

Domestikované lišky v průběhu věků

Již Charles Darwin si povšiml, že domestikovaní živočichové jsou výrazně variabilnější než jejich divoče žijící příbuzní, tuto variabilitu však připisoval odlišným vlivům prostředí v lidské péči. Také poukázal na to, že mnoho domestikovaných savců nese řadu sdílených znaků, které jsou u divokých zvířat mírného pásu krajně neobvyklé nebo naprosto neznámé – např. polyestrický reprodukční cyklus nezávislý na ročním období, změny rozměrů těla, povislé uši, zakroucený a zdvižený ocas nebo odlišné, často nápadnější zbarvení srsti doprovázené i případnými změnami její struktury.

Tímto postřehem se o necelé století později inspiroval ruský genetik Dmitrij Konstantinovič Beljajev se zájmem o kožešinová zvířata. Alespoň tak zní oficiální verze popisu záměru experimentu s domestikací lišek – zda byla Beljajevovou motivací opravdu ušlechtilá myšlenka experimentálního ověření Darwinových pozorování, nebo vzal zavděk první alespoň trochu genetickou prací, která se mu naskytla koncem 50. let 20. století po pádu lysenkovského antidarwinismu a antimendelizmu, zůstává otázkou. Bez ohledu na to, jaká byla jeho motivace, započal Beljajev dlouhodobý experiment založený na

prosté, avšak geniální myšlence – při domestikaci jakéhokoli zvířete, vědomé, nebo nevědomé, dojde v populaci chycených jedinců nejprve k přirozenému výběru – selektování těch, kteří dokážou tolerovat blízkou přítomnost člověka a v jeho péči se rozmnožovat. Selektce na tento znak (zjednodušeně na krotkost) by pak měla mít různorodé – pleiotropní – účinky na řadu jiných znaků, jejichž nápadné změny lze pozorovat u mnoha domestikovaných zvířat. Hlavní mechanismus tohoto jevu viděl Beljajev v destabilizující selekci, která může „rozkolísat“ optimálně nastavený systém udržovaný v úzkých mezích přiro-

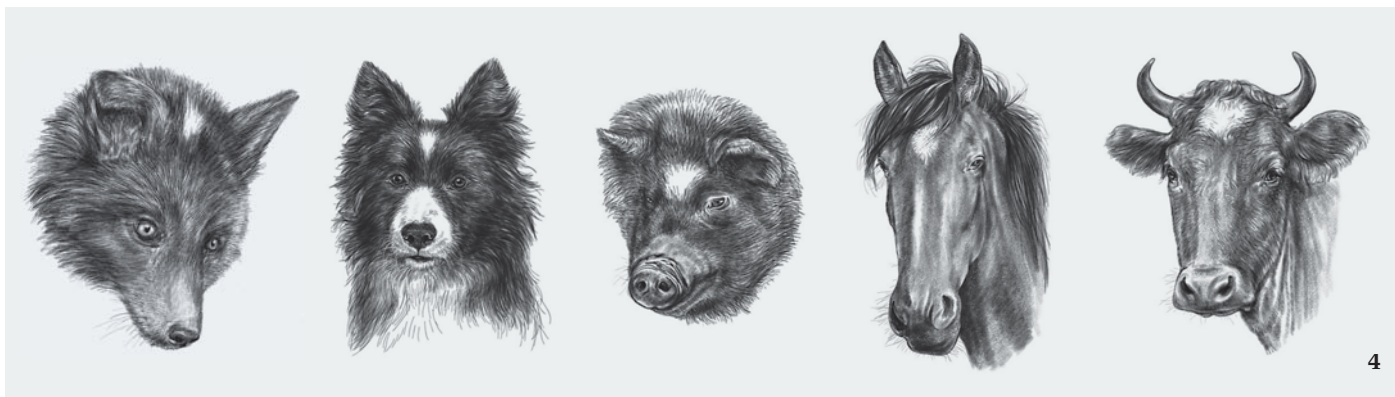
zeným výběrem. Vliv náhodných mutací se zdál zanedbatelný – je prakticky nemožné, aby spontánně vzniklé mutace za zhruba 15 tisíc let existence domestikovaného psa vytvořily byť alespoň základ dnes pozorované variability psích plemen. Změny zbarvení srsti by se možná daly vysvětlit vymizením selekčního tlaku na krycí zbarvení zvířat v zajetí, pro vysvětlení dalších znaků se však podobná hypotéza hledá poměrně obtížně.

Roku 1959 bylo pod Beljajevovým vedením do Institutu pro cytologii a genetiku v ruském Novosibirsku přivezeno 130 stříbrných lišek – forma lišky obecné (*Vulpes vulpes*) s černou srstí prorostlou světlejšími stříbrnými chlupy – z kožešinových farem v Estonsku. Podobně jako většina jiných velkochovů kožešinových lišek v Rusku a Pobaltí byly tyto farmy odnoží chovu založeného na konci 19. století na ostrově prince Eduarda ve východní Kanadě. Východokanadský původ linie experimentálních lišek nedávno potvrdila i jejich fylogeografická analýza.

Lišky zařazené do pokusu o domestikaci si tedy prošly více než půlstoletím nevědomé selekce zvířat odolnějších ke stresu. Navíc byli jako zakladatelé experimentální linie záměrně vybíráni nejkldnější jedinci z farem, zejména proto, aby se experiment urychlil (což vedlo později k diskuzím o možném vlivu tzv. efektu zakladatele, ochuzení genetické variability v důsledku založení populace malým počtem jedinců). Zároveň ale byla všechna tato zvířata stále poměrně agresivní a bázlivá, zachoval se u nich také pravidelný monoestrický cyklus. Aby se vyloučil vliv inbreedingu, tedy příbuzenské plemenitby, která může rychle snížit genetickou variabilitu populace, byla do experimentální populace občas připuštěna nepřibuzná zvířata. Koeficient inbreedingu nepřekročil hranici 0,07 (vyjádření pravděpodobnosti, že potomek bude mít dvě alely na stejném lokusu společné od jediného předka; může být 0–1), s výjimkou několika pokusů, kde byl vyšší koeficient záměrně použit k dosažení požadovaných genotypů.

1 až 3 Reakce lišek na kontakt s člověkem. Agresivní lišky byly z experimentu vyřazeny (obr. 1). Jedincům, kteří se báli, ale nekousali, bylo umožněno se množit (2). Jejich potomstvo zahrnovalo klidná zvířata, jež na člověka nereagovala negativně (3).





4

Experimentální domestikace

Tak začal dlouhodobý pokus, v jehož průběhu vznikly první cíleně domestikované lišky. Minimálně první v novodobé historii. V jižní Levantě, na severu dnešního Jordánska, byl v r. 2005 objeven 14,5–11,6 tisíce let starý hrob člověka pohřbeného s liškou, pravděpodobně liškou obecnou. V této oblasti se zároveň nacházejí společné hroby lidí a psů. Selektce na krotkost probíhala formou testu, kterému byla vystavena mláďata od stáří jednoho měsíce každý měsíc až do věku 7 měsíců. Jinak měly lišky pouze minimální kontakt s ošetřovateli. Test sestával ze dvou částí – v jedné se experimentátor pokusil lišce nakrmit z ruky, pohladit ho a zvednout, v druhé si mládě ve volném výběhu mohlo vybrat, zda se přiblíží k experimentátorovi, nebo jinému liščeti. Byla hodnocena agresivita, nebo naopak přátelskost vůči člověku. Po uplynutí testovacího období byl jedinec podle výsledného skóre přiřazen do jedné ze tříd.

Lišky třídy III při pokusu o kontakt utíkaly nebo kousaly, snesly ale krmení z ruky. Stále však byly klidnější než neklidnější lišky kontrolní skupiny zahrnující neselektovaná zvířata chovaná na kožešinu. Třída II snesla kontakt, ale nevykazovala přátelskou reakci. Třída I při testu přátelsky kňučela a vrtěla ocasem. Se šestou generací pokusných lišek byla přidána třída IE (domestikovaná elita). Lišky této úrovně již před dovršením prvního měsíce života žadonily o pozornost kňučením a pokoušely se olizovat lidi v dosahu. Předat své geny do další generace mohlo vždy jen 10 % nejochotnějších zvířat (obr. 1–3).

Souběžně se šlechtěním krotké linie byla chována i kontrolní neselektovaná linie, v r. 1970 byla přidána linie selektovaná na maximální agresivitu. Později také došlo k úpravě standardního testu tak, aby umožňoval jemnější statistickou kvantitativní analýzu jednotlivých prvků chování. Zároveň probíhaly pokusy s domestikací a genetickou analýzou jiných zvířat, např. s norky americkými, vydrami říčními nebo potkany, výsledky však byly dosti smíšené. Uchytila se pouze domestikovaná a agresivní linie potkanů.

Do současnosti prošlo rukama experimentátorů přes 50 generací krotkých lišek a přes 40 generací lišek agresivních, celkem jde o několik desítek tisíc zvířat. Ve 2.–3. generaci od začátku pokusu vymizela ze selektované krotké populace agresivní a bázlivá zvířata, ve 4. generaci bylo pozorováno vrtění ocasem, v 6. se poprvé

vyskytla domestikovaná elita s typicky psím kňučením a snahou olizovat ruce a tváře lidí v okolí. V 8.–10. generaci se objevily změny zbarvení srsti – piebaldismus (obr. 4 a 5, ohraničené plochy) a hnědé skvrny na prsou a bocích (obr. 6), nezávisle na sobě u nepříbuzných zvířat. V 15.–20. generaci se začaly objevovat výrazné morfologické změny – zkrácené končetiny, zakroucený ocas (obr. 8), zkrácený čumák, podkus či předkus, širší lebka, povislé uši (obr. 7). Některé výše jmenované znaky se objevily i v neselektované kontrolní populaci, avšak s frekvencí vždy alespoň o řád nižší než u lišek domestikovaných. Není to zase tak překvapivé, vzhledem k tomu, že si tato populace rovněž prošla neúmyslnou selekcí na toleranci stresu v rámci kožešinových chovů.

U některých krotkých samic došlo k posunutí či změně délky estru mimo původní období říje divokých i neselektovaných lišek (leden–březen), u části docházelo k páření dvakrát ročně. Analogickou změnu známe také u domácího psa (říje dvakrát ročně) oproti vlkovi (jednou ročně). Žádná liška narozená z těchto vrhů se však nedožila dospělosti, s rozkolísaným reprodukčním cyklem často souviselo zabíjení a požíráání vlastních mláďat. U krotkých lišek zároveň estrus nastupoval dříve a jejich vrhy měly v průměru o jedno mládě více. V neposlední řadě u krotkých i agresivních lišek docházelo k rozvoji specifických, na kontextu závislých hlasových projevů (vokalizace). Krotké lišky např. vydávaly „híhňavé“ hlasy (cackle) v přítomnosti lidí, zatímco u jiných druhů – lišky šedohnědé (*V. velox*), l. polární (*V. lagopus*, dříve *Alopex lagopus*) – jsou tyto zvuky uplatňovány při komunikaci s partnerem a mláďaty. I zde jde o analogii se psy a jejich štěkáním; u vlků jde o komunikaci s mláďaty. Liščata byla rovněž schopna využívat lidská gesta k hledání ukryté potravy podobně dobře jako štěňata psů srovnatelného věku.

Nově objevené znaky uvedené výše jsou stále relativně vzácné, v domestikované populaci se vyskytují s frekvencí 1 : 100 až 1 : 10 000. Je však poměrně snadné si představit následnou cílenou selekci a šlechtění linie zvířat nesoucích daný znak.

Kromě vlastní domestikace probíhaly na získané linii lišek i další studie. Zpočátku šlo zejména o pracné sestavování rodokmenů a klasická mendelistická křížení, která vedla např. k objevu podivné „neúplné dominance“ – dnes je zřejmé, že jde o epigenetickou modifikaci – pleio-

4 Piebaldismus – ohraničené plochy se ztrátou pigmentu u domestikované lišky a různých domácích savců (border kolie, prase, kůň, tur) způsobenou genem *Star*. Zde se projevuje bílou skvrnou na čele.

5 a 6 Změny zbarvení srsti u psa (obr. 5) a lišky (6). Lišky homozygotní v genu *Star* vykazují rozsáhlé části depigmentace srsti velmi podobné některým psím plemenům, např. zobrazené border kolii. U některých jedinců se také vyskytují hnědé skvrny v srsti coby semirecesivní znak, tedy s neúplnou dominancí.

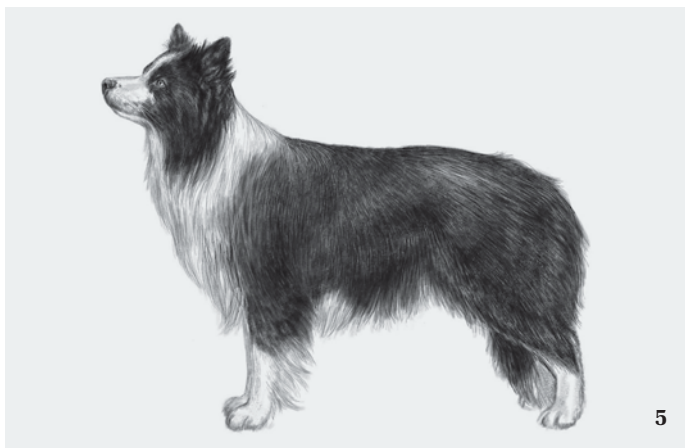
7 Povislé uši u mláděte domestikované lišky

8 Nahoru zakroucený ocas podobný tvaru u různých psích plemen. Všechny obr. upraveny podle: L. N. Trutová (1999), kreslila R. Bošková

tropního genu *Star*, zodpovědného za zmíněné odchylky ve zbarvení, např. piebaldismus, který vykazuje vyšší penetranci (pravděpodobnost projevu daného genu ve fenotypu) u potomků krotkých matek nesoucích alespoň jednu příslušnou S alelu. Tato alela zároveň ovlivňuje poměr pohlaví potomstva domestikovaných lišek. Později následovalo vazbové mapování jednotlivých lokusů asociovaných s chováním (např. agresivita/krotkost, aktivita/pasivita) za pomoci psiho genomu. Dnes se již většina analýz odehrává na genomické, epigenetické nebo transkriptomické úrovni. Čas od času však probíhají i některé klasičtější hybridizační pokusy – je poměrně zajímavé, že kříženci mezi agresivní a krotkou linií často mají smíšený fenotyp, s výjimkou hlasových projevů, které jsou vždy jen přátelské, nebo jen agresivní. Nabízí se srovnání s mezidruhovými hybridy, kteří v rámci chování vykazují intermediární fenotyp smíšený z obou rodičovských druhů. Tento jev je známý např. u papoušků rodu *Agapornis* při druhově specifickém způsobu transportu materiálu ke stavbě hnízda.

Fyziologie, neurální lišta a domestikační syndrom

Genetické analýzy jsou klíčovým mezičlánkem mezi selektovaným chováním a pochopením pozorovaných fyziologických a morfologických změn. Beljajeva hypotéza destabilizující selekce předpokládala, že výběr klidných zvířat, která jsou výrazně méně stresována, se projeví úbytkem stresových hormonů. Tento úbytek se zpětnovazebnými mechanismy promítne



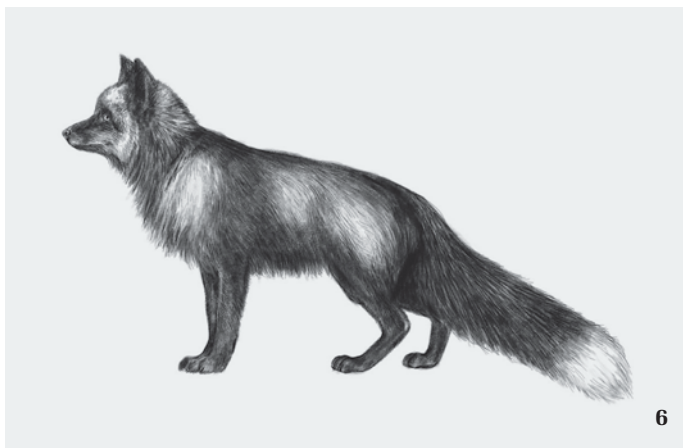
do neuroendokrinní osy hypothalamus–hypofýza–nadledviny a pohlavní žlázy. Může dojít k posunu původního nastavení a změnám načasování i průběhu různých fyziologických pochodů ovládaných tímto systémem.

V souladu s uvedenou hypotézou mají domestikované lišky v krvi výrazně méně glukokortikoidů (hormonů souvisejících se stresem zvířete), jejichž koncentrace negativně koreluje s mírou krotkosti. Výrazně se liší také exprese glukokortikoidových receptorů v různých částech těla. Pokles množství glukokortikoidů u březích a laktujících domestikovaných lišek také znamená, že se mláďata vyvíjejí na hormonálním pozadí s výrazně jiným složením, což může dále ovlivňovat jejich ontogenezi.

Kromě rychlosti a intenzity reakce na stresové podněty glukokortikoidy působí na řadu dalších fyziologických procesů, např. syntézu a degradaci serotoninu a jeho derivátů. Slouží jako přepínače mezi množním a diferenciací buněk, a vedou tedy k ovlivnění rychlosti ontogeneze. Změny jsou pozorovatelné již v rané morfogenezi embryí, během vývoje se pak nižší hladina glukokortikoidů projevuje typickou neotenií, tedy zachováním juvenilních znaků u dospělců – u lišek jde o širší lebku s menším sexuální dimorfismem, povislé uši – a zrychleným sexuální vývojem. Domestikované lišky mají už v době před dospíváním větší hmotnost gonád a vyšší koncentraci pohlavních hormonů v krvi. Pohlavní zralosti dosahují v průměru o měsíc dříve než lišky, které domestikaci nepodstoupily.

Heterochronie (rozdílné načasování nebo trvání vývojového procesu) se projevuje i v délce období, kdy lišče beze strachu poznává okolí a je vnímavější k sociálnímu kontaktu. U domestikovaných lišek tato senzitivní perioda nastává dříve, společně s brzkou schopností reagovat na sluchové podněty. Prudký nárůst glukokortikoidů spojený s ukončením nebojácného prozkoumávání okolí (explorace), rozvojem strachu a ukončením vývojem (maturací) osy hypothalamus–hypofýza–nadledviny u těchto zvířat nastupuje výrazně později. Celé časové okno, kdy je možné domestikovaná liščata přivyknout lidské společnosti a omezit strach z člověka, se rozsahem blíží tomu psímu.

Vliv domestikace na morfologii, metabolismus a genovou expresi, zejména genů asociovaných s produkcí glukokortikoidů



a jejich receptorů, v nadledvinách a hypothalamu byl popsán i u řady dalších zvířat včetně potkanů, morčat a psů. Exprese genů v psím a vlčím hypothalamu je navíc výrazně odlišnější než mezi vlkem a kojotem, kteří se od sebe oddělili jako různé druhy před více než dvěma miliony let – k vyštěpení psa z vlka došlo před kratší dobou, asi před 15 tisíci let (i když se odhady času vzniku psa liší).

Později byl objeven další prvek nadřazený tomuto neuroendokrinnímu systému – neurální lišta. Adam S. Wilkins se spoluautory (2014) uvádějí přehled znaků tzv. domestikačního syndromu, souboru změn, s nimiž se lze setkat u řady domestikovaných savců, ale také u některých ptáků či ryb. Autoři dokládají, že prakticky všechny fyziologické a morfologické charakteristiky domestikovaných zvířat jsou přímo spojeny s deriváty neurální lišty nebo jsou jimi alespoň nějak ovlivněny. Rovněž krotkost a poslušnost domácích

zvířat mohou být podle nich důsledkem zpomalení vývojových drah, na nichž se účastní buňky neurální lišty. Oslabením působení buněk neurální lišty u domestikovaných zvířat si lze vysvětlit i vznik povislých uší (nedostatečné množství chondrocytů odvozených z neurální lišty), bílých skvrn v srsti (opožděná migrace a proliferace melanoblastů z neurální lišty pod vlivem alespoň jedné S alely způsobí, že tyto buňky nezvládnou včas proniknout do tvořících se chlupových folikulů) nebo méně stresovaných zvířat (derivátem neurální lišty je i dřev nadledvin a sympatický nervový systém). Nejzáhadnější součástí domestikačního syndromu zůstává redukce mozku domestikovaných savců, která je u řady zvířat velmi nápadná (např. u prasete domácího), u domestikovaných myší a lišek se však prakticky neobjevuje.

Domestikační syndrom se tedy mezi různými druhy v detailech liší. Stále však lze mezi domestikovanými zvířaty hledat určité paralely. Rámcově jde o poměrně užitečný koncept, který mimo jiné může umožnit vhléd do výzkumu některých lidských psychických chorob. Problém však je, že dnešní doba není příliš nakloněna dlouhodobým studiím, jakou je ta, jež pod dohledem D. K. Beljajeva a Ljudmily Trutové trvá již přes 6 desetiletí. Jistě by pomohlo mít vedle liščího i jiné dobře prostudované modely.

Použitá literatura uvedena na webu Živy. K dalšímu čtení také seriál J. Zimy o domestikaci savců v Živě 2019, 1–4.

