

Domácí savci a jejich původ

2. Domestikace zvířat na úsvitu zemědělství

Asi před 10 tisíci lety vznikly usedlé populace rolníků v oblasti úrodného púlměsíce na Blízkém východě. Archeologické, archeozoologické a populačně-genetické výzkumy se ubírají ke společnému závěru, že k domestikaci čtyř nejvýznamnějších domácích druhů sudokopytníků (tura, ovce, kozy a prasete) došlo právě v této době a v tomto regionu. Rozdíly však nepochybně byly v průběhu procesu zdomácnění a šíření jednotlivých druhů. První byly domestikovány ovce a kozy, krátce po nich následoval tur (skot). U ovce a kozy se na rozdíl od tura na počátku domestikace nevyskytl výrazný populační efekt hrdla lahve (bottleneck effect), tedy velké snížení početnosti zakladatelů. Z domestikacních center na Blízkém východě se chov skotu, ovcí, koz a prasat po několika málo tisíciletích začal s neolitickými rolníky šířit do Evropy, Asie a Afriky. Postupný (klinální) pokles genetické variability směrem od vývojových center mohl být narušován křížením s divokými předky nebo migrací a selekčním tlakem. Mimo centra domestikace v jihozápadní Asii existovala u některých druhů také další ve východních částech kontinentu.

Ovce domácí (*Ovis aries*)

Systematika ovcí rodu *Ovis* byla vždy poměrně komplikovaná a mnoho geografických populací dostalo jméno zvláštního taxonu, poddruhu nebo druhu. Morfologické rozlišení ovcí podle tvaru a velikosti rohů může být problematické a nomenklatura je proto nepřehledná (viz také Živa 2012, 1: 40–43). Předpokládá se, že rod vznikl v Asii a později pronikl také do Severní Ameriky. Postupnou speciací v eurasijských horských oblastech asi před třemi miliony let celá skupina diverzifikovala a fylogenetické rozdíly jsou dnes dobře zřetelné v odlišnosti karyotypů. Přesto se různé formy v místě přirozené-

ho geografického kontaktu nebo v zajetí mohou plodně křížit. Nejzápadnější populace v Anatolii, Zakavkazí a západním Íránu se nazývají ovce kruhorohé (*O. orientalis*) a mají 54 chromozomů v diploidní sadě. Na východě se tyto ovce v íránských pohořích dostávají do kontaktu s jinou fylogenetickou skupinou nazývanou ovce stepní neboli urial (*O. vignei*), pro kterou je typických 58 chromozomů. Mezi oběma taxony se vytváří hybridní zóna. V horách střední a centrální Asie se pak vyskytuje třetí palearktická horská skupina – argali (*O. ammon*) s 56 chromozomy. Výzkum molekulárněgenetickými metodami v rodu *Ovis* odlišil 7 monofyletických linií, jejichž

vztahy odpovídají druhům rozlišeným podle charakteristik karyotypu.

Ovce byla jedním z nejdříve domestikovaných sudokopytníků a ke zdomácnění mohlo dojít již asi před 11 tisíci lety v jihozápadní Asii. Všechny ovce domácí mají v karyotypu 54 chromozomů, což dokazuje jejich původ z okruhu *O. orientalis*. Stejnou sadu nesou také mufloni vysazení na Kypru, Korsice a Sardinii, kteří jsou pokládáni za potomky domácích ovcí přivezených na tyto ostrovy již nejméně před 7–8 tisíci let, a později byli introdukováni na různá místa v Evropě. Také mitogenomické (výzkum genomu mitochondriální DNA) a další studie potvrzují původ domácích ovcí z ovce kruhorohé i odvození muflonů ze zdivočelých ovcí domácích. Zároveň však naznačují, že domestikace ovce mohla proběhnout ve dvou blízkých, ale geograficky izolovaných oblastech. Pravděpodobná je rovněž možnost opakované hybridizace s místními populacemi divokých ovcí z okruhu *O. orientalis*. Vzhledem k vyhynutí mnoha původních populací (některé taxony divokých asijských ovcí patří mezi kriticky ohrožené) a křížení s ovcemi domácími je určení zdrojové populace domestikace obtížné, nebo nemožné. Jediná údajně původní populace přežívá v Anatolii (*O. o. anatolica*) a její karyotyp se shoduje s ovcí domácí. Morfologie rohů je u této formy odlišná než u evropských muflonů a možnost jejího dlouhodobého křížení s místními domácími ovcemi se zdá pravděpodobná. Poznatky o archaické DNA jsou u ovce chudší než u skotu a prasat.

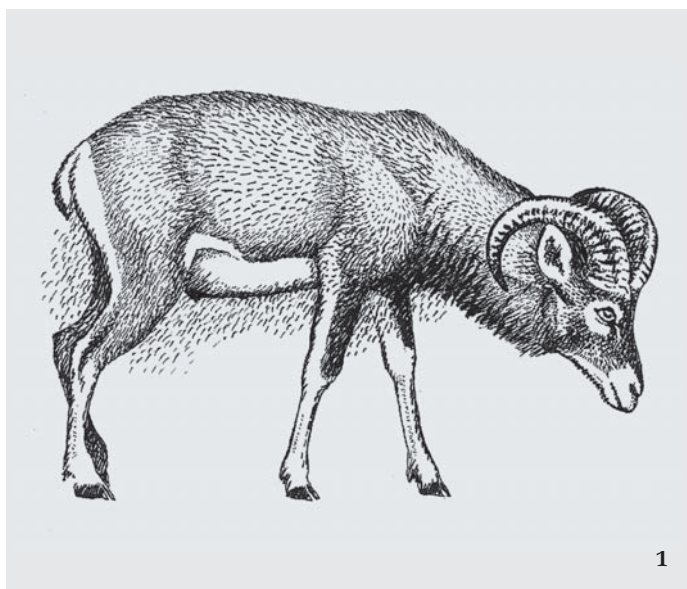
U asi 1 400 uznávaných plemen ovcí domácích se obvykle rozlišují tři genetické haploskupiny.

Koza domácí (*Capra hircus*)

Rod *Capra* se objevil v centrální Asii a k jeho evolučnímu rozrůznění došlo na přelomu pliocénu a pleistocénu, tedy před několika málo miliony let, avšak z horských

1 Ovce kruhorohá (*Ovis orientalis*) – pravděpodobný předek ovce domácí (*O. aries*). Mufloni ze středomořských ostrovů jsou potomci zdivočelých domácích ovcí.

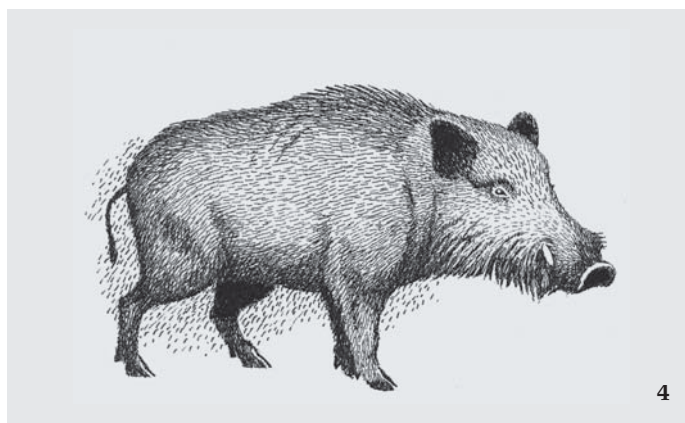
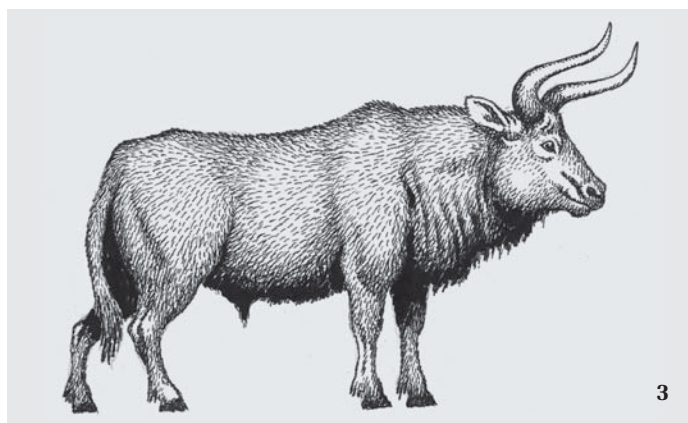
2 Koza bezoárová (*Capra aegagrus*)



1



2



prostředí, která kozy obývaly, se dochovalo jen málo fosilních dokladů. Předkem koz domácích je koza bezoárová (*C. aegagrus*) a většina jejích populací sdílí stejné haplotypy chromozomu Y jako kozy domácí. Podobně jako u ovce byl počátek domestikace velmi časný a odhaduje se do doby před více než 10 tisíci lety. K domestikaci kozy mohlo dojít v různých centrech, nebo byla výchozí populace velmi variabilní a obsahovala alespoň tři odlišné formy. Je možné, že na Blízkém východě existovala nejméně dvě domestikační centra v turecké Anatolii a pohoří Zagros v Íránu, ale jednoznačné důkazy pro tento předpoklad nemáme. Podobně jako u muflona i ostrovní populace bezoárové z východního Středozeří budou zřejmě dovezené a zdivočelé kozy domácí.

Proměnlivost mitochondriální DNA u divokého druhu a domácích plemen je značná a může být roztržena do 6 haploskupin. U více než 90 % jedinců se vyskytuje haploskupina A, ale všechny haploskupiny byly nalezeny v divokých populacích i domácích chovech, což nasvědčuje tomu, že domestikace mohla probíhat na poměrně velkém území. Málo je zatím informací o archaické DNA. Fylogeografická struktura je u domácích koz zřetelná, ale poměrně slabě vyjádřena, což nasvědčuje intenzivní migraci a vyměňování jedinců již od počátku domestikace. Uvádí se asi 665 plemen kozy domácí.

Tur domácí (*Bos taurus*)

Předkem tura domácího byl pratur (*B. primigenius*), rozšířený původně ve velkém areálu v palearktické oblasti. V dnešních chovech rozeznáváme dvě formy – běžný tauroidní a hrbatý zebuoidní typ skotu, někdy nazývané *B. taurus* a *B. indicus*. Rozlišují se zejména podle přítomnosti hrbu na zádech, ale mezi sebou se volně a úspěšně kříží. Mezi mitochondriální DNA obou domácích taxonů existuje hluboká divergence, která má počátek daleko před obdobím domestikace, a obě formy se liší také ve struktuře chromozomu Y. To podporuje názor o dvou domestikačních centrech a uvažuje se tedy o nezávislém původu na Blízkém východě a v Indii. Tauroidní skot ze západní Asie vznikl z nominální formy pratura (*B. p. primigenius*), za předka indického hrbatého skotu zebu je považována forma *B. p. namadicus*. Většina skotu v Africe je hybridního původu, má totiž mitochondriální linii shodné s evropskými chovy, ale chromozom Y asijského původu, což způsobila

rozsáhlá introgrese zebuoidního skotu. Tento genetický vliv přispěl ke zvýšení tolerance chovaných zvířat vůči teplému a suchému podnebí.

Pravděpodobným centrem domestikace skotu v západních částech Eurasie byl Blízký východ v době asi před 10 tisíci lety. Tato představa má podporu i v genetické analýze zbytků jedince starého 10 tisíc let, i když není úplně jisté, zda šlo ještě o divokého pratura, nebo zvíře v počáteční fázi zdomáčňování. Na počátku domestikace byl regionálně omezený chov ovlivněn zakladatelským efektem a početnost samic, které do něho vstoupily, se odhaduje na 80. To způsobilo pokles iniciální genetické proměnlivosti. Od Blízkého východu do Evropy je zřejmý další pokles genetické diverzity domácího skotu, jenž odráží zakladatelský efekt provázející směr neolitické expanze. Obraz postupně se snižující genetické diverzity skotu v Evropě směrem od jihozápadu k severovýchodu nasvědčuje existenci dvou hlavních migračních tras při šíření zemědělství v neolitu Evropy. Jedna vedla napříč kontinentem (hlavně Podunajím), druhá podél pobřeží Středozeřího moře (viz také Živa 2016, 5: 217–220). Mezi původní oblastí na Blízkém východě a evropskou kolonizační vlnou se však stále udržoval kontakt umožňující tok genů mezi chovanými populacemi. K introdukci skotu do Evropy došlo asi před 8 800 lety a tělesná stavba původních domácích turů přivedených do Evropy byla poměrně gracilní.

Genomická data ze studia archaické DNA naznačila, že původní evropský pratur nebyl předkem domácího skotu, neboť vykazuje velmi odlišné mitochondriální linie. V této části areálu pratur nikdy domestikován nebyl a předpokládalo se, že v Evropě ani nedocházelo k významnějšímu křížení domácího skotu s místními divokými populacemi. Novější poznatky však ukazují, že aspoň občas ke křížení evropských praturů s dovezenými domácími tury docházet mohlo (viz též Živa 2016, 5: 225–229). Četnost výskytu mitochondriálních haploskupin je sice mezi evropskými pratury a domácím skotem velice odlišná, ale objevily se také nálezy vypovídající o vzájemné introgresi. První analýza mitochondriálního genomu pratura byla provedena ze vzorku pocházejícího z Británie a ukázala, že všichni čtyři vyšetření jedinci měli jinou haploskupinu (P), než jaká se nachází v chovu domácího skotu. Jedinci z domácích chovů patří k mitochondriálnímu haplotypu T a haplo-

3 Pratur (*Bos primigenius*), předek domácího skotu, byl už ve středověku vyhuben.

4 Prase divoké (*Sus scrofa*). Všechny orig.: J. Dungal

typ P se u skotu téměř nevyskytuje. Pozdější výzkumy však naznačily složitější obraz. Haplotyp T byl nalezen u praturů z Itálie, což by bylo možné vysvětlit izolovaností a vývojovou odlišností apennských populací. Stejný haplotyp byl ale postupně objeven i u dalších praturů z různých částí Evropy. To může mít různé příčiny a nejvěrohodnější z nich je jistá míra hybridizace mezi pratury a domácím skotem. V r. 2015 byla uveřejněna první analýza celého genomu pratura. K získání sekvencí byla použita DNA izolovaná z kosti nalezené v Anglii a staré asi 6 750 let. Jaderný genom překvapivě vykazuje podstatnou příměs pocházející z lokálních chovů skotu a současná britská a irská plemena nesou prokazatelně dědičné znaky získané od místních praturů. To svědčí o minulé hybridizaci a lokalizovaném toku genů. I africké chovy skotu byly v minulosti v určité míře kříženy se severoafrikými pratury a genetické vlastnosti asijského domácího skotu dokonce naznačují možnost hybridizace s jinými druhy turů. Analýza genomu pratura ukázala, že geny, u nichž je indikován vliv pozitivní selekce, se mohou uplatňovat v nervové činnosti, při růstu, v dějích metabolismu nebo v imunitní odpovědi. Uskutecnila se řada pokusů zpětně vyšlechtit původní vnější podobu (fenotyp) pratura a setkaly se s určitým úspěchem. Dědičný základ druhu (genotyp) je však z větší části nezávratně ztracen.

Statistiky Organizace pro výživu a zemědělství OSN odhadují, že počet žijících plemen tura domácího se blíží 1 200.

Prase domácí (*Sus domesticus*)

Původ prasete domácího z prasete divokého (*S. scrofa*) je nesporný, ale otázky vzbuzuje místo domestikace a odvození domácích chovů z jednotlivých geografických populací polytypického předka s mnoha poddruhy a rozlehlým areálem. Obecně se soudí, že prasata byla nezávisle a víceméně současně domestikována v Anatolii a v údolí Mekongu v Číně asi před 9–10 tisíci lety. Mezi západoasijskou a východoasijskou linií prasat domácích mohlo docházet k výměně genů, ale vdaleko menším rozsahu, než přinesla introgrese způsobená křížením s divokými

prasaty v obou původních oblastech domestikace. Domácí prasata mají v somatických buňkách obvykle 38 chromozomů, ale u divokých počet kolísá mezi 36 a 38. To naznačuje fylogenetické rozdíly mezi původními geografickými populacemi prasat divokých i vliv křížení.

Archeozoologické nálezy v Anadolii napovídají, že vnější podobu prase domácí získalo asi před 7–8 tisíci lety. Datovaná introdukce prasat na Kypr však ukazuje, že lidé zřejmě aktivně ovlivňovali divoké populace již dlouho předtím. Z jihozápadní Asie se chov domácích prasat šířil po Blízkém a Středním východě a pronikal do Evropy. Tam domácí prasata přivedli první zemědělci pravděpodobně již před více než 8 tisíci lety. Evropské prase divoké nebylo nezávisle a záměrně domestikováno, ale docházelo k častému křížení a vyvolaný tok genů ovlivnil genetický základ introdukovaných prasat domácích. Původně anatolská mitochondriální linie prasat domácích tak byla na evropském

kontinentě postupně nahrazena místní linií prasat divokých. Asi před 2 500 lety byla evropská prasata domácí dovážena zpětně do Anadolie a křížení s místními chovy způsobilo znovu výměnu původní mitochondriální linie za haplotypy zděděné od evropských divokých prasat. Původní mitochondriální linie zakladatelů u evropských prasat domácích v důsledku křížení postupně zmizely, ale obdobné změně v jaderném genomu patrně zabránila umělá selekce. Podobné změny mitochondriálního genomu nastaly také u prasat domácích ve východní Asii.

Vývoj prasete domácího je tedy výrazně odlišný např. od skotu, což má zjevnou příčinu v tom, že prase dlouhou dobu zůstávalo spíše volně se pohybujícím komenzálem člověka a ke křížení s divokými prasaty docházelo mnohem častěji. Teprve v pozdním středověku a na začátku novověku začal převládat stájový chov a volný pohyb prasat (např. lesní pastva) byl omezen. Kryštof Kolumbus již při dru-

hé cestě dovezl prasata do Ameriky, ale domácí prasata chovaná dnes v Americe jsou od iberských poměrně vzdálená a asi byla ovlivněna křížením s jinými plemeny. Od 17. století byla do Evropy přivážena prasata z chovů v Číně a křížena s místními chovy. Rozdíly mezi genomem středověkého domácího prasete a nyníějšími mezinárodními plemeny jsou zřejmě dány hlavně touto introgresí z čínských chovů. Složení genomu prasete domácího vypovídá, že na lokusy ovlivňující morfologii a chování působila silná selekce. Opakovaný výběr domestikačních znaků však patrně vyvažoval homogenizační vliv toku genů z populací divokých prasat a vymezoval v genomu „ostrůvky domestikace“. Dnes se rozlišuje více než 600 plemen prasat domácích.

V příští části se zaměříme na domestikaci koní, oslů, velbloudů a lam.

Seznam doporučené literatury uvádíme na webové stránce Živy.

Petr Kment, Alexandra Hánová, Martin Vašíček

Kněžice mramorovaná na Moravě i v Čechách

Nedávno jsme v Živě (2016, 3: 135–137) představili dva druhy invazních kněžic – k. mramorovanou (*Halyomorpha halys*) a k. zeleninovou (*Nezara viridula*) s cílem zapojit čtenáře do pátrání po těchto invazních druzích ploštic, jejichž výskyt u nás jsme očekávali. I přes tuto snahu si dala kněžice mramorovaná na čas první jedinec byl v České republice uloven až v létě 2018.

Zatímco jsme čekali na zdejší první nález, kněžice mramorovaná se úspěšně šířila v dalších oblastech (nejen) Evropy. Do r. 2018 byla postupně doložena ve Španělsku, v Belgii, Nizozemsku, ve Švédsku

(Stockholm), Slovinsku, Chorvatsku, Bulharsku, na jihu evropského Ruska (v okolí Soči), v Gruzii, Turecku, ale i v Chile. V říjnu 2016 byla nalezena na jižním Slovensku ve Štúrově (Hemala a Kment 2017).



V České republice byl první exemplář této ploštice zachycen v Lukové u Přerova na střední Moravě, a to v srpnu 2018 světelným lapačem monitorovacího systému Ústředního kontrolního a zkušebního ústavu zemědělského (ÚKZÚZ). Za první nález v Čechách vděčíme L. Valeriánovi a A. Bernardové, kteří 13. a 14. prosince 2018 chytili jednoho samce a samici ve svém bytě v Praze-Holešovicích, s pomocí výše zmíněného článku v Živě je správně určili a následně věnovali do sbírek Národního muzea. Je pravděpodobné, že si kněžice přinesli domů spolu s nákupem ovoce a zeleniny z holešovické tržnice (Kment a Březíková 2018). Již 20. ledna 2019 byla nalezena jedna samice v bytě v ulici Náplavka poblíž centra Brna (našla A. Hánová, určitel M. Vašíček, obr. 1), kam byla patrně přinesena se senem zakoupeným ke krmení morčete. Další samice pak byla odchycena 1. února 2019 v Praze na Letné (ulice Milady Horákové, kde ji našel J. Bzírský, determinace P. Kment), pronikla do bytu zřejmě ventilačním světlíkem.

Vzhledem k tomu, že sledování kněžice mramorované je nadále zajímavé, ať už pro vědecké bádání, nebo zemědělskou praxi, kde může páchat značné škody na ovoci a plodové zelenině (blíže ve zmíněném Živě 2016, 3), bylo na webové stránce BioLib.cz (<https://www.biolib.cz/cz/speciesmappingtaxa/id3/?sectid=8>) založeno mapování výskytu tohoto druhu, a také podobné původní k. mlhovitě (*Rhaphigaster nebulosa*). Budeme proto i nyní všem čtenářům Živy vděční za hlášení nálezů.

Navíc musíme připomenout, že další z hledaných invazních druhů ploštic, kněžici zeleninovou (blíže Živa 2016, 3), se u nás zatím nalézt nepodařilo, přestože se úspěšně šíří u sousedů v Rakousku i na jižním Slovensku, severně po Nitru a Košice, a dokonce v jižním Polsku.

Použitá literatura uvedena na webu Živy.

1 Kněžice mramorovaná (*Halyomorpha halys*), samice nalezená v Brně v lednu 2019. Foto J. Procházka