o parazitárních infekcích u psů v důsledku jejich interakcí s lidmi jsou patrné i v hluboké minulosti, včetně Sibiře. Například mnozí lidé pozdního holocénu na severozápadní Sibiři se nakazili *Opisthorchis felinus* (motolice kočičí) a *Diphylobothrium* sp. (tasemnice) konzumací tepelně neupravených ryb (62). Koprolity psů obsahující velké množství vajíček *O. felinus* byly nalezeny na Iarte VI, ~900 let starém nalezišti sběračů v téže oblasti

(63). Jižněji se na ruských nalezištích ze 17. a 18. století našly koprolity psů s *O. felinus* a *Diphybothrium* sp. (63). Nejstarší takové parazitární infekce u euroasijských psů se objevují před ~9000 až 7000 lety na lokalitě Zamostie II u Moskvy (64). Všichni tito psi se pravděpodobně nakazili krmením rybami nebo mrchožrouty na jejich odhozených zbytcích. Na jihozápadní

Sibiři byly nalezeny koprolity psů na lokalitě

~2400 let stará pastevecká lokalita Marai I obsahovala vajíčka *Opisthorchis* sp. a larvy *Strongyloides papillosus* a *Strongyloides westeri*, což jsou druhy nitěnek (65). Těmito parazity se psi pravděpodobně nakazili prostřednictvím konzumace kůže a vnitřností kopytníků,

pravděpodobně skot a koně (65, 66). Vlci mohou být infikováni mnoha stejnými parazity (66), ale daleko lepší přístup psů k rybám a hospodářským zvířatům zvýšil jejich expozici parazitům již před tisíciletími.

I když schopnost žít se antropogenní potravou psům z dlouhodobého hlediska prospěla a umožnila jim stát se nejrozšířenějšími masožravými savci na Zemi, představovala tato nika také určité nebezpečí. Zvýšená expozice některým mikrobům způsobená obyváním této niky pravděpodobně zpočátku zvýšila úmrtnost psů, což do jisté míry omezilo růst populace. Rozsah tohoto dopadu je z velké části neznámý, částečně kvůli nedostatku výzkumů starověkých mikrobů a trendů ve velikosti psí populace. V průběhu času si některé populace psů jistě vyvinuly určitou úroveň odolnosti vůči těmto mikrobům. Když se tyto populace rozptýlily do nových oblastí, mohly být nově vzniklé populace psů negativně ovlivněny. Nejlepším příkladem může být evropská kolonizace Ameriky, ale tuto skutečnost je třeba ještě nějakým způsobem ověřit. Psi se časem samozřejmě také stali přenašeči mikrobů na člověka a volně žijící zvířata, což ovlivnilo jejich evoluci. Krmení v lidské nice představovalo pro psy další hrozby, z nichž asi nejzřetelnější bylo lidské násilí. Dále rostoucí závislost na lidech a jejich nikách způsobila, že psi byli náchylní k výraznému poklesu lidské populace v důsledku vzájemně souvisejících vlivů pandemií, kolonizace a válek. Jejich dlouhodobý osud byl stále více spjat s osudem lidí, ať už v dobrém či zlém.

Závěrem lze říci, že naše výsledky a přehled sibiřské archeologické literatury naznačují, že psi v této oblasti prošli od doby, kdy se oddělili od vlků, několika dosud málo diskutovanými potravními a stravovacími změnami, které pravděpodobně charakterizují holocenní psy na většině území světa. Tyto přechody zahrnují snížení společenského lovu a větší závislost na menších potravních balíčcích, diverzifikaci stravy, která zahrnuje vodní zdroje a antropogenní odpad, a zvýšenou expozici vybraným mikrobům, které se objevují při krmení v místech, kde dominuje člověk. Některé z těchto přechodů a adaptací pomohly populacím psů zvýšit se a rozvinout do role lovců, pastevců a tahounů saní, kterou jsou historicky známi na Sibiři i jinde. Jiné byly pro dlouhodobý stav a velikost populace škodlivé. Poznání těchto přechodů poskytuje nové směry výzkumu rané adaptace střevního mikrobiomu psů, zejména v pasteveckých společnostech, a také šíření a dopady zoonóz na zdraví člověka a psovitých šelem. Dále tyto přechody ovlivnily také životní historii psů a některé z nich by měly být patrné v kosterních pozůstatcích psů, pokud se bude věnovat větší pozornost znakům, jako je opotřebení zubů a patologické a traumatické léze. Diachronní trendy v tělesné velikosti psů jsou ve většině oblastí světa nedostatečně zdokumentovány a budoucí studie by mohly snadno posoudit, zda trendy zdokumentované na rozsáhlém území Sibíře jsou přítomny i jinde. Dále tato studie demonstruje nutnost další analýzy hodnot stabilních izotopů psů pro lepší pochopení životní historie a evoluce psů. Celkově lze říci, že psi se vyvíjeli a nadále vyvíjejí v rychle se měnících lidských nikách a náš výzkum poukazuje na několik důležitých způsobů, jakými byl jejich život a dlouhodobá historie utvářena soužitím s člověkem.

MATERIÁLY A METODY

Tělesná hmotnost pleistocenních a holocenních psovitých šelem byla odhadnuta několika způsoby. U sibiřských psů (tabulka 1 a údaje S2) (26) byly tělesné hmotnosti vypočteny na základě Losey *et al.*, *Sci. Adv.* **8**, eabo6493 (2022) 22. července 2022

do regresních vzorců (67, 68). Tyto regresní vzorce byly sestaveny na základě moderních psů ($n = 36$ pro lebku a dolní čelist a 47 pro postkranialní prvky) se známou tělesnou hmotností v době smrti; vzorce pro odhad tělesné velikosti vlků byly sestaveny na základě severoamerických šedých vlků ($n = 108$ pro lebku a dolní čelist; $n = 40$ pro postkranialní prvky). Kromě toho byly údaje o lebkách a mandibulách psů a vlků zkombinovány a vytvořena třetí sada regresních rovnic pro výpočet tělesné hmotnosti velkých psovitých šelem s nejasným taxonomickým statutem (67). Pro použití těchto rovnic se například délka psí lebky měří v milimetrech pomocí rozpěrného nebo posuvného měřítka, v našem případě od akrokrania po prosthion. Pro tento konkrétní rozměr psí lebky se zadá hodnota

v následujícím vzorci (67): $\log(y) = a + \beta \log(x)$. Zde β je regresní koeficient, který je pro délku lebky u psů 3,140, a a je konstanta, která je pro tento vzorec -5,883. Pro každého analyzovaného jedince byla vybrána regresní rovnice s nejnižší procentní chybou předpovědi, což znamená, že pro každého jedince byl vypočten pouze jeden odhad tělesné hmotnosti. Stejně postupy a vzorce byly v této studii použity na údaje o aljašských pleistocenních vlčích (68) (tab. 1 a údaje S1). Odhady tělesné hmotnosti pleistocenních vlků v tabulce 1 z (14, 69) byly rovněž vypočteny v tomto manneru. Všimněte si, že údaje uvedené v tabulce 1 z (69) pro domnělé

u prvních psů se používaly zobecněné regresní rovnice *Canis* (66). U těchto vzorců se procentuální chyby předpovědi pohybují v rozmezí ~9 až 15 %.

Odhad tělesné hmotnosti evropských středoholocenních psů vyžadoval poněkud odlišný přístup (tabulka 1 a údaje S2). Databáze těchto exemplářů (70) obsahuje rozměry pouze postkranialních prvků a je uspořádána podle prvků, nikoliv podle jedinců. To znamená, že není možné určit, zda prvky z dané lokality v databázi pocházejí z oddělených jedinců, nebo zda jich několik pochází z jednoho jedince. V tomto případě jsme pro každý kosterní prvek zvolili sin- gle rozměr a odhadli tělesnou hmotnost daného exempláře pomocí regresních vzorců z (67). Tím se nejen vytváří možnost, že tělesné hmotnosti jedinců budou odhadnuty vícekrát, ale také se zajistí, že v analýze budou zastoupeni všichni jedinci.

U britských, italských a francouzských pleistocenních vlků byly odhady tělesné hmotnosti převzaty ze zdrojové literatury (71-73), protože některé publikace neuvádějí hrubé rozměry a jiné zřejmě nepřebíraly rozměry kosterních prvků stejným způsobem jako (73, 74). U britských pleistocenních vlků (71) byly míry délky karnase použity v regresních vzorcích zkonstruovaných s více žijícími masožravými savci. Pro italské vlky (72) byly použity délky dolní čelisti, vřetenní kosti a holenní kosti spolu s délkou a šířkou karnasia dolní čelisti, rovněž s regresním vzorcem sestaveným s využitím více dochovaných masožravých savců (74). Naposledy u francouzských vlků (73) byly provedeny odhady tělesné hmotnosti pomocí rozměrů více kosterních prvků a s využitím regresních vzorců sestavených na základě 12 moderních vlků z Portugalska.

Metody používané pro analýzy stabilních izotopů psovitých šelem prováděné v rámci tohoto a dalších projektů vycházejí z protokolů, které původně vypracoval Longin (75). Metody použité v jiných studiích lze nalézt v literatuře citované v údajích S1 a S2. Údaje o stabilních izotopech získané v rámci tohoto projektu byly získány především na University of Alberta (Edmonton, Kanada) a Leiden University (Leiden, Nizozemsko), přičemž metody jsou

popsány níže. Další stabilní izotopová data o kanidech byla získána v rámci tohoto projektu prostřednictvím radiokarbonového datování provedeného v Ångströmově laboratoři na Uppsala University (Uppsala, Švédsko) a Beta Analytic Inc. (Miami, USA).

Vzorky psovitých šelem připravené pro analýzy stabilních izotopů kolagenu v archeo- logické laboratoři katedry antropologie Albertské univerzity používaly modifikovanou verzi oxfordské metody přípravy vzorků (76). Vzorky o hmotnosti ~1 g byly z větších vzorků vyřezány pomocí multifunkčního nástroje Dremel. Všechny vzorky byly povrchově očištěny měkkým kartáčkem a destilovanou vodou (dH₂O) a ~1 mm vnějšího povrchu kostí byl odfrézován pomocí kuželového nástavce brusného papíru Dremel. Vzorky byly poté sonikovány po dobu 10 min ve třech výměnách dvakrát destilované vody při pokojové teplotě a ponechány na vzduchu schnout po dobu nejméně 48 hodin. Po vyčištění byly vzorky rozemlety na prášek v mlýnku Spex Certiprep na tekutý dusík. Přibližně 500 mg z každého vzorku bylo umístěno do polyethylenové nebo polyfenylenové lahvičky s 12 ml 1% kyseliny chlorovodíkové (HCl), protřepáno a ponecháno k demineralizaci. Během procesu demineralizace se 1% roztok HCl měnil každé 2 až 3 dny.

Po demineralizaci byly vzorky odstředěny a opláchnuty ve dvojité destilované vodě, dokud nedosáhly neutrální hodnoty stanovené pomocí testovacích proužků EMD Millipore colorpHast pH. Po dosažení neutrality byly vzorky zbaveny vody. Po procesu demineralizace bylo ke každému vzorku přidáno 12 ml 0,1 M roztoku hydroxidu sodného (NaOH) k odstranění humátů. Zkumavky byly protřepány a ponechány reagovat při pokojové teplotě po dobu 20 hodin. Poté byly vzorky odstředěny a propláchnuty ve výměnách dvojité destilované vody, dokud nedosáhly neutrální hodnoty, a voda z nich byla vypuštěna. Bezprostředně po tomto kroku bylo do zkumavek se vzorky přidáno dalších 12 ml 1% HCl. Vzorkovnice se protřepaly a nechaly se reagovat 2 hodiny při pokojové teplotě. Po uplynutí této doby byly vzorky odstředěny a propláchnuty dvakrát destilovanou vodou až do neutrální polohy a poté vypuštěny.

Do každé lahvičky se přidalo šest mililitrů okyselené vody o pH 3 a protřepalo se. Poté byly vzorky umístěny do vodní lázně o teplotě 75 °C a ponechány v klidu, aby kolagen mohl želatinizovat do roztoku. Po 20 hodinách byly vzorky z lázně vyjmuty. Supernatant z každého vzorku byl přefiltrován přes filtrační papír ze skleněných vláken Fisher- Brand pomocí 40mm Büchnerova filtru Nalgene a 125ml postranní/filtrační baňky. Přibližně 6 ml filtrátu z každého vzorku bylo nalito do dvoukomorové 30µl ultrafiltrační lahvičky Vivaspin (předem vypláchnuté) a odstředěno, dokud v horní komoře nezůstal 1 ml. Toto množství bylo odpipetováno do předem odvážené centrifugační lahvičky, zmrazeno, lyofilizováno a poté analyzováno v laboratoři Biogeochemical Analytical Services University of Alberta.

Vzorky byly analyzovány na poměry ⁶13 C a ⁶15 N pomocí přístroje EuroVector.

Analýzátor prvků EuroEA3028-HT spojený s kontinuálním hmotnostním spektrometrem s poměrem izotopů GV Instruments IsoPrime. Standardní referenční materiál National Institute of Standards and Technology (NIST) 8415 z prášku z celých vajec byl používán jako interní ⁶15N (+6,89 ± 0,2 ‰) a ⁶13 C (-23,99 ± 0,01 ‰) kontrola zajištění kvality/kontroly kvality (QC) každých 20 vzorků v průběhu analýz. Analytická přesnost založená na opakovaném měření podle NIST 8415.

byla ±0,2 ‰ pro ⁶15 N a ±0,01 ‰ pro ⁶13 C. Kalibrace měření pro ⁶15 N byla provedena pomocí třibodové kalibrační křivky s certifikovanými referenčními materiály USGS34 (dusičnan draselný, ⁶15 N =

-1,8 ‰), IAEA-NO-3 (dusičnan draselný, ⁶15 N = +4,7 ‰) a

IAEA-N-2 (síran amonný, ⁶15 N = +20,3 ‰) vzhledem k atmosférickému dusíku. Kalibrace měření pro ⁶13 C byla provedena pomocí třibodové kalibrační křivky s certifikovanými referenčními materiály IAEA-CH-7 (polyethylenová fólie, ⁶13 C = -31,8 ‰), IAEA-CH-3 (cel- luloza, ⁶13 C = -24,5 ‰) a IAEA-CH-6 (sacharóza, ⁶13 C = -10,4 ‰) vzhledem k vídeňskému pee- dee belemitu.

U pozůstatků psovitých šelem zpracovávaných na Archeologické fakultě Leidenské univerzity byly všechny vzorky kostí ručně očištěny a poté vloženy do dH_2O a opakovaně promyty ultrazvukem, dokud nebyl odstraněn veškerý sediment. Suché vzorky kostí byly demineralizovány ve zředěném 1% roztoku HCl, který se měnil každých 24 až 48 hodin až do úplného odstranění. Pseudomorfní kosti byly poté oplachovány v dH_2O až do dosažení neutrality a poté přeneseny do 0,1 M roztoku NaOH na 20 hodin k odstranění huminových kyselin. Nakonec byly vzorky opět opláchnuty v dH_2O do neutrální polohy a poté vysušeny mrazem. Po lyofilizaci byly vypočteny výtěžky z kolu, přičemž celková hmotnost sušiny kostí byla vyjádřena v procentech výchozí hmotnosti.

Měření ^{613}C a ^{615}N probíhalo na kontinuálním hmotnostním spektrometru Delta V plus s poměrem izotopů, spárovaném s analyzátozem organických prvků Thermo Fisher Scientific Flash 2000 na katedře věd o Zemi, oddělení geologie a geochemie, Vrije Universiteit, Amsterdam. Kalibrace měření byla provedena pomocí USGS40 (průměr pro všechny analytické relace: ^{613}C , $-26,4 \pm 0,05 \text{‰}$; ^{615}N , $-4,5 \pm 0,1 \text{‰}$) a USGS41 (průměr pro všechny analytické relace: ^{613}C , $37,6 \pm -0,1\text{‰}$; ^{615}N , $47,6 \pm 0,1\text{‰}$). Přesnost hmotnostního spektrometru na základě opakovaných měření glycinu (USGS64) je $0,1 \text{‰}$ pro ^{613}C a $0,2 \text{‰}$ pro ^{615}N . Průměrné 2 SD (rozsah $\sim 95 \%$) procentuálních podílů C a N ve všech standardech (USGS40, USGS41 a USGS64), měřených pomocí prvkového analyzátoru, jsou 1,6 a 1,1 %.

Tam, kde to bylo možné, jsme použili stejná kritéria kontroly kvality na údaje uvedené v této studii a údaje získané z literatury. Patřil sem poměr atomů C/N (77) (použitá liberální kritéria), výtěžnost kolagenu, která by měla být minimálně vyšší než 1,0 %, a koncentrace prvků, které by měly být $>13,0 \%$ pro uhlík a $>4,8 \%$ pro ni-trogen (78, 79).

PODPŮRNÉ MATERIÁLY

Doplňkový materiál k tomuto článku je k dispozici na adrese <https://science.org/doi/10.1126/sciadv.abo6493>.

ODKAZY A POZNÁMKY

1. J. Hughes, D. W. Macdonald, A review of the interactions between free-roaming domestic dogs and wildlife. *Biol. Conserv.* **157**, 341-351 (2013).
2. P. Alexander, A. Berri, D. Moran, D. Reay, M. D. A. Rounsevell, The global environmental paw print of pet food. *Glob. Environ. Change* **65**, 102153 (2020).
3. J. R. A. Butler, W. Y. Brown, J. T. Du Toit, Anthropogenic food subsidy to a commensal carnivore: The value and supply of human feces in the diet of free-ranging dogs. *Animals* **8**, 67 (2018).
4. J. K. Young, K. A. Olson, R. P. Reading, S. Amgalanbaatar, J. Berger, Is wildlife going to the dogs? Dopady zdivočelých a volně pobíhajících psů na populace volně žijících zvířat. *BioScience* **61**, 125-132 (2011).
5. A. H. Freedman, I. Gronau, R. M. Schweizer, D. O.-D. Vecchyo, E. Han, P. M. Silva, M. Galaverni, Z. Fan, P. Marx, B. Lorente-Galdos, H. Beale, O. Ramirez, F. Hormozdiari, C. Alkan, C. Vilà, K. Squire, E. Geffen, J. Kusak, A. R. Boyko, H. G. Parker, C. Lee, V. Tadigotla, A. Siepel, C. D. Bustamante, T. T. Harkins, S. F. Nelson, E. A. Ostrander, T. Marques-Bonet, R. K. Wayne, J. Novembre, Genome sequencing highlights the dynamic early history of f dogs. *PLoS Genet.* **10**, e1004016 (2014).
6. A. Bergström, L. Frantz, R. Schmidt, E. Ersmark, O. Lebrasseur, L. Girdland-Flink, A. T. Lin, J. Storå, K.-G. Sjögren, D. Anthony, E. Antipina, S. Amiri, G. Bar-Oz, V. I. Bazaliiskii, J. Bulatović, D. Brown, A. Carmagnini, T. Davy, S. Fedorov, I. Fiore, D. Fulton, M. Germonpré, J. Haile, E. K. Irving-Pease, A. Jamieson, L. Janssens, I. Kirillova, L. K. Horwitz, J. Kuzmanović-Cvetković, Y. Kuzmin, R. J. Losey, D. L. Dizdar, M. Mashkour, M. Novak, V. Onar, D. Orton, M. Pasarić, M. Radivojević, D. Rajković, B. Roberts, H. Ryan, M. Sablin, F. Shidlovskiy, I. Stojanović, A. Tagliacozzo, K. Trantalidou, I. Ullén, A. Villaluenga,

- P. Wapnish, K. Dobney, A. Götherström, A. Linderholm, L. Dalén, R. Pinhasi, G. Larson, P. Skoglund, Původ a genetický odkaz pravěkých psů. *Science* **370**, 557-564 (2020).
7. A. R. Perri, T. R. Feuerborn, L. A. F. Frantz, G. Larson, R. S. Malhi, D. J. Meltzer, K. E. Witt, Dog domestication and the dual dispersal of people and dogs into the Americas. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **118**, e2010083118 (2021).

8. R. Coppinger, L. Coppinger, *Dogs—a Startling New Understanding of Canine Origin, Behavior & Evolution* (University of Chicago Press, 2001).
9. E. Axelsson, A. Ratnakumar, M.-L. Arendt, K. Maqbool, M. T. Webster, M. Perloski, O. Liberg, J. M. Arnemo, Å. Hedhammar, K. Lindblad-Toh, The genomic signature of dog domestication reveals adaptation to a starch-rich diet. *Nature* **495**, 360-364 (2013).
10. M. Arendt, K. M. Cairns, J. W. O. Ballard, P. Savolainen, E. Axelsson, Diet adaptation in dog reflects spread of prehistoric agriculture. *Heredity* **117**, 301-306 (2016).
11. A. Perri, A wolf in dog's clothing: Initial dog domestication and Pleistocene wolf variation (Vlk v psím rouše: počáteční domestikace psa a pleistocenní variace vlka). *J. Archaeol. Sci.* **68**, 1-4 (2016).
12. P. Skoglund, E. Ersmark, E. Palkopoulou, L. Dalén, Ancient wolf genome reveals an early divergence of domestic dog ancestors and admixture into high-latitude breeds. *Curr. Biol.* **25** (11), 1515-1519 (2015).
13. J. Ramos-Madrugal, M.-H. S. Sinding, C. Carøe, S. S. T. Mak, J. Niemann, J. A. S. Castruita, S. Fedorov, A. Kandyba, M. Germonpré, H. Bocherens, T. R. Feuerborn, V. V. Pitulko, E. Y. Pavlova, P. A. Nikolskiy, A. K. Kasparov, V. V. Ivanova, G. Larson, L. A. F. Frantz, E. Willerslev, M. Meldgaard, B. Petersen, T. Sicheritz-Ponten, L. Bachmann, Ø. Wiig, A. J. Hansen, M. T. P. Gilbert, S. Gopalakrishnan, Genomy pleistocenních sibiřských vlků odhalují více vyhynulých vlčích linií. *Curr. Biol.* **31**, 198-206.e8 (2021).
14. M. Germonpré, S. Fedorov, P. Danilov, P. Galeta, E.-L. Jimenez, M. Sablin, R. J. Losey, Palaeolithic and prehistoric dogs and Pleistocene wolves from Yakutia: Identification of isolated skulls. *J. Archaeol. Sci.* **78**, 1-19 (2017).
15. N. D. Ovodov, S. J. Crockford, Y. V. Kuzmin, T. F. G. Higham, G. W. L. Hodgins, J. van der Plicht, A 33,000-year-old incipient dog from the Altai mountains of Siberia: Evidence of the earliest domestication disrupted by the Last Glacial Maximum. *PLOS ONE*, **6**, e22821 (2011).
16. A. P. Suvorov, Geografičeskaja izmenčivost' parametrov tela volka Prieniseiskoi Sibiri. *Vestnik KrasGAY* **7**, 119-125 (2017).
17. S. Shrotriya, S. Lyngdoh, B. Habib, Wolves in Trans-Himalayas: 165 years of taxonomic confusion. *Curr. Sci.* **103**, 885-887 (2012).
18. C. Carbone, G. M. Mace, S. C. Roberts, D. W. Macdonald, Energetic constraints on the diet of terrestrial carnivores. *Nature* **402**, 286-288 (1999).
19. B. Van Valkenburgh, K. Koepfli, Cranial and dental adaptations to predation in canids. *Symp. Zool. Soc. Lond.* **65**, 15-37 (1993).
20. M. Rimbault, H. C. Beale, J. J. Schoenebeck, B. C. Hoopes, J. J. Allen, P. Kilroy-Glynn, R. K. Wayne, N. B. Sutter, E. A. Ostrander, Derived variants at six genes explain nearly half of size reduction in dog breeds. *Genome Res.* **23**, 1985-1995 (2013).
21. J. Plassais, B. M. vonHoldt, H. G. Parker, A. Carmagnini, N. Dubos, I. Papa, K. Bevant, T. Derrien, L. M. Hennelly, D. T. Whitaker, A. C. Harris, A. N. Hogan, H. J. Huson, V. F. Zaibert, A. Linderholm, J. Haile, T. Fest, B. Habib, B. N. Sacks, N. Benecke, A. K. Outram, M. V. Sablin, M. Germonpré, G. Larson, L. Frantz, E. A. Ostrander, Natural and human-driven selection of a single non-coding body size variant in ancient and modern canids. *Cur. Biol.* 889-897.e9 (2022).
22. R. J. Losey, T. Nomokonova, L. S. Fleming, A. V. Kharinskii, E. V. Kovychev, M. V. Konstantinov, N. G. Diatchina, M. V. Sablin, L. G. Iaroslavtseva, Buried, eaten, sacrificed: Archeologické pozůstatky psů ze Zakavkazska na Sibiři. *Archaeol. Res. Asia* **16**, 58-65 (2018).
23. R. J. Losey, T. Nomokonova, A. V. Gusev, O. P. Bachura, N. V. Fedorova, P. A. Kosintsev, M. V. Sablin, Dogs were domesticated in the Arctic: Culling practices and dog sledding at Ust'-Polui (Domestikace psů v Arktidě: praktiky vybijení a psí spřežení v Ust'-Polui). *J. Anthropol. Archaeol.* **51**, 113-126 (2018).
24. V. V. Pitulko, A. K. Kasparov, Archeologičtí psi z časné holocenní lokality Zhokhov ve východosibiřské Arktidě. *J. Archaeol. Sci. Rep.* **13**, 491-515 (2017).
25. T. R. Feuerborn, A. Carmagnini, R. J. Losey, T. Nomokonova, A. Askeyev, I. Askeyev, O. Askeyev, E. E. Antipina, M. Appelt, O. P. Bachura, F. Beglane, D. G. Bradley, K. G. Daly, S. Gopalakrishnan, K. M. Gregersen, C. Guo, A. V. Gusev, C. Jones, P. A. Kosintsev, Y. V. Kuzmin, V. Mattiangeli, A. R. Perri, A. V. Plechanov, J. Ramos-Madrugal, A. L. Schmidt, D. Shaymuratova, O. Smith, L. V. Yavorskaya, G. Zhang, E. Willerslev, M. Meldgaard, M. T. P. Gilbert, G. Larson, L. Dalén, A. J. Hansen, M.-H. S. Sinding, L. Frantz, Moderní sibiřský pes byl formován několik tisíc let trvajícím obchodem a šířením lidí po celé Eurasii. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **118**, e2100338118 (2021).
26. R. J. Losey, T. Nomokonova, P. A. Kosintsev, O. P. Bachura, A. V. Gusev, D. D. Vasyukov, A. B. Savinetsky, A. A. Tishkin, S. P. Grushin, V. V. Gorbunov, D. V. Papin, M. V. Sablin, A. N. Popov, B. Lazin, I. G. Nikitin, V. I. Bazaliiskii, V. V. Pitulko, A. K. Kasparov, Dog body size in Siberia and the Russian Far East and its implications. *Quat. Sci. Rev.* **241**, 106430 (2020).
27. K. Manning, Kulturní vývoj neolitické Evropy. EUROEVOL dataset 2: Zooarchaeological data. *J. Open Archaeol. Data* **5**, e3 (2016).
28. M. H. Welker, D. A. Byers, The birch creek canids and dogs as transport labour in the intermountain west. *Am. Antiq.* **84**, 88-106 (2019).
29. T. Nomokonova, R. J. Losey, O. I. Goriunova, A. G. Novikov, A. W. Weber, A 9,000 year history of seal hunting on lake baikal, Siberia: The Zooarchaeology of Sagan-Zaba II.

30. A. N. Popov, A. V. Tabarev, Y. A. Mikishin, Neolithization and ancient landscapes in Southern Primorye, Russian Far East. *J. World Prehist.* **27**, 247-261 (2014).
31. S. V. Svyatko, R. J. Schulting, J. Mallory, E. M. Murphy, P. J. Reimer, V. I. Khartanovich, Y. K. Chistov, M. V. Sablind, Stable isotope dietary analysis of prehistoric populations from the Minusinsk Basin, Southern Siberia, Russia: A new chronological framework for the introduction of millet to the eastern Eurasian steppe. *J. Archaeol. Sci.* **40**, 3936-3945 (2013).
32. T. Li, T., C. Ning, I. S. Zhushchikovskaya, M. J. Hudson, M. Robbeets, Millet agriculture dispersed from Northeast China to the Russian Far East: V rámci integrace archeologie, genetiky a lingvistiky. *Archaeol. Res. Asia* **22**, 100177 (2020).
33. R. J. Losey, T. Nomokonova, D. V. Arzyutov, A. V. Gusev, A. V. Plekhanov, N. V. Fedorova, D. G. Anderson, Domestikace jako osvojování: D.: Harnessing reindeer in Arctic Siberia. *J. Archaeol. Method Theory* **28**, 197-231 (2021).
34. B. S. Chisholm, D. E. Nelson, H. P. Schwarcz, Stable-Carbon isotope ratios as a measure of marine versus terrestrial protein in ancient diets. *Science* **216**, 1131-1132 (1982).
35. B. N. Smith, S. Epstein, Two categories of $C^{13/12}$ C ratios for higher plants. *Plant Physiol.* **47**, 380-384 (1971).
36. M. J. Deniro, S. Epstein, Vliv stravy na distribuci izotopů dusíku u zvířat. *Geochim. Cosmochim. Acta* **45**, 341-351 (1981).
37. M. Minagawa, E. Wada, Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: Další důkazy a vztah mezi ^{15}N a stářím zvířat. *Geochim. Cosmochim. Acta* **48**, 1135-1140 (1984).
38. E. Guiry, Komplexnost biogeochemie stabilních izotopů uhlíku a dusíku ve starých sladkovodních ekosystémech: Důsledky pro studium minulé obživy a změn životního prostředí. *Front. Ecol. Evol.* **7**, 313 (2019).
39. P. Szpak, Complexities of nitrogen isotope biogeochemistry in plant-soil systems: Důsledky pro studium dávných zemědělských a živočišných postupů. *Front. Plant Sci.* **5**, 288 (2014).
40. R. E. M. Hedges, J. G. Clement, C. D. L. Thomas, T. C. O'connell, Collagen turnover in the adult femoral mid-shaft: Vychází z měření antropogenních radiouhlikových stop. *Am. J. Phys. Anthropol.* **133**, 808-816 (2007).
41. E. J. Guiry, Dogs as analogs in stable isotope-based human paleodietary reconstructions (Psi jako analogy v rekonstrukcích lidské stravy na základě stabilních izotopů): A review and considerations for future use. *J. Archaeol. Method Theory* **19**, 351-376 (2012).
42. K. Fox-Dobbs, J. A. Leonard, P. L. Koch, Pleistocene megafauna from eastern Beringia: Paleoeologické a paleoenvironmentální interpretace stabilních izotopů uhlíku a dusíku a radiokarbonových záznamů. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **261**, 30-46 (2008).
43. M. Geronpré, M. V. Sablin, R. E. Stevens, R. E. M. Hedges, M. Hofreiter, M. Stiller, V. R. Després, Fossil dogs and wolves from Palaeolithic sites in Belgium, the Ukraine and Russia: Osteometrie, starověká DNA a stabilní izotopy. *J. Archaeol. Sci.* **36**, 473-490 (2009).
44. H. Bocherens, Isotopic tracking of large carnivore palaeoecology in the mammoth steppe. *Quat. Sci. Rev.* **117**, 42-71 (2015).
45. J. D. Yeakel, P. R. Guimarães, H. Bocherens, P. L. Koch, The impact of climate change on strukturu pleistocenních potravních sítí v mamutí stepi. *Proc Biol Sci.* **280**, 20130239 (2013).
46. C. Baumann, H. Bocherens, D. G. Drucker, N. J. Conard, Fox dietary ecology as a tracer of human impact on Pleistocene ecosystems. *PLOS ONE* **15**, e0235692 (2020).
47. Z. Landry, S. Kim, R. B. Trayler, M. Gilbert, G. Zazula, J. Southon, D. Fraser, Dietary reconstruction and evidence of prey shifting in Pleistocene and recent gray wolves (*Canis lupus*) from Yukon Territory. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **571**, 110368 (2021).
48. D. Drucker, D. Henry-Gambier, Determination of the dietary habits of a Magdalenian woman from Saint-Germain-la-Rivière in southwestern France using stable isotopes. *J. Hum. Evol.* **49**, 19-35 (2005).
49. T. M. Newsome, L. Boitani, G. Chapron, P. Ciucci, C. R. Dickman, J. A. Dellinger, J. V. López-Bao, R. O. Peterson, C. R. Shores, A. J. Wirsing, W. J. Ripple, Food habits of the world's grey wolves. *Mamm. Rev.* **46**, 255-269 (2016).
50. R. J. Losey, E. Guiry, T. Nomokonova, A. V. Gusev, P. Szpak, Storing fish?: A dog's isotopic biography provides insight into Iron Age food preservation strategies in the Russian Arctic (Izotopová biografie psa poskytuje vhlad do strategií uchovávání potravin v ruské Arktidě). *Archaeol. Anthropol. Sci.* **12**, 200 (2020).
51. Y. V. Kuzmin, V. S. Panov, V. V. Gasilin, S. V. Batarshv, Paleodietární vzory populace z lokality Čerepacha 13 (starší doba železná) v Přímořské oblasti na ruském Dálném východě na základě analýzy stabilních izotopů. *Radiocarbon* **60**, 1611-1620 (2018).
52. L. S. Fleming, *Examination of Ancient Animal Management Practices in Siberia and the Russian Far East through Dietary Stable Isotope Analyses* (University of Alberta, 2020).
53. M. M. Szeponski, M. Ben-David, V. Van Ballenberghe, Assessment of anadromous salmon resources in the diet of the Alexander Archipelago wolf using stable isotope analysis. *Oecologia* **120**, 327-335 (1999).
54. V. Davydov, K. Klokov, "Dogs, reindeer and humans in Siberia: in: *Dogs in the North: Threefold synergetic in the northern landscape*: K.: *Příběhy spolupráce a ko-domestikace*, R. J. Losey, R. P. Wishart, J. P. Laurens, Eds. (Routledge, 2018), s. 45-60.

55. A. Atickem, A. Bekele, S. D. Williams, Competition between domestic dogs and Ethiopian wolf (*Canis simensis*) in the Bale Mountains National Park, Ethiopia. *Afr. J. Ecol.* **48**, 401-407 (2010).
56. S. S. Majumder, A. Bhadra, A. Ghosh, S. Mitra, D. Bhattacharjee, J. Chatterjee, A. K. Nandi, A. Bhadra, Být či nebýt sociální: V městském ekosystému se volně pobíhající psi sdružují, aby si obstarali potravu. *Acta Ethol.* **17**, 1-8 (2014).
57. C. Ameen, T. R. Feuerborn, S. K. Brown, A. Linderholm, A. Hulme-Beaman, O. Lebrasseur, M.-H. S. Sinding, Z. T. Lounsbury, A. T. Lin, M. Appelt, L. Bachmann, M. Betts, K. Britton, J. Darwent, R. Dietz, M. Fredholm, S. Gopalakrishnan, O. I. Goriunova, B. Grønnow, J. Haile, J. H. Hallsson, R. Harrison, M. P. Heide-Jørgensen, R. Knecht, R. J. Losey, E. Masson-MacLean, T. H. McGovern, E. McManus-Fry, M. Meldgaard, Å. Midtdal, M. L. Moss, I. G. Nikitin, T. Nomokonova, A. H. Pálsdóttir, A. Perri, A. N. Popov, L. Rankin, J. D. Reuther, M. Sablin, A. L. Schmidt, S. Shirar, K. Smiarowski, C. Sonne, M. C. Stiner, M. Vasyukov, C. F. West, G. B. Ween, S. E. Wennerberg, Ø. Wiig, J. Woollett, L. Dalén, A. J. Hansen, M. T. P. Gilbert, B. N. Sacks, L. Frantz, G. Larson, K. Dobney, C. M. Darwent, A. Evin, Specialized sledge dogs accompanied Inuit dispersal across the North American Arctic. *Proc. Royal Soc. B.* **286**, 20191929 (2019).
58. S. Sugden, D. Sandersen, K. Ford, L. Y. Stein, C. C. S. Clair, An altered microbiome in urban coyotes mediates relationships between anthropogenic diet and poor health. *Sci. Rep.* **10**, 22207 (2020).
59. M. K. AlShawaqfeh, B. Wajid, Y. Minamoto, M. Markel, J. A. Lidbury, J. M. Steiner, E. Serpedin, J. S. Suchodolski, A dysbiosis index to assess microbial changes in fecal samples of dogs with chronic inflammatory enteropathy. *FEMS Microbiol. Ecol.* **93**, 10.1093/femsec/fix136, (2017).
60. S. M. Wernimont, J. Radosevich, M. I. Jackson, E. Ephraim, D. V. Badri, J. M. MacLeay, D. E. Jewell, J. S. Suchodolski, The Effects of nutrition on the gastrointestinal microbiome of cats and dogs: Vliv na zdraví a onemocnění. *Front. Microbiol.* **11**, 1266 (2020).
61. S. Rampelli, S. Turroni, F. Debandi, A. Alberdi, S. L. Schnorr, C. A. Hofman, A. Taddia, R. Helg, E. Biagi, P. Brigidi, F. D'Amico, M. Cattani, M. Candela, The gut microbiome buffers dietary adaptation in Bronze Age domesticated dogs. *iScience* **24**, 102816 (2021).
62. S. Slepchenko, Opisthorchis felineus jako základ pro rekonstrukci migrací s využitím archeoparazitologického materiálu. *J. Archaeol. Sci. Rep.* **33**, 102548 (2020).
63. G. P. Vizgalov, O. V. Kardaš, P. V. Kosincev, T. V. Lobanova, *Istoričeskaja Ekologija Naselenije Zapadnoj Sibiri* (Izd-vo AMB, 2013).
64. A. V. Engovatova, A. V. Khrustalev, Issledovanie koprolitov so stoianok kamennogo veka v Podmoskov'e, in *Tverskoi Arkheologičeskii Sbornik Vol 2*, I.N. Chernykh, Ed. (Tver' Knizhno-Zhurn. Izd-vo, 1996), pp.148-154.
65. B. A. Zakh, S. I. Tsembaliuk, A. N. Siben, "Parasity" v zhisni cheloveka: P. Matveeva et al., Eds., *Ekologia Drevnikh i Sovremennykh Obshchestv*. (IPOS SO RAN, 2011), s. 107-110.
66. J. M. Schurer, M. Pawlik, A. Huber, B. Elkin, H. D. Cluff, J. D. Pongracz, K. Gesy, B. Wagner, B. Dixon, H. Merks, M. S. Bal, E. J. Jenkins, Intestinal parasites of gray wolves (*Canis lupus*) in northern and western Canada. *Can. J. Zool.* **94**, 643-650 (2016).
67. R. J. Losey, B. Osipov, R. Sivakumaran, T. Nomokonova, E. V. Kovychev, N. G. Diatchina, Estimating body mass in Dogs and wolves using cranial and mandibular dimensions: Application to Siberian canids (Aplikace na sibiřské psovitě šelmy). *Int. J. Osteoarchaeol.* **25**, 946-959 (2015).
68. J. A. Leonard, C. Vilà, K. Fox-Dobbs, P. L. Koch, R. K. Wayne, B. Van Valkenburgh, Megafaunal extinctions and the disappearance of a specialized wolf ecomorph. *Curr. Biol.* **17**, 1146-1150 (2007).
69. M. Germonpré, M. Lázníčková-Galetová, R. J. Losey, J. Rääkkönen, M. V. Sablin, Large canids at the Gravettian Předmostí site, the Czech Republic: The mandible. *Quat. Int.* **359**, 261-279 (2015).
70. M. Germonpré, S. Fedorov, P. Danilov, P. Galeta, E.-L. Jimenez, M. Sablin, R. J. Losey, Palaeolithic and prehistoric dogs and Pleistocene wolves from Yakutia: Identification of isolated skulls. *J. Archaeol. Sci.* **78**, 1-19 (2017).
71. L. O. H. Flower, Nové odhady tělesné hmotnosti britských pleistocenních vlků: Paleoenvironmentální důsledky a konkurenční interakce. *Quat. Sci. Rev.* **149**, 230-247 (2016).
72. L. Salari, K. F. Achino, M. Gatta, C. Petronio, M. F. Rolfo, L. Silvestri, L. Pandolfi, The wolf from Grotta Mora Cavorso (Simbruini mountains, Latium) within the evolution of *Canis lupus L.*, 1758 in the Quaternary of Italy. *Palaeogeog. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **476**, 90-105 (2017).
73. M. Boudadi-Maligne, *Les Canis pléistocènes du Sud de la France: approche biosystématique, évolutive et biochronologique* (Université Bordeaux, 2010).
74. S. Legendre, C. Roth, Correlation of carnassial tooth size and body weight in recent carnivores (mammalia). *Hist. Biol.* **1**, 85-98 (1988).
75. R. Longin, Nová metoda extrakce kolagenu pro radiokarbonové datování. *Nature* **230**, 241-242 (1971).
76. C. Bronk Ramsey, T. Higham, A. Bowles, R. Hedges, Improvements to the pretreatment

77. E. J. Guiry, P. Szpak, Improved quality control criteria for stable carbon and nitrogen isotope measurements of ancient bone collagen. *J. Archaeol. Sci.* **132**, 105416 (2021).
78. S. H. Ambrose, Příprava a charakterizace kostního a zubního kolagenu pro izotopovou analýzu. *J. Archaeol. Sci.* **17**, 431-451 (1990).
79. G. J. Van Klinken, Bone collagen quality indicators for palaeodietary and radiocarbon measurements (Indikátory kvality kostního kolagenu pro paleodietní a radiokarbonová měření). *J. Archaeol. Sci.* **26**, 687-695 (1999).
80. P. J. Reimer, W. E. N. Austin, E. Bard, A. Bayliss, P. G. Blackwell, C. B. Ramsey, M. Butzin, H. Cheng, R. L. Edwards, M. Friedrich, P. M. Grootes, T. P. Guilderson, I. Hajdas, T. J. Heaton, A. G. Hogg, K. A. Hughen, B. Kromer, S. W. Manning, R. Muscheler, J. G. Palmer, C. Pearson, J. van der Plicht, R. W. Reimer, D. A. Richards, E. M. Scott, J. R. Southon, C. S. M. Turney, L. Wacker, F. Adolphi, U. Büntgen, M. Capano, S. M. Fahrni, A. Fogtmann-Schulz, R. Friedrich, P. Köhler, S. Kudsk, F. Miyake, J. Olsen, F. Reinig, M. Sakamoto, A. Sookdeo, S. Talamo, Kalibrační křivka radiouhlíkového stáří IntCal20 pro severní polokouli (0-55 cal kBP). *Radiocarbon*. **62**, 725-757 (2020).
81. A. A. Tishkin, V. V. Gorbunov, Issledovanie pamiatnikov rannego zheleznogo veka i srednevekov'ia v lesostepnom i Gornom Altae, in *Problemy Arkheologii, Etnografii, Antropologii Sibiri i Sopredel'nykh Territorii*, (2002), vol. VIII, str. 456-461.
82. Iu. F. Kiriushin, A. M. Maloletko, A. A. Tishkin, *Berezovaia Luka - Poselenie Epokhi Bronzy v Aleiskoi Step'i* (Izd-vo AGU, 2005), Vol. I.
83. P. A. Kosintsev, Zhivotnovodstvo i okhota naseleniia Berezovoi Luki, in *Berezovaia Luka - Poselenie Epokhi Bronzy v Aleiskoi Step'i*, A. P. Derevianko, Ed. (Izd-vo AGU, 2005), vol. I, pp. 150-164.
84. P. A. Kosintsev, D. A. Iavsheva, M. M. Deviashin, Kompleks kostnykh ostatkov zhivotnykh iz raskopa # 2 poseleniia Berezovaia Luka, in *Berezovaia Luka - Poselenie Epokhi Bronzy v Aleiskoi Step'i*, V. I. Molodin, Ed. (Izd-vo AGU, 2011), vol. II, pp. 139-148.
85. V. V. Gorbunov, Issledovanie kurgannogo mogil'nika Inia-1 v lesostepnom Altae, in *Arkheologicheskie Otkrytiia 1998 Goda*, V. V. Sedov, N. V. Lopatin, Eds. (Edice URSS, 2000), s. 285-286.
86. Iu. F. Kiriushin, D. V. Papin, A. S. Piliipenko, A. S. Fedoruk, O. A. Fedoruk, Ia. V. Frolov, *Pogrebal'nyi Obriad Drevnego Naseleniia Barnaul'skogo Priob'ia: Materialy iz Raskopok 2010-2011 Gruntovogo Mogil'nika Firsovo-XIV*. (Izd-vo AGU, 2015).
87. Iu. F. Kiriushin, P. A. Kosintsev, D. V. Papin, A. S. Fedoruk, Voprosy khoziaistvennoi deiatel'nosti naseleniia stepnogo Ob'-Irtys'h'ia v epokhu pozdnei bronzy, in *Khoziaistvenno-Kul'turnye Traditsii Altaia v Epokhy Bronzy*, Iu. F. Kiriushin, Ed. (Slovo, 2010), s. 112-127.
88. G. L. Ivanov, A. V. Kharinskii, R. J. Losey, T. Nomokonova, A. M. Klementiev, Balin I-Site of the Iron Age in the Valley of River Kuda. *Journal of Ancient Technology Laboratory* **13**, 44-69 (2017).
89. R. J. Losey, V. I. Bazaliiskii, S. Garvie-Lok, M. Germonpré, J. A. Leonard, A. L. Allen, M. Anne Katzenberg, M. V. Sablin, Canids as persons: M.: Canides can'd people: Early Neolithic dog and wolf burials, Cis-Baikal, Siberia. *J. Anthropol. Archaeol.* **30**, 174-189 (2011).
90. R. J. Losey, S. Garvie-Lok, J. A. Leonard, M. A. Katzenberg, M. Germonpré, T. Nomokonova, M.V. Sablin, O. I. Goriunova, N. E. Berdnikova, M. A. Savel'ev, Burying dogs in ancient Cis-Baikal: Časové trendy a souvislosti s lidskou stravou a způsoby obživy. *PLOS ONE* **8**, e63740.
91. A. Davydova, *Archeologický komplex Ivolga. The Ivolga Fortress* (Asiatic Fund, 1995), vol. 1.
92. A. G. Drake, M. Coquerelle, P. A. Kosintsev, O. P. Bachura, M. Sablin, A. V. Gusev, L. S. Fleming, R. J. Losey, Three-dimensional geometric morphometric analysis of fossil canid mandibles and skulls. *Sci. Rep.* **7**, 9508 (2017).
93. L. S. Fleming, R. J. Losey, T. Nomokonova, S. Garvie-Lok, A. A. Kharinskii, E. V. Kovychev, Medieval animal management practices at Proezhaia I: Insights from dietary stable isotope analysis (Poznatky z analýzy stabilních izotopů v potravě). *J. Archaeol. Sci. Rep.* **22**, 45-57 (2018).
94. R. J. Losey, L. S. Fleming, T. Nomokonova, A. V. Gusev, N. V. Fedorova, S. Garvie-Lok, O. P. Bachura, P. A. Kosintsev, M. V. Sablin, Human and dog consumption of fish na dolním toku řeky Ob na Sibiři: Důkazy o významném sladkovodním rezervoáru na lokalitě Ust-Poluj. *Radiocarbon* **60**, 239-260 (2018).
95. A. N. Popov, B. V. Lazin, Arkheologicheskie issledovaniia na ostrove Russkom v g. Vladivostoke v 2010-2011 godakh, in *Drevnosti po Obe Storonny Velikogo Okeana*, D. L. Brodianskii, Ed. (DVG TU, 2011), s. 118-126.
96. V. A. Rakov, A. N. Popov, L. E. Vasil'eva, Iu. V. Zavertanova, Iu. A. Mikishin, Fauna pribrezhnoi zony proliva Bosfor-Vostochnyi perioda zheleznogo veka (po materialan spasatel'nykh raskopok pamiatnikov Nazimova-1 i Pospelova-1 v g. Vladivostoke), in *Ot Mongolii do Primor'ia i Sakhalina*, D. L. Brodianskii, Ed. (DVG TU, 2009), s. 162-212.
97. Iu. G. Nikitin, S. Chzhun, Li Ch. Chzho, Eds., *Arkheologicheskie Issledovaniia na Poselenii Cherniatino 2 v Primor'e v 2007 Gody*. (Chunnam Vuekyn, DVG TU, IIAIE DVO RAN, 2008), sv. 1-2.
98. E. A. Serguševa, Kulturnye rasteniia srednevekovogo naseleniia Primor'ia. *Rossia i ATR* **4**, 151-158 (2010).
99. M. M. Bronshstein, K. A. Dneprovskii, Zhilishche morskikh zverboev Chukotki, in *Pamiatniki Kul'tury: Likhachev*, Ed. (Nauka, 2001), pp. 587-619.

100. P. P. Chu, *Dietary Variation Among the Prehistoric Asiatic Eskimo* (Simon Fraser University, 1998).
101. Z. V. Marčenko, L. A. Orlova, V. S. Panov, A. V. Zubova, V. I. Molodin, O. A. Pozdňakova, A. E. Grishin, E. A. Uslamin, Paleodiet, radiocarbon chronology, and the possibility of Freshwater reservoir effect for Preobrazhenka 6 burial Ground, Western Siberia: Preliminary results. *Radiocarbon* **57**, 595-610 (2015).
102. S. V. Svyatko, *Palaeodietary Analysis of Prehistoric Populations from the Minusinsk Basin, Southern Siberia* (Queen's University Belfast, 2009).
103. A. M. Kuzněcov, A. M. Chubanová, E. O. Rogovskoj, A. M. Klementjev, V. B. Chubanov, V. F. Posokhov, Stabil'nye isotopy ugleroda i azota kostnykh ostatkov mlekopitajushchikh rannego i srednego golotsena stoianki Ostrov Listvenichnyi (Punkt 2). *Bulletin Irkutské státní univerzity. Geoarchoeology, Ethnology, and Anthropology Series* **27**, 27-35 (2019).
104. Iu.F. Kirušin, P.A. Kosincev, D.V. Papin, A.S. Fedoruk, "Voprosy khozias'tvennoi deiatel'nosti naseleniia stepnogo Ob'-Irtys'ia v epokhu pozdnei bronzy" in *Khozias'tvenno-Kul'turnye Traditsii Altaiia v Epokhy Bronzy*, Iu.F. Kirušin, Ed. (Slovo, 2010), str. 112-127.
105. M.-H. S. Sinding, S. Gopalakrishnan, J. Ramos-Madrugal, M. de Manuel, V. V. Pitulko, L. Kuderna, T. R. Feuerborn, L. A. F. Frantz, F. G. Vieira, J. Niemann, J. A. S. Castruita, C. Carøe, E. U. Andersen-Ranberg, P. D. Jordan, E. Y. Pavlova, P. A. Nikolskiy, A. K. Kasparov, V. V. Ivanova, E. Willerslev, P. Skoglund, M. Fredholm, S. E. Wennerberg, M. P. Heide-Jørgensen, R. Dietz, C. Sonne, M. Meldgaard, L. Dalén, G. Larson, B. Petersen, T. Sicheritz-Pontén, L. Bachmann, Ø. Wiig, T. Marques-Bonet, A. J. Hansen, M. T. P. Gilbert, Arctic-adapted dogs emerged at the Pleistocene-Holocene transition. *Science* **368**, 1495-1499 (2020).
106. N. V. Fedorova, P. A. Kosintsev, W. W. Fitzhugh, "Ushedshie v Kholmy": *Kul'tura Naselenii Poberezhii Severo-Zapadnogo lamala v Zheleznom Veke* (Jekatěrínburg, 1998).
107. V. M. Morozov, S. G. Parkhimovich, Gorodishche Peregubnoe I, in *Zapadnaia Sibir' v Drevnosti*, R. S. Vasilevskii, Ed. (Tiumen'skii Gosudarstvennyi Universitet, 1985), str. 89-99.
108. P. N. Butsinskii, *Zaselenie Sibiri i Byt ee Pervykh Nasel'nikov*. (Izd-vo Iu. Mandryka, 1999), sv. 1.
109. G. F. Shafranov-Kutsev, *Iugoriii. Entsiklopediia Khanty-Mansiiskogo Avtonomnogo Okruga. - Iugry* (Tiimenskii GU Sokrat, 2000), sv. 3.
110. D. Vasjukov, A. Savineckij, O historii domorodých psů Čukotky, in *Tváří v tvář moří*, I. I. Krupnik, Ed. (Ekotsentr Zapovedniki, 2016), s. 447-473.
111. I. V. Kirillova, A. V. Tiunov, V. A. Levchenko, O. F. Chernova, V. G. Yudin, F. Bertuch, F. K. Shidlovskiy, On the discovery of a cave lion from the Malyy Anyui River (Chukotka, Russia). *Quat. Sci. Rev.* **117**, 135-151 (2015).
112. D. C. Salazar-García, R. C. Power, N. Rudaya, K. Kolobova, S. Markin, A. Krivoschapkin, A. G. Henry, M. P. Richards, B. Viola, Dietary evidence from Central Asian Neanderthals: (Altaj, Rusko): kombinovaný přístup založený na izotopech a rostlinných mikrozbytcích v jeskyni Čagyrskaja (Altaj, Rusko). *J. Human Evol.* **156**, 102985 (2021).
113. H. Bocherens, D. Billiou, A. Mariotti, M. Patou-Mathis, M. Otte, D. Bonjean, M. Toussaint, Palaeoenvironmental and palaeodietary implications of isotopic biogeochemistry of last interglacial neanderthal and mammal bones in scladina cave (Belgium). *J. Archaeol. Sci.* **26**, 599-607 (1999).
114. H. Bocherens, D. Billiou, A. Mariotti, M. Patou-Mathis, M. Otte, D. Bonjean, M. Toussaint, Palaeoenvironmental and palaeodietary implications of isotopic biogeochemistry of last interglacial neanderthal and mammal bones in scladina cave (Belgium). *J. Archaeol. Sci.* **26**, 599-607 (1999).
115. H. Bocherens, D. G. Drucker, D. Bonjean, A. Bridault, N. J. Conard, C. Cupillard, M. Germonpré, M. Höneisen, S. C. Münzel, H. Napierala, M. Patou-Mathis, E. Stephan, H.-P. Uerpmann, R. Ziegler, Isotopic evidence for dietary ecology of cave lion (*Panthera spelaea*) in North-Western Europe: H.: výběr kořisti, konkurence a důsledky pro vymírání. *Quat. Int.* **245**, 249-261 (2011).
116. H. Bocherens, D. G. Drucker, M. Germonpré, M. Lázníčková-Galetová, Y. I. Naito, C. Wissing, J. Brůžek, M. Oliva, Rekonstrukce gravettienské potravní sítě v Předmostí I pomocí multiizotopového sledování (13C, 15N, 34S) kostního kolagenu. *Quat. Int.* **359-360**, 211-228 (2015).
117. D. G. Drucker, R. E. Stevens, M. Germonpré, M. V. Sablin, S. Péan, H. Bocherens, Collagen stable isotopes provide insights into the end of the mammoth steppe in the central East European plains during the Epigravettian. *Quatern. Res.* **90**, 457-469 (2018).
118. M. P. Richards, M. Pacher, M. Stiller, J. Quilès, M. Hofreiter, S. Constantin, J. Zilhão, E. Trinkaus, Isotopic evidence for omnivory among European cave bears: z Peštera cu Oase v Rumunsku: pozdně pleistocenní *Ursus spelaeus*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **105**, 600-604 (2008).
119. C. Baumann, B. M. Starkovich, D. G. Drucker, S. C. Münzel, N. J. Conard, H. Bocherens, Dietary niche partitioning among Magdalenian canids in southwestern Germany and Switzerland. *Quat. Sci. Rev.* **227**, 106032 (2020).
120. C. Baumann, S. Pfrengle, S. C. Münzel, M. Molak, T. R. Feuerborn, A. Breidenstein, E. Reiter, G. Albrecht, C.-J. Kind, C. Verjux, C. Leduc, N. J. Conard, D. G. Drucker, L. Giemsch, O. Thalmann, H. Bocherens, V. J. Schuenemann, A refined proposal for the origin of dogs: The case study of Gnrishöhle, a Magdalenian cave site. *Sci. Rep.* **11**, 5137 (2021).

Poděkování: Děkujeme muzeu Ústavu ekologie rostlin a živočichů UB RAS (Jekatěrínburg, Rusko) za poskytnutí některých vzorků. R. Schultingovi,

S. Svyatko, A. Kuznetsov, Z. Landry, D. Fraser a L. Beckel sdíleli data pro tento článek.

Financování: Financování tohoto výzkumu poskytla Kanadská rada pro výzkum v oblasti sociálních a humanitních věd IG 435-2019-0706 (R. J. L. a T. N.) a Evropská výzkumná rada #295458 (D. Andersonovi a R. L.). **Author contributions:** Konceptualizace: R.J.L., T.N., E.G., L.S.F., S.J.G.-L. a A.L.W.-R. Metodologie: M. J. L.: R.J.L., T.N., E.G., L.S.F., S.J.G.-L., A.L.W.-R., P.S. a M.B. Psaní - původní návrh: R.J.L., T.N. a E.G.: R.J.L., T.N., E.G., L.S.F., S.J.G.-L., A.L.W.-R., M.B., P.S., O.P.B., V.I.B., N.E.B., N.G.D., I.V.F., V.V.G., O.I.G., S.P.G., A.V.G., L.G.I., G.L.I., A.A.K., M.V.K., P.A.K., E.V.K., B.L., I.G.N., D.V.P., A.N.P., M.V.S., N.A.S., A.B.S., a A.A.T. **Konkurenční zájmy:** A.A.T. prohlašují, že nemají žádné konkurenční zájmy. **Dostupnost dat a materiálů:** Všechny údaje potřebné k vyhodnocení závěrů v článku jsou u v e d e n y v článku a/nebo v doplňkových materiálech.

Předloženo 12 března 2022

Přijato 8. června 2022

Publikováno 22. července 2022

10.1126/sciadv.abo6493