

Domácí savci a jejich původ

3. Druhá domestikační vlna

V předchozí části jsme se věnovali vzniku první skupiny nejvýznamnějších domácích druhů sudokopytníků – tura, ovce, kozy a prasete – na Blízkém východě i ve východní Asii (Živa 2019, 2: 87–89). Další významná fáze domestikačního procesu probíhala převážně v Eurasii, částečně v severní Africe a některé paralelní události nastaly také v Jižní Americe. V této pozdější vlně nebylo zdomácnění již tak jednoznačně spojeno se zemědělstvím a domácí zvířata byla používána k rozmanitějším účelům, především k dopravě a válčení.

Kůň domácí (*Equus caballus*)

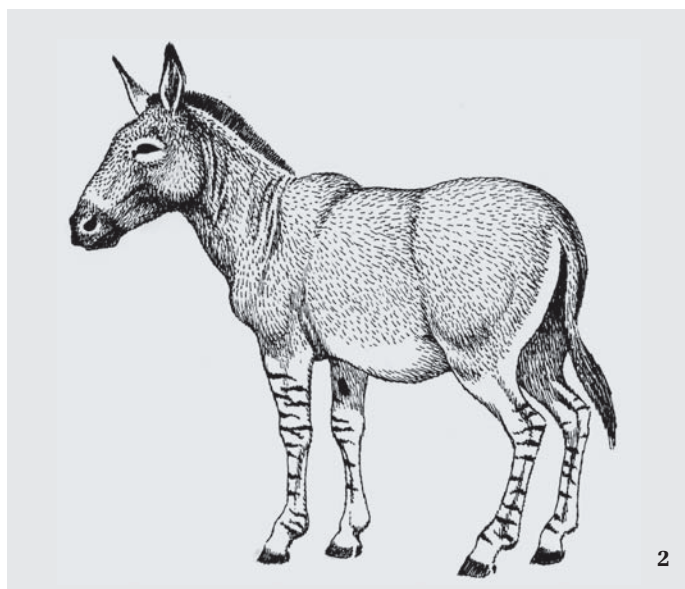
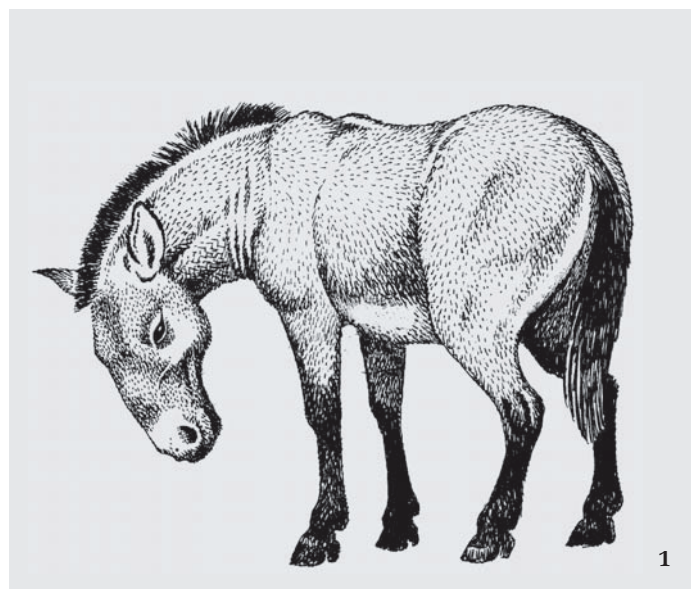
Domestikace koně nejspíše začala ve stepích západní Eurasie a její počátky jsou pozdější než u většiny jiných zdomácnělých kopytníků. Nejstarší spolehlivý archeologický nálezk domáciho koně pochází z Kazachstánu a je starý asi 5 500 let. Původ koně domácího stále není jednoznačně objasněn a zdá se, že domestikace zasáhla několik divokých předků, kteří se mezi sebou lišili možná i na druhové úrovni. Na konci pleistocénu došlo k hromadnému vymírání, jež postihlo hlavně velká zvířata. Role člověka v tomto vymírání je nejistá, ale lidské vlivy byly zjevně důležitou příčinou značného snížení početnosti koní v Eurasii v posledním období glaciálu a v průběhu holocénu. Eneolitická kultura Botai ze stepí centrální Asie, která po sobě zanechala zbytky sídlišť v Kazachstánu, poprvé domestikovala koně a náhle přešla od obživy lovem a sběračstvím k intenzivnímu chovu koní a usedlému způsobu života. Velmi překvapivým výsledkem analýzy DNA z kosterních zbytků domácích koní nalezených na této lokalitě a v jejím okolí je genetická podobnost až identita s divo-

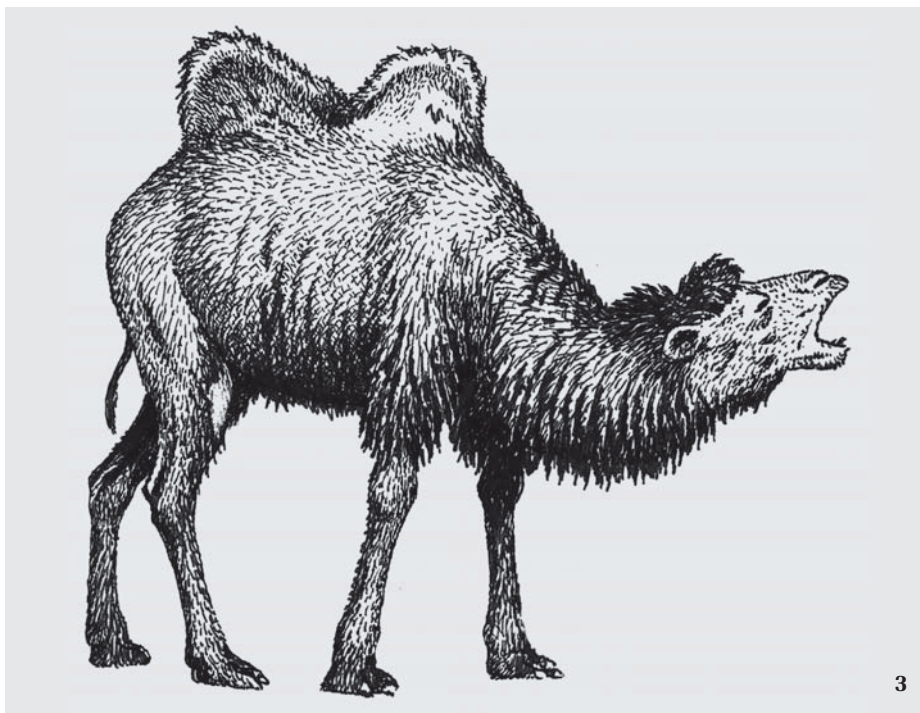
kými koni Převalského (*E. przewalskii*). Tento nálezk byl vysvětlen tím, že přežívající koně Převalského jsou vlastně zdivočelí potomci původních domácích koní z Botai. Jejich divoký předek se nezachoval, ale musel to být druh velmi podobný koni Převalského. Zpětná feralizace koně Převalského byla provázena změnami ve fenotypu, jejich předpokládání předchůdci, domácí koně z Botai, byli robustnější a měli proměnlivé zbarvení.

Všichni koně domácí mladší než čtyři tisíce let však patří již k jiné vývojové linii. Mají jen malou příměs koní z Botai a genetiky jsou značně odlišní od koně Převalského. K expanzi této nové linie a zásadní změně genofondu domácích koní došlo během třetího tisíciletí před naším letopočtem. Tehdy se šířila nová forma koně domácího, jejímž předkem musel být jiný druh než kůň Převalského. Můžeme pouze usuzovat, že k nové domestikaci koní mohlo dojít ve východoevropských stepích, západně od původní oblasti prvního domestikačního pokusu v Kazachstánu. Nejpravděpodobnějším předkem by pak byl divoký kůň tarpan (*E. ferus*), který vymřel na počátku 20. století. Tento

předek je ale poněkud tajemný, neboť existuje podezření, že poslední tarpani již byli zkříženi s domácími koni, nebo šlo pouze o zdivočelé domácí koně. Přibývání koní domácích během časné doby bronzové zřejmě souvisí s rozsáhlou expanzí lidských populací. Chov koní mohl být spojen se šířením indoevropských jazyků, vynálezem kola a nových způsobů metalurgie, jejichž nositeli byly kultury, které se vynořily z pontokaspických stepí asi před pěti tisíci lety. Nejstarší kůň domácí moderní linie byl nalezen v maďarském Dunajúvárosu a jeho stáří bylo odhadnuto na více než čtyři tisíce let. V molekulárním stromu představuje bazální větev moderních koní a má příměs další neznámé linie.

Je tedy zřejmé, že historie domestikace koní byla nečekaně složitá. Rozpletení jejího průběhu je znesnadňováno tím, že mezi botaiskou a moderní linií domácích koní docházelo k introgresi (kterou zprostředkovaly hlavně klisny) a po iniciální domestikaci nepochybně určitou dobu probíhalo také křížení s divokými předky. Divergence předchůdce moderního koně domácího a koně Převalského nastala nejméně před 45 tisíci lety, ale i po oddělení mezi nimi docházelo k druhotné introgresi. Průběh dávných událostí však mohl být ještě spletitější. Podle genetických údajů totiž existovala třetí forma koní, která vstoupila do domestikačního procesu a přežívala až do doby asi před pěti tisíci lety (tedy do počátků domestikace). Tato archaická bazální linie je známa z nálezů z vysokých zeměpisných šířek arktické Asie, z poloostrova Tajmyr nebo z Jakutska, a nejstarší nálezy jsou datovány do období zhruba před 43 tisíci lety. Mohli to být příbuzní společného předka sesterské dvojice koně Převalského a moderního koně domácího. Přesná doba introgrese nebyla určena, ale dědičný příspěvek této formy stále zřetelně vystupuje u uralských a skytských koní z doby bronzové a železné. Později moderní domácí koně rychle ztráceli genetickou rozmanitost a stopy této archaické linie v jejich genomu postupně mizely. Dnešní domácí koně z Jakutska, kteří se výborně adaptovali na chladné klimatické podmínky, s touto starobyklou linií již nemají





3

- 1 Kůň Převalského (*Equus przewalskii*) zřejmě není předkem dnešních koní domácích (*E. caballus*), ale byl u něj proveden první domestikací pokus.
- 2 Osel africký (*Equus africanus*), předek osla domácího (*E. asinus*)
- 3 Velbloud dvouhrbý (*Camelus ferus*) patrně nebyl přímým předkem domácího drabaře (*C. bactrianus*), který vznikl z jiné, dnes vymizelé formy.
- 4 Velbloud jednohrbý – dromedár (*C. dromedarius*) odvozuje svůj původ z předka na Arabském poloostrově, který ve volnosti zcela vymizel.

nic společného a nedávný původ odvozují z moderních chovů. Nejasný je hypotetický příspěvek západoevropských divokých koní k domestikaci. V holocénu se stepi udržely kromě pontokaspické oblasti také na Pyrenejském poloostrově a v těchto územích se dodnes uchovala vysoká genetická diverzita domácích koní. To ukazuje na

možný původ v této oblasti, o případném předkovi však nemáme žádné spolehlivé informace.

Důsledkem složitého vývoje, opakovaného křížení s divokými předky a značné pohyblivosti stád domácích koní je absence fylogeografické struktury v dnešních populacích koní domácích. Počet jejich uznávaných ras přesahuje 800, typická je velká proměnlivost mezi plemeny, ale velmi nízká uvnitř jednotlivých plemen. V genetické struktuře chovů je navíc nepatrný rozdíl mezi pohlavími, který se projevuje odlišnou proměnlivostí znaků děděných po otci a po matce. Dnešní domácí koně totiž mají vysokou proměnlivost mitochondriální DNA, která kontrastuje s téměř úplnou homogenitou sekvencí na chromozomu Y. Z toho plyne, že samci k utváření dědičné rozmanitosti přispívali jen málo, zatímco podíl klisen byl značný. Zvláště v posledních dvou stoletích intenzivního šlechtění konvergují

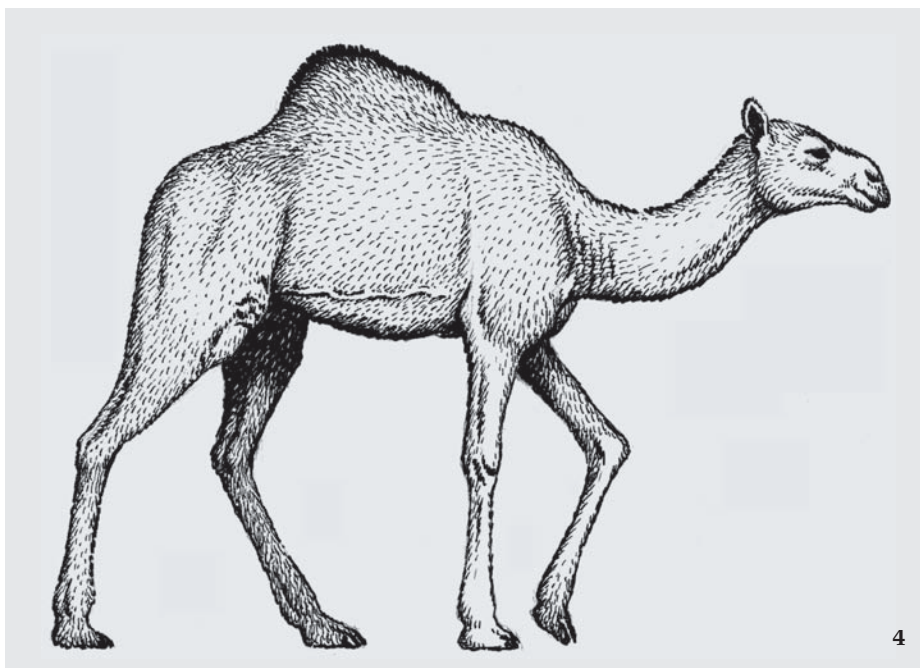
otcovské linie jen k několika málo hřebcům. V porovnání s genomy koní z pozdního paleolitu mají dnešní chovy vyšší mutační zátěž a na různých lokusech je patrná selekce znaků ovlivňujících způsob pohybu, fyziologii, individuální vývoj a chování.

Osel domácí (*Equus asinus*)

Genetická analýza fosilních nálezů záhadného osla *E. hydruntinus* z Evropy, Středního východu a jižní Sibíře ukázala na existenci dvou vývojově vzdálených forem. Evropští a západoasijsí osli přiřazování k tomuto taxonu byli blízké příbuzní žijícímu druhu osla asijského neboli poloosla (*E. hemionus*), ale sibiřské nálezy patřily zcela zvláštní linii rodu *Equus*, s některými morfologickými podobnostmi s vymřelými formami ze středního pleistocénu. V Evropě byl *E. hydruntinus* určitě přítomen ještě asi před pěti tisíci lety a existují spekulace o výskytu i v dobách pozdějších. Údaje o přežívání do středověku v Portugalsku jsou však pokládány za chybné a o jeho zdomácnění nemáme žádné doklady.

Zdá se prokázat, že osel domácí pochází z afrických divokých oslů a účast asijských oslů *E. hemionus* (blíže o nich Živa 2004, 6: 278–280) je v tomto ohledu vyloučena. Mezi domácími osly byly rozlišeny dvě výrazné linie, jejichž oddělení napovídá, že osli byli domestikováni ve dvou odlišných místech. Jedna linie se odvozuje od osla nubijského (*E. africanus africanus*), původ druhé není jasný, ale uvažuje se o blízké příbuzném oslu somálském (*E. a. somalicus*), který je dnes na hranici vymření (viz také Živa 2008, 1: 34–36 a 4: 183–185). Původ domácího osla se snaží osvětlit dvě hypotézy. Podle jedné byl osel domestikován v údolí Nilu již na počátku staroegyptské říše před 6–5 tisíci lety z osla nubijského. Druhá hypotéza pokládá za oblast původu osla domácího jiné části severovýchodní Afriky, zejména Súdán a Somálsko, kde pastevecké kmeny před 7–6,5 tisíci lety musely změnit způsob života s ohledem na vysušování Sahary. Domnělé pozůstatky domácích oslů však byly nalezeny i mimo tato dvě zvažovaná centra, v Levantě a na Arabském poloostrově. Podle některých názorů na základě archeologických nálezů byl osel domácí, nebo spíše osel v rané fázi domestikace poměrně hojný v Jemenu již zhruba před 7 800 lety. Z genetických poznatků je odvozována poněkud kratší doba domestikace, odhadovaná asi na pět tisíc let. Největší rozmanitost alel mikrosatelitových lokusů byla zjištěna v Súdánu a Jemenu. Výsledky tak podporují názor, že osel domácí byl původně domestikován v severovýchodní Africe, ale je možné, že další nezávislé centrum se nacházelo právě v Jemenu.

Genetické analýzy domácích oslů ukázaly na sníženou genetickou proměnlivost a omezenou heterozygotnost. U osla domácího však neprobíhala tak intenzivní selekce jako u koně. Mezi studovanými populacemi domácích oslů nebyla potvrzena zjevná geografická struktura, což odpovídá poznatkům získaným z mitochondriální DNA. Rozlišuje se asi 185 oslích plemen.



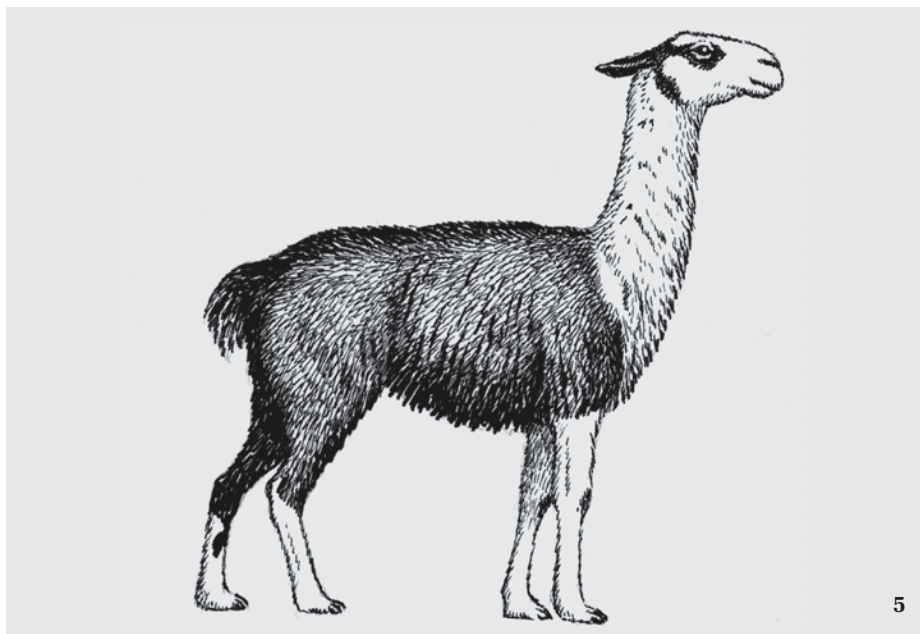
4

Velbloudi – drabař (*Camelus bactrianus*) a dromedár (*C. dromedarius*)

Domestikace velbloudů umožnila život lidských společenstev v okrajových částech afrických a asijských pouští a polopouští. Využity byly unikátní vlastnosti těchto zvířat, které se vyvinuly jako přizpůsobení k životu v suchých a velmi teplých oblastech a projevují se v hospodaření s vodou, v genech imunitního systému nebo ve složení mléka. Sekvenování genomu velbloudů umožnilo popsat některé metabolické dráhy s příslušným adaptivním významem.

O historii domestikace velbloudů víme jen málo, zaplňuje ji řada různých otázek, což souvisí s chudou archeologickou dokumentací. Doba divergence velblouda jednohrbého a v. dvouhrbého se odhaduje na 8–5 milionů let a úvaha, že velbloud dvouhrbý mohl být předkem drabaře i dromedára, je tedy zjevně nesprávná. Byla také vyvrácena domněnka, že embrya dromedárů procházejí stadiem se dvěma hrby a oba velbloudi tak mohou být blíže příbuzní. Oba domestikovaní velbloudi nesporně pocházejí z různých předků, v poslední době se ale prosazuje rozlišení tří žijících druhů – *C. dromedarius*, *C. bactrianus* a *C. ferus*. Všechny tyto druhy prošly nezávislým vývojem a opakovanou dramatickou redukcí populační velikosti, zejména v poslední době ledové a v holocénu. Celogenomové údaje o polymorfismu jednotlivých nukleotidů (SNP) ukázaly, že efektivní populační velikost velbloudů klesala v průběhu posledního glaciálu a k dalšímu snížení došlo v období domestikace před 6–4 tisíci lety. Fylogeneticky nečekané je zvláště rozlišení divokých a domácích velbloudů dvouhrbých jako dvou samostatných druhů, které znamená, že poslední přežívající divocí velbloudi v Mongolsku a Gobi (*C. ferus*) nebyli přímými předky domácího dvouhrbého velblouda drabaře (*C. bactrianus*). Mezi oběma druhy dvouhrbých velbloudů byla u mitochondriálního genomu zjištěna nukleotidová divergence téměř 3 %. To sice není velký rozdíl, ale oddělení obou linií bylo odhadnuto na 1,5–0,7 milionu let, a to znamená, že se musely oddělit velmi dlouho před domestikací drabaře, ke které došlo před 6–4 tisíci lety.

Poněkud záhadný je také původ jednohrbého domácího velblouda dromedára, jehož bezprostřední předek byl dlouho neznámý. Určité vyjasnění přinesly až nové archeologické nálezy a výzkum archaické DNA. Ukázalo se, že divocí dromedáři žili až do holocénu na omezeném území Arabského poloostrova a ještě ve třetím a druhém miléniu před naším letopočtem se na jeho východním pobřeží vyskytovali poměrně hojně. V této oblasti tehdy ještě existovaly mangrovové porosty, které divocí velbloudi obývali. K jejich zdomácnění patrně došlo v jihovýchodním výběžku poloostrova, ale po prvotní domestikaci ještě nějakou dobu pokračovalo křížení s jedinci z divokých populací. Dromedár je jedním z pozdně zdomácnělých savců a předpokládá se, že k jeho domestikaci došlo někdy na konci druhého tisíciletí před naším letopočtem, tedy před více než třemi tisíci lety. Samotný divoký druh brzy po domestikaci vymřel a zřejmě se nedožil začátku našeho letopočtu.



5

Skutečnost, že domácí velbloudi byli používáni zejména k dopravě, vedla ke značné pohyblivosti chovaných stád a ta se odráží v jejich nezřetelné genetické geografické struktuře. Týká se to zvláště populací domácích dromedárů, které mají v zásadě panmiktický charakter svědčící o intenzivním toku genů mezi různými oblastmi výskytu. Výjimku tvoří pouze chovy ve východní Africe, které jsou do určité míry izolované, možná v důsledku samostatné introdukce. Rovněž domácí dvouhrbí velbloudi jsou geneticky poměrně uniformní a jen nepatrné rozdíly byly zjištěny mezi moderními chovy a pozůstatky zvířat z doby bronzové a železné. To nasvědčuje, že proběhla jediná domestikační událost.

Mezi všemi třemi formami žijících velbloudů donedávna docházelo, případně stále dochází, ke křížení. Využití velbloudů k dopravě po Hedvábné stezce vedlo k záměrnému křížení dromedárů a drabařů, kteří se na trase setkávali. V Asii v některých oblastech dodnes existují plemena hybridního původu, u kterých je v první generaci patrný příznivý heterózní efekt, avšak další generace již mají potíže s plodností. Introgrese genů domácích velbloudů byla prokázána také u divokých populací *C. ferus* v centrální Asii, které jsou ohroženy vyhynutím.

Lama krotká (*Lama glama*) a alpaka (*Vicugna pacos*)

Původ domácích lam byl vždy sporný – pátrání po jejich vývojové minulosti komplikovalo křížení mezi druhy a velký úbytek divokých populací i domácích chovů po španělském vpádu do Jižní Ameriky. O domestikaci lam neexistují žádné písemné zprávy a po španělské invazi se nedochovala ani ústní tradice domorodých indiánů. Předpokládalo se, že obě domácí formy – lama krotká a alpaka – byly odvozeny z lamy guanako (*L. guanaco*), další divoký druh vikúna (*V. vicugna*) nebyl s domestikací vůbec spojován. Objevily se také názory, že domácí lama alpaka mohla vzniknout křížením obou divokých druhů. Soudí se, že lamy guanako a vikúna divergovaly před 3–2 miliony lety. Genetické

5 Lama alpaka (*Vicugna pacos*) byla domestikována z divoké vikúni (*V. vicugna*). Všechny orig. J. Dungel

poznatky založené na sekvencích mitochondriální DNA nejprve nedaly na vztah volně žijících druhů a domácích forem jednoznačnou odpověď, ale proměnlivost mikrosatelitů a kombinovaná analýza doložily genetickou příbuznost mezi vikúnou a alpakou a mezi guanako a lamou krotkou. Prokázána byla rovněž oboustranná hybridizace původních druhů a jejich zdomácnělých potomků.

Archeozoologické nálezy naznačují, že alpaka mohla vzniknout v centrálních peruánských Andách před 7–6 tisíci lety. Vznikla z divoké vikúni, která měla v horských oblastech Jižní Ameriky ještě na konci pleistocénu mnohem rozsáhlejší areál, než obývá dnes. Lama krotká byla domestikována z nejsevernějších populací lamy guanako. Oba divoké druhy lam jsou navzdory zařazení do odlišných rodů poměrně blízké příbuzné a mají také shodné karyotypy. Odlišné jsou však jejich ekologické nároky. Je mezi nimi možná vzájemná hybridizace a k záměrnému křížení obou domácích lam dochází i v dnešní době. S tím může souviset také snížení kvality vlny získávané z alpaky. I přes smíšený genetický základ zůstávají domácí lamy označovány druhovými jmény – alpaka (*V. pacos*) a lama krotká (*L. glama*).

V závěrečné části seriálu se zaměříme na další formy domácích savců s rozmanitou a často poměrně zvláštní historií – na zdomácnění orientálních velkých turů ve střední a východní Asii, domestikaci morčete v Jižní Americe, na specifický původ domácího králíka i na osudy různých domestikovaných druhů šelem.

Seznam použité a doporučené literatury uvádíme na webové stránce Živý.

S velkou lítostí a jen díky předem pečlivě připravenému rukopisu dokončujeme tento seriál bohužel již bez jeho autora – vzpomínku na pana profesora Jana Zimu najdete na str. LXVII–LXVIII kuléru.

Redakce