

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích  
Přírodovědecká fakulta  
Katedra zoologie



## **Fylogeneze zeber se zvláštní pozorností k zebře bezhřívě**



**Ludmila Pohlová**

Bakalářská práce 2008

Vedoucí práce: **Mgr. Jan Robovský**

Pohlová, L., 2008: Fylogeneze zeber se zvláštní pozorností k zebře bezhřívé. [Phylogeny of zebras with particular attention to maneless zebra. Bc. Thesis, in Czech.] - 34 pp., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

**Anotace:**

This work aims, by means of a review, to sum up recent knowledge about the taxonomy and phylogeny of Equidae which comprise a bone of contention due to substantial homogeneity of this group. We have especially focused upon zebras and proposed a method that may help to unravel the aforementioned crisis and raise a question of the taxonomical status of maneless zebra.

Prohlašuji, že jsem svoji bakalářskou práci vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě - v úpravě vzniklé vypuštěním vyznačených částí archivovaných Přírodovědeckou fakultou - elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

V Českých Budějovicích dne 5. 5. 2008

Ludmila Pohlová

**Poděkování:**

Především bych chtěla poděkovat svému školiteli Honzovi Robovskému a to nejen za spoustu času, který mi věnoval, ale i za pomoc s překlady hlavně německé odborné literatury. Za dosavadní pomoc při sběru materiálu a veškerou ochotu děkuji Ludkovi Čulíkovi ze Zoo Dvůr Králové. Dále jsme vděční za cenné rady z oblasti molekulárního výzkumu Alešovi Horákovi, Radce Piálkové a Míle Novákové a za poskytnutí úvodní ilustrativní fotografie Sašovi Pospěchovi. V neposlední řadě děkuji svým rodičům za to, že mě podporují po celou dobu studiu.

## Obsah:

Úvod.....	1
1. Taxonomie.....	2
1.1 Taxonomie recentních koňovitých podle Grovese (2002).....	3
1.1.1 Podrod <i>Equus</i> (koně).....	3
1.1.2 Podrod <i>Hemionus</i> (asijský osli).....	3
1.1.3 Podrod <i>Asinus</i> (afričtí osli).....	5
1.1.4 Podrod <i>Hippotigris</i> (horské zebry neboli zebra horská).....	5
1.1.5 Podrod <i>Quagga</i> (stepní zebry neboli zebra stepní).....	5
1.1.6 Podrod <i>Dolichohippus</i> (zebra Grévyho).....	7
1.2 Rozpory v taxonomii koňovitých.....	8
1.2.1 Rozpory na (pod)rodové úrovni.....	9
1.2.2 Rozpory na (pod)druhové úrovni.....	9
1.2.3 Rozpory v názvosloví.....	10
2. Fylogeneze.....	11
2.1 Jeden pokus ještě před fylogenetickými analýzami.....	11
2.1.1 Postkraniální znaky.....	11
2.1.2 Lebka.....	12
2.1.3 Zuby.....	12
2.1.4 Etologie.....	12
2.1.5 Chromosomy.....	13
2.1.6 Souhrn.....	13
2.2 Závěry usuzované na základě fylogenetických analýz.....	14
2.2.1 Morfologie.....	14
2.2.2 Chromosomy.....	16
2.2.3 Biochemická data.....	17
2.2.4 Sekvenační data.....	19
Analyzování „pravěké“ DNA.....	23
Původ domácích forem podle molekulárních dat.....	24
3. Diskuse.....	26
3.1 Fylogenetické vazby koňovitých.....	26
3.2 Zebra bezhřívá - zajímavý taxon?.....	26
3.3 Perspektivy.....	27
4. Závěr.....	30
5. Literatura.....	31

## Úvod

Koňovití jsou velice atraktivní savci, kteří byli a jsou člověkem vnímáni jako zvířata elegantní a v případě koní a oslů i užitečná (např. Groves 1974; Clutton-Brock 1992; v češtině např. Volf 1980 a Edwards 1998). V případě domácího koně do hry vstupuje i jeho exkluzivita, dána i tím, že byli nástrojem války až do roku 1939 (Diamond 2004). Někteří příslušníci koňovitých, konkrétně zebry, jsou pak pro řadu lidí neodmyslitelným atributem divoké přírody, tedy konkrétně africké savany. Velice zajímaví jsou koňovití i pro paleontology, protože mají neobyčejně bohatý fosilní záznam, který patří mezi nejslavnější učebnicové příklady evoluční proměny u živočichů (např. Groves 1974; Franzen 1984; Forsten 1989). Při pohledu na evoluci koňovitých lze pozorovat redukci původních pěti prstů na jeden (zbytky II. a IV. prstu jsou ale patrné ještě dnes ve formě kostí bodcovitých přiléhajících k záprstí a nártu), zvětšování tělesné velikosti, přechod od nízkých korunek zubů na vysoké s později se objevenými kořeny apod. (Franzen 1984; Forsten 1989). Tyto evoluční kroky měly vazbu na změnu globálního klimatu - např. globální nárůst sušších travnatých biotopů typu savan a stepí, namísto vlhkých pralesních celků. K tomu se přičítávají i zajímavé mezikontinentální výměny (např. Forsten 1989).

Jsou to lichokopytníci příbuzní z recentních savců tapírům a nosorožcům, které nespojuje počet prstů, ale spočívání váhy na středním prstu (viz např. Groves 1974). Je pro ně tedy typický jeden prst (původní střední prst pětiprsté končetiny) nesoucí velice široké a kompaktní kopyto, dále srůst kostí předloktí (loketní a vřetenní) a bérce (holenní a lýtkové), protáhlá lebka s očnicemi poměrně vzadu, tzv. zadní trávení (ne v žaludku, ale ve slepých střevech), silný mohutný chrup s vysokými korunkami u třenových zubů a stoliček a členitou zkusnou plochou atd. I při hrubém srovnání s nejbližšími příbuznými (tapíry a nosorožci) vynikají asi nejvíce nápadnou graciézností a relativní štíhlostí (Groves 1974).

Koňovití, přes veškerou oblibu a historický význam, patří k značně ohroženým liniím savců (Moehlman 2002) - v historické době jsme vyhubili například tarpana, zebra kvagu a asijského osla ašdariho (viz níže) a řada dalších forem je ohrožena, např. horské zebry, zebra Grévyho, kuň Převalského a další (např. Groves 2002; Moehlman 2002). Někteří autoři člověka považují za klíčový faktor jejich úbytku a hromadného vymírání už od konce pleistocénu (Azzaroli 1992). Bohužel stanovení jasných ochranných priorit je částečně oslabeno nejednotnými pohledy na taxonomii a fylogenezi.

Tato práce je rešeršního typu a bude se snažit ukázat rozpory v taxonomii a fylogenezi recentních koňovitých, se zvláštní pozorností k zebrám a zebře bezhřívě. V této práci by mělo jít „jen“ o fylogenezi zeber, ale podle různých znaků není jisté, že zebry jsou monofyletickou skupinou (viz níže), proto nelze přehlížet ostatní linie koňovitých (afričtí oslí, asijské oslí, koně). Navíc jsou recentní koňovití pouze malou a značně homogenní skupinou. Proto se bude bakalářská práce, alespoň její část, zabývat fylogenetickými vztahy všech recentních koňovitých.

Protože je tímto směrem zaměřená literatura o koňovitých velice bohatá a rozmanitá, zvláště díky rozdílným pohledům paleontologů a zoologů, tato bakalářská práce se opírá jen o ty nejdůležitější a nejpřínosnější literární prameny. Jejich užití následovalo až po poměrně důkladném procházení mnoha dalších pramenů. Jak již bylo zmíněno, tato práce se zaměřuje na rešerši fylogenetických vztahů recentních zástupců koňovitých. Fosilní zástupci jsou většinou zcela opomíjeni, zvláště kvůli značné nepřehlednosti (viz níže) a nekompatibilitě se zoologickými studii (jiný důraz na jiné znaky, mnohdy jsou paleontologické studie spíše ve formě intuitivních pohledů a schémat). Řada literárních pramenů se tak, po zúžení tématu této rešerše, stala nedůležitými - tj. bez vypovídající úlohy.

## 1. Taxonomie

Chceme-li se bavit o fylogenezi recentních koňovitých či přímo zeber, je nutné se zmínit také o taxonomii koňovitých. Jednotlivé druhy se shodují v základní stavbě těla, specializované pro běh a ve stejném uzpůsobení lebky pro spásání trávy, ale liší se v různých vlastnostech, jako je barevný vzor, typ hřívy a ocasu, kaštánky, velikost těla, délka uší, tvar kopyt, stavba lebky a zubů, atd. (např. Groves 1974; Groves a Willoughby 1981). Bohužel řada rozdílů mezi druhy či poddruhy je natolik detailních, že lze hovořit o žijících koňovitých jako skupině velice homogenní (Groves a Mazák 1967). Pokud pak je k dispozici jen část končetiny, zuby či v lepším případě i lebka, což je případ paleontologie, tak je situace ještě horší, v zásadě bezradná, což ukazuje např. Forsten (1988), kdy vlastně nemáme jasnou představu, kolik druhů koní se vyskytovalo na konci pleistocénu a začátku holocénu v Evropě a přitom je fosilní záznam těchto zvířat relativně bohatý. V zásadě jsou nejlépe odlišitelní vnějším vzhledem (koně, osla nebo zebra odliší bezpečně i amatér; na základě dentice je leckdy neodliší ani zkušený odborník) (Groves a Mazák 1967). Protože jsou tak podobní, je kromě jejich fylogeneze i vlastní taxonomie plná nejasností a rozdílných pohledů.

Aby toho nebylo málo, tak bylo v minulosti učiněno mnoho chyb při určování druhů a poddruhů, zvláště kvůli tendenci povyšovat každý maličký rozdíl v morfologii na vlastní formu (např. berlínský zoolog Matschie v Groves 2002). Příkladem může být také určení hnědě pruhované zebry Grévyho za zvláštní formu, i když hnědé zbarvení pruhování je u nedospělých jedinců zebry Grévyho normální. Nejen v závislosti na věku ale i individuálně se mohou objevit odchylky u jedné skupiny, což mnohé autory může zmást (např. Groves 2002).

Dalším důležitým bodem, co se taxonomie obecně týká, je otázka, co je to vlastně druh (a potom také co případně poddruh). Od biologického konceptu bychom měli raději přejít na koncept fylogenetický (Groves 2002; Zrzavý 2007). Tedy nedívat se jen na to, kdo s kým je ochotný se pářit, což většinou nevíme, ale spíše se zaměřit na odlišnosti uvažovaných forem a fylogenetické vztahy. Přijdeme tím sice o některé poddruhy, ale mnoho z nich povýší na druhy (Zrzavý 2007).

Je také ideální, aby měl taxonom jakýsi přirozený nadhled. V tomto směru se zdají být ideální práce prof. Colina Grovese. Kromě koňovitých se zabývá i dalšími skupinami velkých savců (primáti, nosorožci, prasata, jeleni, antilopy apod. - <http://arts.anu.edu.au/grovco/>), proto příliš nezabředává do jednotlivé problematiky ve srovnání s vyloženími jen a pouze koňari - „má nadhled“. Vůči výše zmíněným řádkům je potřeba asi uvést, že prof. Groves přijal za své fylogenetický koncept druhu, takže v poslední době povyšuje některé koňovité na druhy (v přehledu taxonomie z roku 2002 - např. asijského osla ašdariho nebo khura, v nové revizi zeber (viz níže) oba poddruhy horské zebry).

Při pročítání historických studií o koňovitých a jejich taxonomii (např. Lydekker 1912 a řada dalších) lze již při prvních pohledech zjistit, že se autoři často zcela rozcházejí v počtu druhů a případných poddruhů. Vzniká tak značně nepřehledný terén, mnohdy jde navíc o zcela zastaralé a vlastně dnes již nepoužitelné práce. Rozepsání dílčích závěrů by bylo určitě zmatečné a pravděpodobně zcela zbytečné. Asi nejlepším řešením je zaměřit se na relativně nové či moderní pohledy. Pro popis taxonomie současných koňovitých používám pohled již zmíněného Grovese (2002). Případné hlavní a hlavně novodobé názory jsou zmíněné za tímto přehledem druhů-poddruhů.

## 1.1 Taxonomie recentních koňovitých podle Grovese (2002)

Jak Groves (2002) shrnuje, nejdříve bylo přijato uspořádání koňovitých do jediného rodu *Equus*, který zahrnoval koně, osly i zebry (Linnaeus 1758). V průběhu 19. století, čas od času, někdo přišel s návrhem, že by se některé dostatečně odlišné druhy mohly postavit mimo tento jediný rod do jiného. Toto uvažování vydrželo až do moderní éry. Je to spíše záležitost „chuťová“, zda mít rod jeden nebo více v rámci rodiny Equidae. Groves (2002) se přiklání k používání šesti podrodů - *Equus*, *Hemionus*, *Asinus*, *Hippotigris*, *Quagga* a *Dolichohippus* - jejichž skupiny druhů jsou jasně oddělené a to i co se týče fosilních druhů. České názvy buď odráží „oficiální“ české názvosloví nebo jsem je pracovně navrhla po diskusi se školitelem. U jednotlivých podrodů zmiňuji i společné znaky - i na ukázkou, čím se vlastně koňovití mezi sebou liší.

### 1.1.1 Podrod *Equus* (koně)

Z vnějšku jsou snadno rozpoznatelní podle mnoha znaků, jako ocas s dlouhými žíněmi, dlouhá, hustá hříva, která má tendenci padat na jednu stranu (přinejmenším při výměně hřívy a/nebo s věkem či stresem, Volf 1984), oblý zadek, kaštánky výjimečně na zadních stejně jako na předních končetinách, široká, kulatá kopyta, slabý hřbetní pruh a výjimečně tmavé holeně, většinou se stopami pruhování na zápěstích a kotnících. Mají relativně malou lebku, s dlouhou diastemou a specifickým tvarem patra, týlního hřebenu a nosních kostí. Co se týče postkraniální kostry, mají dlouhou lopatku, silné záprstí a články prstů a krátké záprstí na předních končetinách ve srovnání s nártem. Pánev je široká a roztažená oproti ostatním podrodům. Výška pánevního vchodu je silně podmíněna sexuálním dimorfismem.

Všechny koně, kteří přežili ještě do nedávných dob, patří k jedinému druhu *Equus ferus* (tarpan) se třemi poddruhy rozšířenými napříč palearktidou - *E. f. ferus* (tarpan stepní), *E. f. sylvestris* (tarpan lesní) a *E. f. przewalskii* (kůň Převalského). Zbarvení dokazuje, že kůň Převalského je východním představitelem druhu, který zahrnuje dnes již vymřelé evropské tarpany. Domestikací tarpana vznikl kůň domácí (*Equus caballus*).

### 1.1.2 Podrod *Hemionous* (asijský oslí)

Tento podrod je charakterizován krátkou, zdánlivě sestřiženou hřívou, ocasem se střapcem, obrovskými kaštánky jen na předních končetinách, krátkými naježenými chlupy, tvořícími hřbetní pruh široký 5-10 cm a bílou spodní částí těla a končetin. Lebka je zkrácena, kost radličná je dlouhá, diastema krátká. Opět mají specificky tvarované patro (podobné s kvagou!), týlní hřeben i nosní kosti (podobné s koňmi). Postkraniálně jsou rozeznáváni díky krátké lopatce, pažní a stehenní kosti, naopak prodlouženému, útlému záprstí a prodlouženému kopytnímu článku. Stejně jako u koní je záprstí na předních končetinách krátké, ve srovnání s nártem, pánev široká a výška pánevního vchodu je silně podmíněna sexuálním dimorfismem. Tento podrod zahrnuje 4 druhy.

#### *Equus kiang* (kiang)

Kiang nebo také tibetský divoký osel je veliké zvíře, s velkou hlavou, silnou tlamou, poměrně dlouhou hřívou, dlouhými žíněmi, které nejsou omezeny jen na chomáč na ocasu, ale táhnou se i po obou stranách ocasu nahoru. Charakteristickým vzorem zbarvení je tmavé, načervenalé tělo s bílou spodní stranou. Hranice mezi nimi je ostrá od kohoutku do půli boků, na zadní části barvy postupně splývají. Hřbetní pruh je tenký, nikdy není lemovaný bílou a táhne se až k chomáči žíní na ocasu. Kolem kopyt je tmavý kruh a uši jsou 165-178 mm dlouhé.

Lebka se podobá *E. hemionus*, ačkoli řezáky mají v čelisti tendenci být umístěny více vertikálně a nejvyšší bod lebečního profilu je často přímo nad zadní částí ocnice, namísto za

ní. Klasicky se dělí na tři jednotlivé poddruhy, které se dají odlišit především na základě kohoutkových výšek, zbarvení srsti, lebečních rozdílů a rozšíření (pro detail 1974; Groves 2002):

- 1) *Equus kiang kiang* (kiang západní) ze západní části Tibetské plošiny (Ladák)
- 2) *Equus kiang holdereri* (kiang východní) ze severovýchodní části Tibetské plošiny
- 3) *Equus kiang polyodon* (kiang jižní) z jižní části Tibetské plošiny (na jih od Brahmaputry, Sikkim).

#### ***Equus hemionus*** (onager)

Velikostně se pohybuje mezi kiangem a khurem. Hřívka je velmi krátká, jako zastřižená, hřbetní pruh je tlustý, táhnoucí se až k ocasu a vpředu často lemovaný bílou linkou na každé straně. Narudlé boky a bílou spodní část těla odděluje hranice, která je ostrá a souběžná s linkou celého těla a vpředu prudce stoupá ke hřbetnímu pruhu. Nosní kosti jsou poměrně rovné a lebka se celkově podobá lebce kiangů. Groves rozlišuje 5 poddruhů, především podle lebečních rozměrů a proporcí a na základě rozsahu světlé srsti, hlavně na bocích a čumáku (pro detail Groves 2002):

- 1) *Equus hemionus castaneus* (džigetaj altajský) z oblasti od východního Kazachstánu po Džungarsko, v severním Mongolsku a Zabajkalí
- 2) *Equus hemionus hemionus* (džigetaj gobijský) z pouště Gobi
- 3) *Equus hemionus kulan* (kulan) z Turkmenistánu
- 4) *Equus hemionus onager* (onager) z Iránu
- 5) *Equus hemionus blanfordi* (onager Blanfordův) z Balúčistánu (Pákistán).

Pro zajímavost lze zmínit, že kulan byl popsán Colinem Grovesem a našim zoologem Vratislavem Mazákem v roce 1967.

#### ***Equus khur*** (dříve *Equus hemionus khur*; khur neboli indický divoký osel)

Khur býval tradičně zahrnovaný do onagera, je od něj však dobře odlišitelný. Zbarvení na bocích a zadku je velmi nízké, takže převládající barva je bílá. 45% a víc z plochy boků je bělavých. Ohraničení směřuje od předu do zadu vzhůru. Hřbetní pruh má jasné bílé lemování, které tmavne s věkem, ale pravděpodobně nikdy zcela nezmizí. Bílý klín mezi zadkem a boky téměř nebo zcela dosahuje páteře. Končetiny jsou čistě bílé. Bílá oblast na tlamě zabírá téměř 40% vzdálenosti od čenichu k uším. Hřbetní pruh slábne v půli cesty dolů ocasem. Nemá žádné tmavé kruhy kolem kopyt.

Obličejový profil je vydutý, nosní kosti jsou zvýšené a poměrně krátké. Zuby jsou malé, očníce vysoko. Výška v kohoutku je 110-130 cm. Záprstí jsou méně prodloužená oproti *E. hemionus*. Uši jsou velmi dlouhé (187-210 mm). Vyskytuje se v Kači, oblasti na hranici Indie a Pákistánu.

#### ***Equus hemippus*** (dříve *Equus hemionus hemippus*; ašdari neboli syrský divoký osel)

V kohoutku má kolem jednoho metru. Pískově hnědé zbarvení boků sahá dolů a přechází do téměř bílé na spodní části těla. Jen méně než 20 % plochy boků je bělavých. Hřbetní pruh má bílé lemování na každé straně, které s věkem tmavne a případně mizí. Bílý klín mezi zadkem a boky je opět nejasný a silně splývá s tónem těla. Končetiny jsou také zbarvené tělovou barvou. Bílá oblast na tlamě zabírá méně než 30 % vzdálenosti od čenichu k uším. Hřbetní pruh slábne v půli cesty dolů ocasem. Nemá také žádné tmavé kruhy kolem kopyt.

Nosní kosti jsou zvýšené a delší než u jiných onagerů, zatímco zuby jsou poměrně veliké. Jinak je lebka svým vydutým profilem, vysoko umístěnými očníci a vysokým

temenem, podobná lebce malého khura. Záprstí jsou více prodloužená než u jiných druhů a koncové články prstů jsou kratší. Vyskytoval se v Sýrii, dnes je vyhynulý.

### 1.1.3 Podrod *Asinus* (afričtí osli)

Tito oslové jsou z vnějšku charakterizováni dlouhou, řídkou nedbalou hřívou, ocasem se střapcem žíní, kaštánky jen na předních končetinách, úzkým hřbetním pruhem, obvykle pozůstatky pruhování na končetinách nebo alespoň na spěnce a omezenou bílou nebo světlou oblastí na spodní části těla. Lebka je velmi dlouhá, patro je krátké, diastema dlouhá a mají specifické tvary patra, týlního hřebenu a nosních kostí. Očnice je kruhovitá a umístěna vysoko. Postkraniálně mají krátkou lopatku a velmi krátké, úzké kopytní články prstů. Stejně jako u koní a asijských oslů je záprstí na předních končetinách krátké ve srovnání s nártem, pánev široká a výška pánevního vchodu je silně podmíněna sexuálním dimorfismem.

#### ***Equus africanus* (osel africký)**

Všichni afričtí osli mají tendenci k více narudlému zbarvení v létě a šedivějšímu, v zimě s kontrastními bílými končetinami a méně kontrastní bělavou spodní částí těla. Bílé klíny za rameny a před zadkem, tak nápadné u asijských oslů, jsou u afrických mizivé. U populací od řeky Atbary přes ty z pobřeží Rudého moře k populacím v Somálsku se patrně projevila klinální proměna vzhledu. Další znatelné odchylky existují v oblastech mezi severní a jižní Eritreou. Lze u něj rozlišit 2-3 poddruhy na základě kohoutkové výšky, kresba srsti (hřbetní pruh, pruhování na nohou), délky lebky, pozice očnic, délky diastemy a šířky týlního hřebene (pro detail Groves 2002):

- 1) *Equus africanus africanus* (osel nubijský) z východního Egypta a severovýchodního Súdánu
- 2) *Equus africanus somaliensis* (osel somálský) z Eritreje a východní poloviny Etiopie a Somálska
- 3) *Equus africanus sahariensis* (osel saharský) z izolovaných saharských pohoří.

### 1.1.4 Podrod *Hippotigris* (horské zebry neboli zebra horská)

Z vnějších znaků ji charakterizuje dlouhá, spíše tlustá vzpřímená hříva, chomáčovitý ocas, kaštánky jen na předních končetinách, lalok na krku a pozoruhodné černobílé pruhování na celém těle, kromě břišní strany, které tvoří na zádi mřížový vzor.

Lebečními znaky jsou vysoký, vypouklý týl, dlouhá tlama i kost radličná, specifické tvary nosních kostí a očnice. Zvukovod je ojedinele nasměrován horizontálně. Postkraniálně mají krátkou lopatku, kopytní články jsou krátké a úzké. Záprstí přední končetiny je dlouhé, ve srovnání s nártem. Lebka je poměrně veliká. Pánev je již širší v oblasti kyčlí a výška pánevního vchodu už není tak silně podmíněna sexuálním dimorfismem.

- 1) ***Equus zebra zebra*** (zebra kapská)

Je menší a nejmenší zebrou vůbec (120 cm) a černé pruhy na zadku jsou širší nežli bílé mezipruhy. Vyskytuje se v horách jižního Kapska a je velice ohrožená.

- 2) ***Equus zebra hartmannae*** (zebra Hartmannové)

Je mnohem větší a černé pruhy jsou užší než bílé mezipruhy. Vyskytuje se v suchých, pahorkatých oblastech od jižní Angoly po severovýchodní Kapsko.

### 1.1.5 Podrod *Quagga* (stepní zebry neboli zebra stepní)

Z vnějších znaků ji charakterizuje rozmanitá hříva od dlouhé, silné a upravené po kratší, řidší a dokonce úplně chybějící, chomáčovitý ocas a kaštánky jen na předních končetinách. Dalšími znaky jsou různé druhy pruhování, od tmavě hnědobílého jen na hlavě a krku po neobyčejně černobílé po celém těle zahrnující břicho a jednoduché šikmé nebo podélné vzory na zádi a bocích.



Kost radličná a diastema je dlouhá, zuby jsou poměrně malé a týl je mimořádně vyvýšený. Týlní otvor má jedinečný obdélníkový tvar. Meziočnicová oblast je silně vypouklá, nosní zářez je méně hluboký oproti jiným podrodům a křídlový výběžek patra je skryt z předního pohledu jako u onagerů. Záprstí jsou poněkud prodloužená a na předních končetinách jsou delší, ve srovnání s nártem. Kopytní články jsou méně redukovány oproti horským zebra. Pánev je také širší v oblasti kyčlí a výška pánevního vchodu opět není tak silně podmíněna sexuálním dimorfismem.

### *Equus quagga* (dříve *Equus burchellii*, zebra stepní)

Tento druh se dělí na několik poddruhů, které se liší rozšířením, barvou a kresbou srsti, velikostí hřívky a snad i zubními znaky (např. přítomnost infundibula u řezáků - viz níže).

#### 1) *Equus quagga quagga* (zebra kvaga)

Žila západně od Dračích hor a na jih od řek Vaale-Orange. Její lebka byla patrně menší, ve srovnání s ostatními poddruhy. Kvaga byla patrně „jen“ extrémní formou klinální variability. Je to poměrně problematická forma, protože ji někteří považují za hodně odlišnou od zebry stepní - proto o ní bude řeč ještě níže.

#### 2) *Equus quagga burchellii* (komplex dřívě uvažovaných poddruhů *Equus burchellii burchellii*, *E. b. chapmani*, *E. b. antiquorum*; česky zebra Burchellova zahrnující zebra Chapmanovu a z. damarskou)

Její velikost je značná. Tři nebo čtyři pruhy se setkávají se středním břišním pruhem mezi lokty a koleny a také s pruhem, který se stáčí do tvaru sedla v bederní oblasti. Barva těla je okrová nebo šedobílá, ale nikdy čistě bílá. Meziproužky jsou obvykle zřetelné a pruhování končetin chybí nebo je slabé a téměř nikdy nesahá až po kopyta. Infundibulum na spodních řezácích je lépe viditelné než u jiných poddruhů. Hřívka je dobře vyvinutá.

Tento poddruh se vyskytuje po celé jižní Africe (na sever po řeku Zambezi, napříč jižní Afrikou od Indického oceánu po Namibii) a vyznačuje se klinální variabilitou. Populace v Zimbabwe a dřívějším Transvaalu jsou šedobílé, vzácněji okrové barvy s méně zřetelnými meziproužky a více kompletním pruhováním končetin než zbylé populace. Další dvě jsou z Kwazulu-Natal a ze severní Namibie, které mají více okrové zbarvení, silnější meziproužky a méně pruhované končetiny. I přes geografické oddělení jsou si velmi podobné, ačkoli výraznější meziproužky má populace z Kwazulu-Natal a méně vyvinuté pruhování na končetinách populace z Namibie, u které může být dokonce i záď bez pruhů. Jedinci z Kwazulu-Natal jsou průměrně menší než ostatní dvě.

Někdo může dávat přednost pohledu na tyto populace jako na odlišné poddruhy *chapmani* (Zimbabwe), *wahlbergi* (Kwazulu-Natal) a *kaokensis* (Namibie), ale jejich znaky se moc překrývají, že by jedinci nemohli být správně identifikováni.

#### 3) *Equus quagga crawshayi* (zebra Crawshayova)

Je to velká zebra s početnými a úzkými pruhy. Vždy nejméně pět pruhů se spojuje se středním břišním a sedlovým pruhem. Barva těla je bílá nebo špinavě bílá. Téměř nikdy nemá ani stopy meziproužků a pruhování končetin sahá až po kopyta.

Vyskytuje se převážně na sever od řeky Zambezi po jih Tanzanie, na západ pak přes Malawi po východ Zambie. Také se nachází jižně od Zambezi v Mozambiku až k oblasti Gorongoza.

#### 4) *Equus quagga zambeziensis* (zebra zambezijská)

Opět velká zebra, tentokrát se širokými pruhy, z nichž tři nebo čtyři se spojují se středním břišním a sedlovým pruhem. Barva těla se mění od okrové přes naředlou k bílé, meziproužky od docela výrazných po žádné a končetiny jsou obvykle celé nebo téměř celé pruhované. Nejvíce je zevnějškem podobná zebře Böhmově, ale od té ji odděluje zebra Crawshayova. Vyskytuje se v Zambii, východní Angole a jihu Demokratické republiky Kongo. Angolská a západní zambijská populace se od sebe liší. Ta angolská má větší jedince

s více okrovou barvou, lépe viditelnými meziproužky a více přerušovaným pruhováním končetin.

Zajímavostí je, že popis této zebry má na svědomí náš Josef Pražák (1898). Neměl daleko ani od platného pojmenování zebry Crawshayovy. Ta byla sice popsána de Wintonem 1896, ale na stopě jí byl i Pražák s Troussartem, kteří ji rozlišili v roce 1899 jako vlastní druh *Equus (Hippotigris) foai*. Dobře tedy poznali její odlišnosti, ale nebyli první.

#### 5) *Equus quagga boehmi* (zebra Böhmova neboli Grantova)

Velikostně je malá, pruhů má málo a ty jsou široké. Zřídka se víc než tři nebo čtyři pruhy setkávají se středním břišním a sedlovým pruhem. Meziproužky obvykle chybějí, ale někdy jsou nejasně vytvořené. Končetiny jsou vždy pruhované až po kopyta. Infundibulum většinou chybí. Vyskytuje se od jihu Tanzanie, přes Rwandu po sever Ugandy a Keni, částečně také do Súdánu a Etiopie. Severní populace tohoto poddruhu často ztrácí hřívu (tzv. bezhřívá zebra). Od Mt Kenya, severozápadně přes jezero Baringo do oblasti Karamodža a jihovýchodního Súdánu je hřívá u tří čtvrtin jedinců buď řídká a trsovitá nebo úplně chybí. U této populace jsou uši buď velmi nejasně pruhované nebo zcela bílé. Severovýchodní zebry jsou malé jako jiné Böhmovy zebry nebo dokonce menší, zatímco ty severozápadní jsou velké jako více jižní poddruhy.

Zebra stepní bývá považována za dokonalý příklad tzv. klinální variability (na sebe navazují vzájemně podobné typy, Obr. 1), což právě velice komplikuje taxonomii a fylogenezi skupiny (Grubb 1981). Kvaga vedle zebry bezhřívé bude vypadat naprosto odlišně, ale při dodání mezikroků vznikne mozaika přechodných typů. Čím jižněji půjdeme v areálu zebry stepní, tím roste výška a hustota hřívky, zmenšuje se rozsah pruhování na zadku a končetinách (pro detail Lupták 2005).

#### 1.1.6 Podrod *Dolichohippus* (zebra Grévyho)

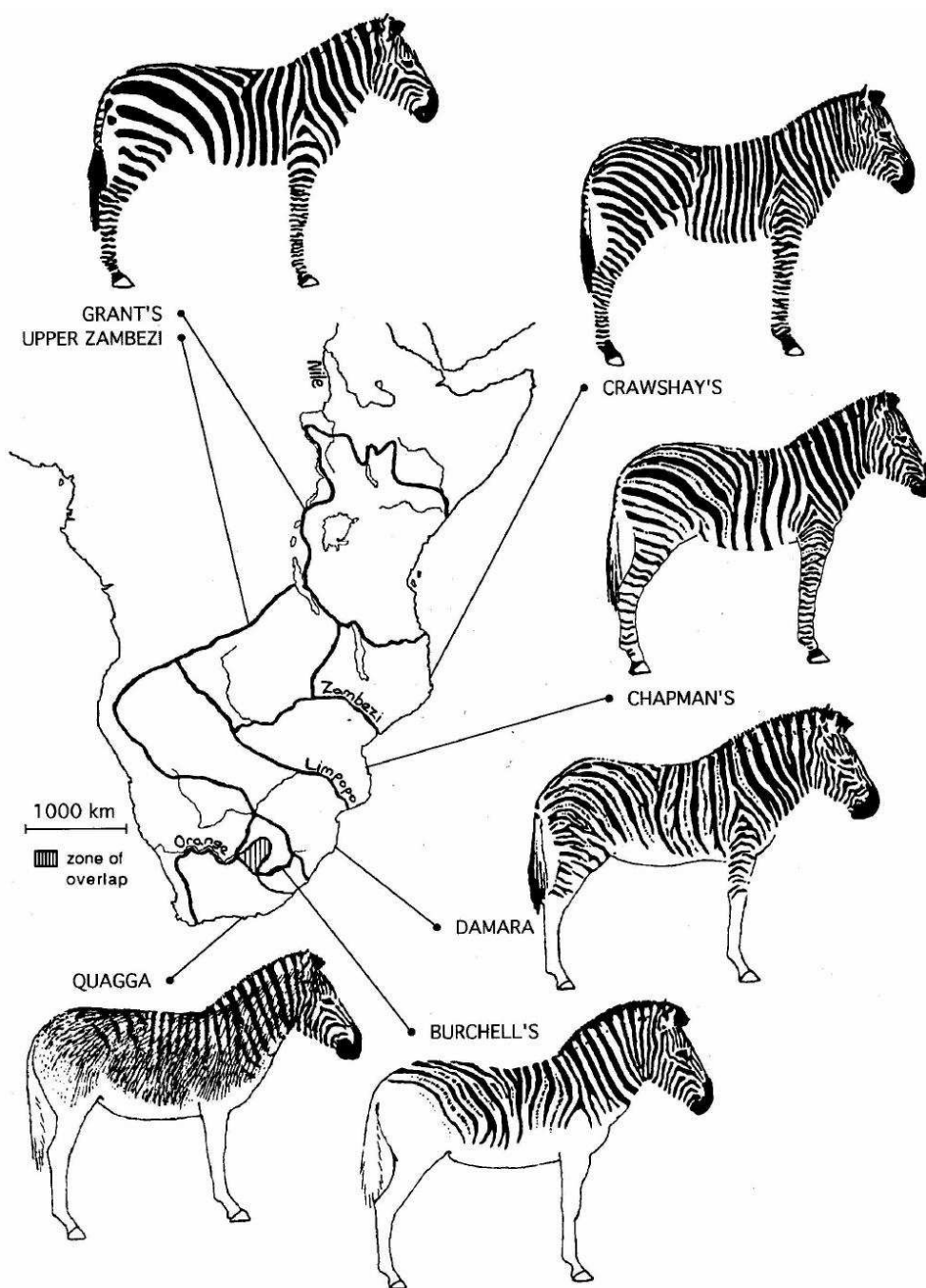
Zebra dosahující největší velikosti (160 cm), s nejhustější kresbou a výrazně velikýma ušima. Má dlouhou, hustou, vzpřímenou hřívku, chomáčovitý ocas, velmi malé kaštánky jen na předních končetinách a krátké, zježené černé chlupy podél hřbetního pruhu. Úzké černobílé pruhování, málem oslnivé, je téměř na celém těle krom břicha a zádi.

Týl je vysoký a vypouklý, tlama je dlouhá a radličná kost také. Lopatka je prodloužená. Záprstí jsou poněkud prodloužená a na předních končetinách jsou delší ve srovnání s nártem. Kopytní články jsou malé. Lebka je velmi prodloužená a krční páteř je neobyčejně dlouhá, oproti jiným podrodům. Pánev je také širší v oblasti kyčlí a výška pánevního vchodu opět není tak silně podmíněna sexuálním dimorfismem.

#### *Equus grevyi* (zebra Grévyho)

Dočasně můžeme rozpoznat dva poddruhy výhradně podle velikosti. Zdá se, že se u nich neobjevuje sexuální dimorfismus a navíc se zdá, že maximální velikosti dosahuje jakmile se prořeže druhý řezák.

- 1) *Equus grevyi grevyi* s kratší lebkou (max. 587 mm), vyskytující se od severní Keni do Somálska.
- 2) *Equus grevyi* nepojmenovaný poddruh s delší lebkou (max. 624 mm), z oblasti Meru, Guaso Nyiro, Longaya Water (jižnější části Keni).



Obr. 1: Klinální variabilita zebry stepní, zvětšování hřívy a potlačení zebrování na zadku a nohou jižním směrem (použit z Moehlman 2002).

## 1.2 Rozpory v taxonomii koňovitých

Jak bylo již zmíněno, pohled Grovese (2002) není zdaleka jediný, ale na druhou stranu je patrně „nejrozumnější“ s ohledem k jeho zkušenostem. Vychází také z vlastních výsledků velkého množství materiálu. Z vědeckého hlediska je zajímavé, že poznání úplně nekonzervuje a na místo toho jiným badatelům naznačuje případné možné formy (např. dva poddruhy zebry Grévyho) a povyšuje po uplatnění „jednoho metru“ některé formy na druhovou úroveň (osel ašdari, khur apod.). Je potřeba ale také zmínit protichůdné názory, jak na rodové, tak druhové úrovni.

### 1.2.1 Rozpory na (pod)rodové úrovni

Sám Groves (1974) uvažoval u rodu *Equus* jen o čtyřech podrodech - *Equus*, *Asinus* (afričtí i asijské osli), *Hippotigris* (horské a stepní zebry) a *Dolichohippus* (zebra Grévyho). Je asi potřeba zmínit ještě pohled Trumlera (1961 v Groves a Willoughby 1981), který byl považován za nejvypracovanější uspořádání recentních koní a jejich fosilních příbuzných. Přijal názor, že hlavní skupiny koní si vyvinuly takové znaky jako jednoprstost nezávisle od předka ze středního miocénu a uspořádal koňovité do deseti rodů, z nichž čtyři z nich mají recentní zástupce - *Hippotigris* (s podrody *Dolichohippus*, *Hippotigris*, *Quagga*), *Asinus*, *Hemionus* a rod *Equus*. Přehled recentních koňovitých Jiřího Volfa (1980) je rozdělený pro změnu celkem bez zjevných důvodů pouze do tří podrodů - *Equus*, *Asinus* (afričtí i asijské osli) a *Hippotigris* (všechny zebry), ačkoli v zásadě vychází z již zmiňované knihy Grovese (1974).

Je asi dobré říct, že tato otázka je dosti teoretická a závisí hodně na „citu“ autora revize. Proto je asi nejlepší se úplně odklonit od taxonomické úrovně a začít se zabývat tím, s jakými liniemi koňovitých máme v současné přírodě „co do činění“. Historicky tak převládá názor (např. Groves 1974 oproti Groves 2002), že v současnosti je dobré uvažovat u koňovitých 6 skupin či linií: koně, asijské osli, afričtí osli, horské zebry, stepní zebry a zebra Grévyho. Nejdůležitější otázka pak je, jaké jsou vůbec vztahy mezi těmito skupinami, tj. jaká je fylogeneze koňovitých.

### 1.2.2 Rozpory na (pod)druhové úrovni

Jednotliví autoři se samozřejmě liší v pohledu na počet poddruhů či druhů u koňovitých. Grovesův pohled (2002) by měl být moderní, zohledňující proměnlivost dílčích forem a moderní znalosti o uvažovaných formách, jakož i fylogenetický koncept druhu. Proto v této rešerši nezmiňuji zastaralé pohledy (Lydekker 1912; Cabrera 1936 apod.). Domnívám se, že za zmínku stojí spíše pohledy z poslední doby.

Například Groves (na webových stránkách - <http://arts.anu.edu.au/grovco/>) slučuje stepního a lesního tarpána do jednoho poddruhu, protože mezi nimi nemohl najít na základě současného materiálu žádné rozdíly.

Groves a Bellová (2004) přicházejí s novými zjištěními ohledně taxonomie zeber. Druhy a podruhy zeber zkoumali použitím tradičních taxonomických metod, včetně analýzy s více proměnnými. Analyzovali data z měření lebek, přítomnost infundibula na spodních řezácích a dále znaky srsti jako rozsáhlost pruhování, barva těla, meziproužky, pruhování končetin a vyvinutost hřívy. Výsledky byly následující:

1) Pro skupinu horských zeber udávají, že poddruhy *E. z. zebra* a *E. z. hartmannae* jsou si natolik vzdálené, že je bude lepší klasifikovat jako dva oddělené druhy *E. zebra* a *E. hartmannae*. Odlišují se jak pohlavním dimorfismem, proporcí lebek, tak šířkou černých pruhů. Navíc mají úplně alopatrický výskyt.

2) Druh *E. grevyi* ukazuje jistou variabilitu mezi Keňou a Etiopií, ale se značným překrytím a omezenými vzorky se tento druh zdá být monotypický.

3) Oproti Grovesově předchozí revizi (2002) přibývají ve skupině stepních zeber jen další dva poddruhy a to *Equus quagga chapmani* (zebra Chapmanova) a *Equus quagga borensis* (zebra bezhřívá).

Zebra Chapmanova představuje přechodný poddruh, který odděluje severní a jižní poddruhy. Vyskytuje se v oblastech Transvaalu, severně od Zimbabwe, v Botswaně a jižní Angole. Odlišuje se černým pruhováním na našedlém podkladě na hlavě, krku, bocích, zádi a horních částech končetin, ale obecně sahajícím až ke kopytům. Výrazné meziproužky má na zádi a obvykle i na šíji. Lebka je větší s kratším a užším čenichem.

Zebra bezhřívá byla vyčleněna ze skupiny nejsevernějších stepních zeber s neúplnou hřívou. Oproti zebře Böhmově je větší, projevuje se u ní více pohlavní dimorfismus a má poměrně krátkou diastemu. Infundibulum na spodních řezácích zřejmě chybí. Hříva často úplně chybí u dospělých samců, ale obvykle zůstává u samic a nedospělých jedinců. Vyskytuje se v severozápadní Keni, oblasti Ugandy a jihovýchodním Súdánu. Zebře bezhřívě se budu věnovat blíže ještě v diskusi.

Poměrně ustáleným zdrojem rozporů je i rozdílné vnímání koně Převalského a zebry kvagy. Někteří autoři koně Převalského považují za poddruh tarpana (např. Groves 2002 - na tomto pohledu dlouhodobě trvá, ačkoli jiné formy povyšuje na druhy), jiní jej ale považují za odlišný druh (pro přehled Grubb 2005). Úplně stejné to je u zebry kvagy (pro kompletní přehled Grubb 2005). Kvaga rozděluje odborníky přes koňovité na dva tábory - jedni ji považují za vlastní druh dobře odlišitelný od zebry stepní (hlavně paleontologové, jmenovitě např. Azzaroli a Stanyon 1991, ale i zoolog Grubb 2005), druzí za poddruh zebry stepní (hlavně zoologové - např. Groves 1985 v Rau 1997; Rau 1997, ale i paleontologové, např. Eisenmann 1997). Nyní převládá názor, že je jen poddruhem, zvláště s ohledem k molekulárním analýzám (Leonard a kol. 2005, viz níže) a zjištění Grovese (1985 v Rau 1997), že obě zebry nebyly sympatrické (nežili na stejném místě), jak se řada autorů domnívala. Pokud by byly obě zebry sympatické, pak by opravdu měly být považovány za biologické druhy. Další problém u kvagy je v tom, že jejího materiálu je velice málo a o to lépe se zde hledají nějaké ustálené rozdíly (ve světových muzeích existují jen 4 lebky: kdyby jich byly desítky, tak by variabilita byla jistě větší a pravděpodobně i s větším překryvem s jinými poddruhy). Často jsme také odkázáni na práci preparátorů, což může třeba naprosto zkreslovat náš pohled na domněle odlišnou morfologii kopyt této vymřelé zebry (pro detail Rau 1997). Další problém je v tom, že část materiálu je ovlivněna faktem, že pochází od zvířat chovaných v lidské péči.

Grubb (2005) ve svém přehledu taxonomie koňovitých předkládá svůj odlišný pohled v řadě bodů oproti Grovesovi (2002). Předně nesouhlasí s vymezením osla khura a ašdariho jako vlastní druhy (řadí je tedy do druhu *Equus hemionus*), naopak považuje za vlastní druh zebra kvagu. U stepní zebry v zásadě souhlasí s revizí Grovese a Bellové (2004), takže uznává zebra bezhřívou jako oprávněný poddruh, tento status však upírá zebře zambezijské.

Moodley a Harley (2005) na základě mikrosatelitů a mitochondriální kontrolní oblasti prokázali, že oba navržené druhy horských zeber (zebra horská a zebra Hartmannova) jsou geneticky provázané (nejsou geneticky monofyletická) a spíše tak oproti Grovesovi a Bellové (2004) navrhuji návrat k tradičnějším poddruhům.

### 1.2.3 Rozpory v názvosloví

Dosud byla řeč o skutečných rozporech v počtu druhů a poddruhů u současných koňovitých - tj. na základě skutečných zvířat. Nicméně je asi dobré zmínit, že existuje ještě jeden typ rozporu v taxonomii. Tím je teoretická dohoda, že latinské jméno druhu musí odpovídat principu priority v pojmenování, což je celkem v pořádku.

Na principu priority se taxonomové shodli, jenže ne už tak na tom, jak má být užít u domácích zvířat (zde osla a koně) a jejich divokých předků. Je zde několik řešení (viz Gentry a kol. 2004) - obě zvířata (domácí zvíře a divoký předek) mohou mít vlastní druhový název, čímž je vše vyřešeno (Gentry a kol. 2004) nebo divoký předek ponese druhové jméno domácího zvířete. Nejednotnost používání těchto jmen způsobuje, že osel domácí může být nazýván podle autora *Equus asinus*, *Equus africanus* f. *asinus* nebo *Equus asinus asinus*.

Problém je, že i když Gentry a kol. (2004) navrhl používání nezávislého druhového jména pro divokého předka a domácí formu, bylo by potřeba, aby tento návrh, posvěcený komisí pro zoologickou nomenklaturu, používali i další autoři. Například Grubb (2005) tento pohled nepřijal a asi fixoval používání původnějšího konceptu (tarpan je nazýván *E. caballus*, divoký africký osel *E. asinus*) na dlouhou dobu.

Problém priority je i případ kolísavého užívání jména zebry stepní *Equus quagga* (+ příslušná poddruhová jména) nebo *E. burchelli* (+ příslušná poddruhová jména). Zde jde o to, jestli zebra kvaga byla samostatný druh zebry nebo jen poddruhem zebry stepní. V prvním případě by zebra kvaga měla jméno *Equus quagga* a zebra stepní *E. burchelli*, v druhém případě by zebra stepní měla latinský název *Equus quagga*, protože kvaga byla popsána dříve než zebra Burchellova.

Tyto změny v názvech, často různě užívané, jistě způsobují dosti chaosu, především u amatérů.

## 2. Fylogeneze

Jak již bylo řečeno, koňovití jsou kromě svého vnějšího vzhledu hodně homogenní skupinou, což se promítlo ve značně nevyjasněné fylogenezi. Tím zde vyvstává velký problém. On není až takový problém odlišit jednu formu od druhé, ale spíše najít společné znaky pro posouzení fylogeneze, což s ohledem k jejich relativní homogenitě může být velký problém. Řada starších pohledů na fylogenezi byla pouze tvořena odvozováním na základě intuice, popř. pár znacích. O testování fylogenetických hypotéz můžeme hovořit až při aplikaci molekulárně-fylogenetických analýz, zaměříme se tedy na ně.

### 2.1 Jeden pokus ještě před fylogenetickými analýzami

Je vhodné se vrátit k jedné studii Grovese a Willoughbyho (1981). Je to rozsáhlá revize, zabývající se právě klasifikací recentních druhů koňovitých a shrnující dosavadní morfologická, dokonce i behaviorální srovnávání jednotlivých druhů, v jejímž závěru se přiklání k šesti skupinám - *Equus*, *Asinus*, *Hemionus*, *Hippotigris*, *Quagga* a *Dolichohippus*. Opírali se o charakteristické rozdíly na lebce, postkraniální kostře (často indexy), v celkovém vnějším vzhledu a v chromosomech. Velmi zajímavé bylo také srovnávání chování, včetně rozmnožování. Nyní bych zmínila ty znaky, které alespoň nějak naznačují fylogenetické vztahy (jsou sdílené mezi více skupinami). Některé znaky byly vlastně již zmíněny v charakteristice taxonomie.

#### 2.1.1 Postkraniální znaky

V postkraniální kostře jistě existují zřetelně odlišující znaky pro recentní koňovité, zahrnující poměrně velké kopytové články u koní, prodloužená záprstí a zkrácené proximální části u asijských oslů, krátká lopatka a malá kopyta u afrických oslů a horských zeber, krátká záprstí horských zeber, a krátké kopytové články a dlouhá lopatka u zebry Grévyho. Podíl mezi chodidlovou délkou distálního článku prstu a jeho přední délkou (výškou) je vysoký u koní, další nejvyšší u Grévyho zebry, nižší u oslů, nejnižší u horských a stepních zeber. Celková délka končetin v porovnání se základní délkou lebky se také mění v závislosti na skupinách. Součet délek sedmi kostí předních končetin je u koní 2.7 až 3.1krát délka lebky, ve spodní části tohoto rozsahu jsou asijské osly, ale značně níže jsou ostatní osly a zebra (zvláště Grévyho zebra).

Pánev nabízí několik dobře určujících znaků, ačkoli musí být kompletně spojena. Když ji postavíme na horizontální povrch, výška vyjádřená jako poměr k šířce odlišuje téměř zcela koně od ostatních skupin. Koňská pánev je nízká a široká, naproti tomu je pánev ostatních skupin vysoká a úzká, ačkoli rozsah u stepních a Grévyho zeber se okrajově

překrývá s těmi koňskými. Koně a osli mají také tendenci ke značné šíři mezi sedacími hrboly, ve srovnání se šíří mezi kyčelními jamkami, u zeber je poměrně nižší. Výška pánevního vchodu (oproti šířce mezi kyčelními jamkami a výšce kyčelní kosti) je podmíněna výrazným sexuálním dimorfismem (až z 27 %) u koní a oslů, ale daleko méně u zeber. Podle hrbolků na kosti kyčelní a podle její osy se koně odlišují od ostatních.

Další znaky jsou těžko měřitelné, ale mohou být hodnoceny vizuálně. Jedním z nich je tvar horního konce pažní kosti, kde mají ke koním nejbližší Grévyho zebra a pak asijské osli.

Počet obratlů se v průměru liší v jednotlivých skupinách. Většina koní má ale 18 hrudních obratlů, tento počet je typický i pro zebry a osly. Trnové výběžky obratlů jsou vyšší spíše u koní, zvláště u hřebců, než u jiných forem. Rýhy na okraji výběžků zůstávají často otevřené u koní, ale zavřené (tvořící kruh) u zeber a oslů. Bederních obratlů je nejvíce u domestikovaných koní 6 (občas 5). Oslí jich mají téměř vždy 5, zebry 6 (vzácně 5 a ještě vzácněji 7 u Grévyho zebry).

### 2.1.2 Lebka

Poněkud neočekávaný závěr je, že navzdory extrémnímu prodloužení lebka Grévyho zebry není proporčně vyčnívající a v mnoha ohledech je jako horská zebra. Ty dvě jsou si navzájem docela podobné, ačkoli horské zebry mají vysoký týl. Ve srovnání s koňmi se obě shodují ve velikosti očí, širokém týlu, úzké tlamě a dlouhé radličné kosti. V těchto znacích se také blíží oslům. Stepní zebra a kvaga jako všechny zebry, stejně tak jako osli, mají docela úzkou očnici a dlouhou radličnou kost (ačkoli u kvagy je téměř jako u koní), mají delší diastemu než koně nebo než jiné zebry, ale mají malé zuby, a týlní hřeben je vyšší než u zbylých forem (zde je kvaga opět méně extrémní než stepní zebra). Velmi jasně se liší od horských zeber.

### 2.1.3 Zuby

Jejich revize dále asi jako jediná otevřeně přiznává, že víra v zuby je neoprávněná a že řada klasicky užívaných znaků je nanic nebo téměř nanic (přílišná proměnlivost apod.). Ze spousty znaků tak zůstává jen pár.

Zdá se, že relativně dobrým znakem může být infundibulum (nálevkovité vchlípení skloviny do korunky u řezáků). Infundibulum je totiž vždy zastoupeno u všechny řezáků koní, většinou přítomno u prvních dvou řezáků u afrických, asijských oslů, horských zeber, zebry Grévyho a také vymřelé kvagy. Kupodivu většinou chybí u zebry stepní. Dalším dobrým znakem možná může být hypostylid u třetího mléčného třenáku, který se vyskytuje u všech zeber, nebo také tvar ektolofu spojující na jedné straně koně, asijské osly a stepní zebra, na druhé osly, horské zebry a zebra Grévyho. Délka protokonu je malá u horských zeber a zebry Grévyho, metaconid-metastylidové sedlo spodních zubů má tvar U u koní a oproti oslímu a zebřímu V, kiangové mají spíše tvar U (jenže tento znak nemusí vždy platit a často se liší u dílčích populací, jak dokládá také Groves a Willoughby).

### 2.1.4 Etologie

Dále je zajímavé, že dílčí podrody mají typické společné hlasové projevy – afričtí osli („hluboké hýkání“), asijské osli („pískavé hýkání“), taktéž lze oddělit bezpečně podle hlasu horské zebry, zebra Grévyho a stepní zebry, přičemž východoafrické formy se podobají hlasově více oslům.

Zvláště zajímavé se zdá být chování, kdy zebry stepní a horské zebry žijí v harémových skupinách, kde je jeden samec a až půl tuctu samic. Přebývajícím samcům tvoří malé mládenecké bandy. U stepních zeber, i když je samec dominantní, stádo ve skutečnosti vede klisna. Oproti tomu u horských zeber je hřebec plně začleněn ve stádu a vede ho. Dalším znakem je přátelské čištění mezi členy stáda stepních zeber, které se u horských zeber

nevyskytuje. Stepní zebry v divočině také tvoří smíšená stáda s jinými druhy, především s pakoni hřivnatými a pštrosy. U horských zebber takovéto soužití nebylo zaznamenáno. Koně Převalského tvoří také harém o složení obdobném jako u předchozích zebber. Stádo u nich vede samice a pokud není ohrožováno, samec se pohybuje stranou. Opět jako u zebber stepních se u koní Převalského vyskytuje vzájemné čištění.

Sociální organizace u Grévyho zebber je naprosto odlišná. Každý samec má své teritorium pokrývající až 10 km<sup>2</sup> a v přítomnosti samice dávají najevo vzájemnou nesnášenlivost. Samice se pohybují volně, tvoří dočasná pasoucí a napájející se skupiny, které jsou v podstatě nezávislé. Tato samičí stáda se mohou míchat s jinými druhy, zvláště se stepními zebbrami. Stejný typ mají i afričtí osli a osli asijské, ale s možností (alespoň u kiangů), že skupiny samic jsou soudržné. Tvořili by tedy asi jakýsi přechodný typ mezi dvěma odlišnými formami sociálního sdružování. Asijské osli tvoří také směsné skupiny s jinými druhy, jako jsou hlavně gazely a antilopami dzeren.

Rozdíly mezi druhy můžeme nalézt i ve způsobu říje nebo délce březosti, přičemž se zdá, že výhrůžný postoj předváděný v říji mají jen koně a horské zebry. Nejkratší březost 330 dní mají onageři (poddruhy z Turkmenistánu, Persie a Indie). Pro kiangy, somálské osly, stepní a horské zebry je průměr kolem 365 dní. Grévyho zebry mají březost delší než ostatní: 390 dní.

#### 2.1.5 Chromosomy

Karyotypy se svérázně liší. Ačkoli je diploidní počet chromosomů (2n) u afrických oslů blízko tomu u koní, počet chromosomálních ramének (NF) je docela odlišný. U onagera se zase počet ramének blíží tomu u afrických oslů, ale diploidní počet je velmi vzdálený. Afričtí osli mají téměř akrocentrický X chromosom oproti všem ostatním formám. Grévyho a stepní zebry jsou si v karyotypu kupodivu blízké.

#### 2.1.6 Souhrn

V souhrnu Groves a Willoughby (1981) považují v rámci koňovitých za nejodchylnější koně, druzí nejodchylnější jsou asijské osli, nemající patrně zřetelné vazby na jejich africké protějšky. Největší podobnost vykazují horské zebry a zebra Grévyho, blízké vazby se zdají nalézt u horských a stepních zebber nebo horských zebber s asijskými i africkými osly. Z toho může vyplývat, že horské zebry mají řadu původních znaků, které je pojí s jinak hodně odlišnými liniemi koňovitých. Pokud jejich práci shrnu, tak asi vůbec nejlépe ukazuje, jak moc jsou si koně podobní a jak „málo“ nám nemolekulární znaky pomáhají s vyjasněním fylogeneze koňovitých. Možná je vlastně i dokladem limitace závěrů bez fylogenetických metod, které lze užít nejen na molekulární data, ale i všechna jiná, včetně morfologie a chování apod.

Z této revize vyplývá, že koňovití jsou si opravdu hodně podobní ve své morfologii a ačkoli lze najít relativně slušnou podporu mezi podrody (vymezení např. horských zebber, afrických oslů, asijských apod.), málo znaků naznačuje mezipodrodové vazby (např. vazba koně + osli nebo osli + zebry apod.). Problém je v tom, že si některé druhy pořídily zřejmě hodně odvozených znaků (zebra Grévyho), čímž jsou hůře souměřitelní s dalšími druhy koňovitých. Navíc znaky chování sice vypadají velice atraktivně, ale mohou odrážet spíše než fylogenetické vztahy ekologii druhů (život v méně úživných prostředích) - to by naznačovala i sociální plasticita zdivočelých koní a oslů v různých podmínkách (např. Woodward 1979; Hoffman 1983).

Dokonalý výčet všech možných znaků Grovese a Willoughbyho (1981) mohou ještě doplnit jedním znakem a to výměnou srsti, která na bocích těla buď jde ventrálním (odspoda) nebo dorzálním (odshora) směrem. První typ mají onager, kulan (tedy asijské osli), zebra



horská a zebra stepní, druhý kůň Převalského, kiang a zebra Grévyho (Mazák 1962; Dobroruka 1975).

Jak již bylo zmíněno, revoluci v systematické zoologii odstartoval rozvoj molekulární biologie (sekvenace DNA) a standardizace fylogenetickým metod, čímž jsme získali nové znaky a mohli jsme všechny dosavadní a nové vyhodnotit testovatelnou formou.

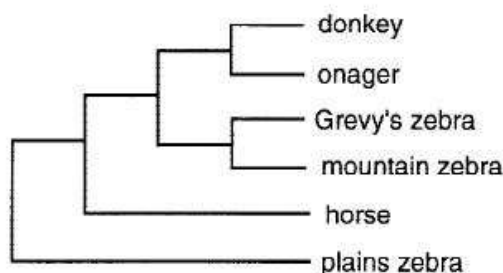
## 2.2 Závěry usuzované na základě fylogenetických analýz

Fylogenetickými analýzami lze dnes srovnat prakticky všechny možné znaky - morfologii, ekologii, chromosomy, molekulární data, sociobiologická data apod. a to jak pro recentní, tak fosilní zástupce. Takto byli zpracováni kvalitně např. fosilní koně (Prado a Alberdi 1996; Froehlich 2002), kteří se na rodové úrovni poměrně relativně dost liší, a proto jde u nich najít relativně nápadné znaky pro analýzy. Tyto práce zde ale nerozebírám, protože se nezabývají vztahy dnešních koňovitých a proto sem nepatří.

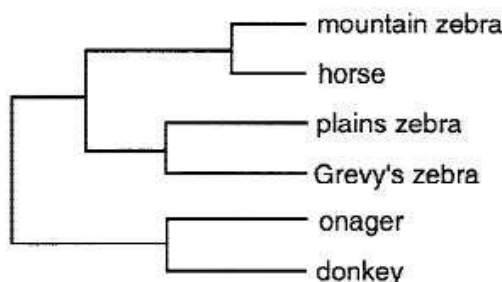
(Pozn. ke kladogramům: donkey, *asinus*, ass = africký osel; onager, *hemionus*, hemione = asijský osel; horse, *caballus* = kůň; Grevy's, *grevyi* = Grévyho zebra; mountain, *zebra* = horská zebra; plains, *Burchelli* = stepní zebra)

### 2.2.1 Morfologie

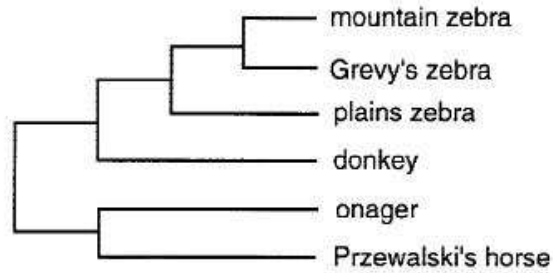
Již v roce 1979 vychází práce Eisenmannové, ve které pro kladogram použila lebeční a zubní znaky (Obr. 2). Zebry podle ní nejsou monofyletickou skupinou, ba dokonce stepní zebry jsou umístěny jako bazální linie všech koňovitých. Druhou bazální linií od kořene jsou koně a zbytek se dělí na osly a ostatní zebry (Grévyho a horská). O rok později přichází s kladistickou analýzou Bennettová (1980). Její porovnávané morfologické znaky jsou z většiny ty lebeční. Její kladogram (Obr. 3) nám ukazuje dvě hlavní skupiny - osly a zbytek. Ve zbytku mají stepní zebry blíže k zebrám Grévyho a vedle nich koně zapadají jako sesterská skupina k zebrám horským. Harris a Porter (1980) se také zabývali morfologickými znaky, ale tentokrát těmi na postkraniální kostře. Zebry tentokrát tvoří monofyletickou skupinu, jejichž sesterskou skupinou jsou afričtí osli a této celé skupině jsou sesterští koně spolu s asijskými osly (Obr. 4).



Obr. 2: Eisenmann 1979 (použit z Oakenfull a Clegg 1998).

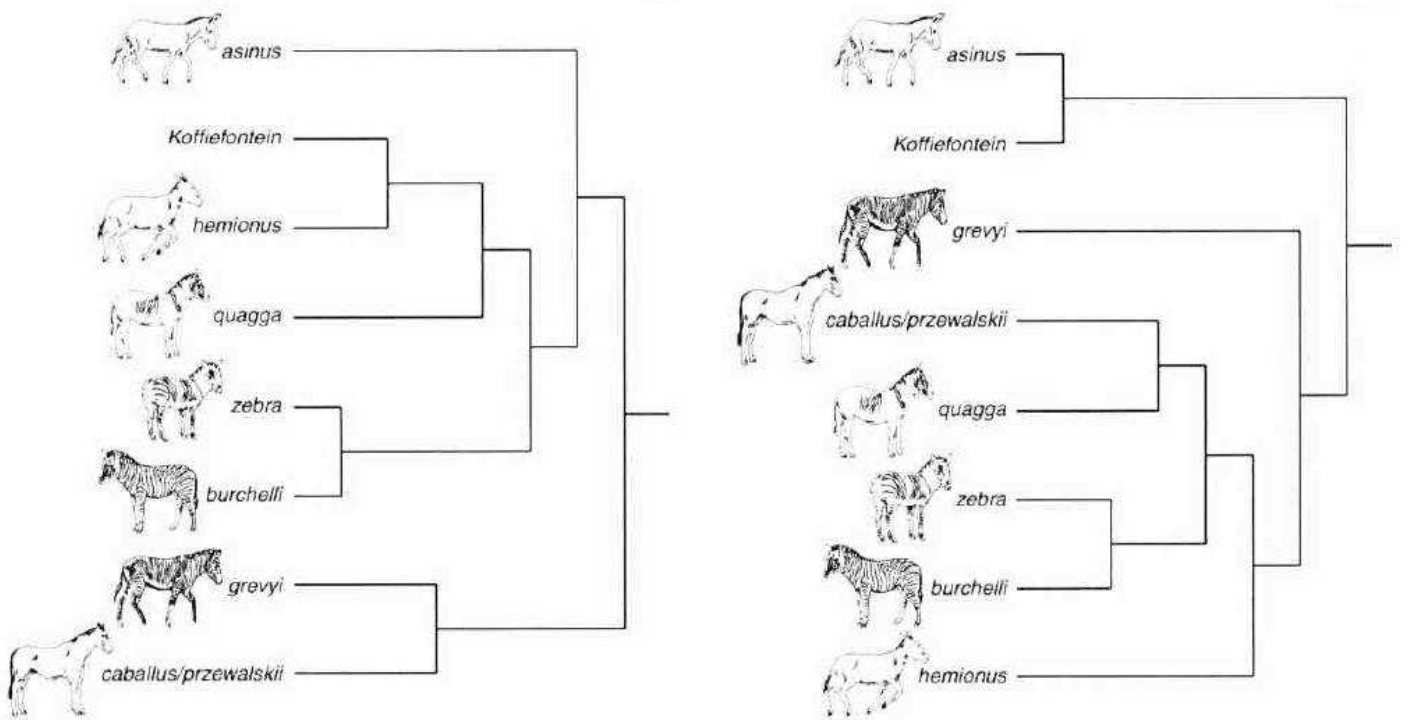


Obr. 3: Bennet 1980 (použit z Oakenfull a Clegg 1998).



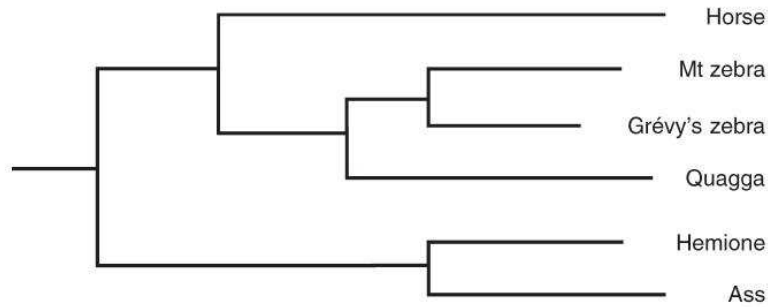
Obr. 4: Harris a Porter 1980 (použit z Oakenfull a Clegg 1998).

Klein a Cruz-Uribe v roce 1999 vydávají studii, ve které se zabývají proporcemi lebek. Z analýz měření velikostí a porovnávání tvarů získali kladogramy (Obr. 5), které mimo jiné říkají, že kvaga by si zasloužila být vlastním druhem. Od stepních zeber se odlišuje, ale musíme brát v úvahu, že počet jejích lebek ve studii byl velmi malý (na světě jsou jen 4 lebky kvagy!). Koffiefontainská lebka je problematická - jedni ji považují za lebku kvagy, jiní nikoli. Podstatné ale je, že zebry podle proporcí lebek nejsou v obou případech monofyletické.



Obr. 5: Klein a Cruz-Uribe 1990 (vlevo kladogram podle průměrných velikostí a tvarů lebky, vpravo podle procentuálního rozdílu, kterým se od sebe jednotlivé druhy liší).

Groves a Ryder (2000) přichází fylogenetickým stroměčkem (Obr. 6), který pomocí matice hodnotí morfologické znaky zubů, lebky a postkranální kostry (převzaté hlavně z prací Bennettové 1980, Grovese a Willoughbyho 1981, a Eisenmannové 1986). Ten vymezuje tři oddělené větve mezi žijícími koňovitými: koně, zebry (horské, Grévyho a stepní) a osly (africké s asijskými). Linie koňů je sesterská zebrám a této celé skupině jsou sesterští osli.



Obr. 6: Groves a Ryder 2000 (za „quaggou“ se zde skrývá zebra stepní).

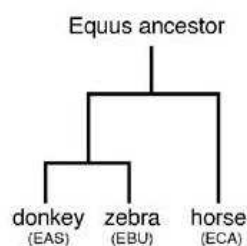
### 2.2.2 Chromosomy

Přes řadu dílčích znaků v karyotypech koňovitých (např. Ryder a kol. 1978; Lear 2001; Yang a kol. 2003; Musilova a kol. 2007) máme sice představu o rozdílech a podobnostech mezi koňovitými (Tabulka 1), ale většinou se v těchto pracích neobjevuje zřetelný fylogenetický závěr. Ten by šel na základě tzv. homologizace chromosomů u všech druhů koňovitých.

Tabulka 1: Počty chromosomů u jednotlivých druhů (z Myka a kol. 2003).

Druh	Počet chromosomů 2n (případný polymorfismus)
kůň Převalského	66
kůň domácí	64
osel domácí	62
somálský divoký osel	62 (63,64)
onager	56 (55)
kulan	54 (55)
kiang	52 (51)
zebra Grévyho	46
zebra stepní	44 (45)
zebra Hartmannové	32

První „vlastovky“ se už začínají objevovat např. Carbone a kol. 2006. (Obr. 7), kdy se zabývali polohou centroméry v průběhu evoluce. Ta se během 3 milionů let změnila v rodu *Equus* nejméně osmkrát. Z toho nejméně pětkrát u oslů po té, co se oddělili od zebber asi před milionem let. Z tohoto hlediska jsou si blíže osli se zebry a koně se oddělili mnohem dříve. Tato studie ale pokrývá jen malý počet druhů (africký osel, stepní zebra a kůň), i přesto se ubírá dobrým směrem.

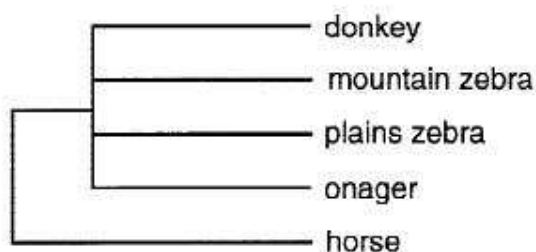


Obr. 7: Carbone a kol. 2006.

Asi nejlepší je Myka a kol. (2003) neboť ukazuje sdílení chromosomálních přestaveb (rozcházení a splývání chromosomů) u některých druhů a poddruhů koňovitých a taxonomický vzorek je už celkem slušný. Konkrétně podporuje tři skupiny. První skupina je tvořena zebrou Grévyho, zebrou Hartmannovou a domácím oslem, druhá skupina spojuje asijské divoké osly, stepní zebra a somálského osla a ve třetí jsou koně.

### 2.2.3 Biochemická data

Clegg (1974) pomocí proteinových sekvencí zřetelně oddělil koně od ostatních skupin, jejichž vztahy jsou nejasné (Obr. 8). Proteiny se zabýval také Kaminski (1979), který pomocí elektroforetických dat přišel s názorem (Obr. 9), který už vypovídá daleko lépe. Monofyletické zebry spolu se sesterskou skupinou afrických oslů tvoří jednu hlavní větev, zatímco druhou tvoří opět koně spolu s asijskými osly. Je zajímavé, že stejné vztahy vyšly na základě morfologické postkraniální studie Harrise a Portera (1980) - Obr. 4 s tím rozdílem, že obě práce mají odlišné vztahy zeber mezi sebou.



Obr. 8: Clegg 1974 (použit z Oakenfull a Clegg 1998).



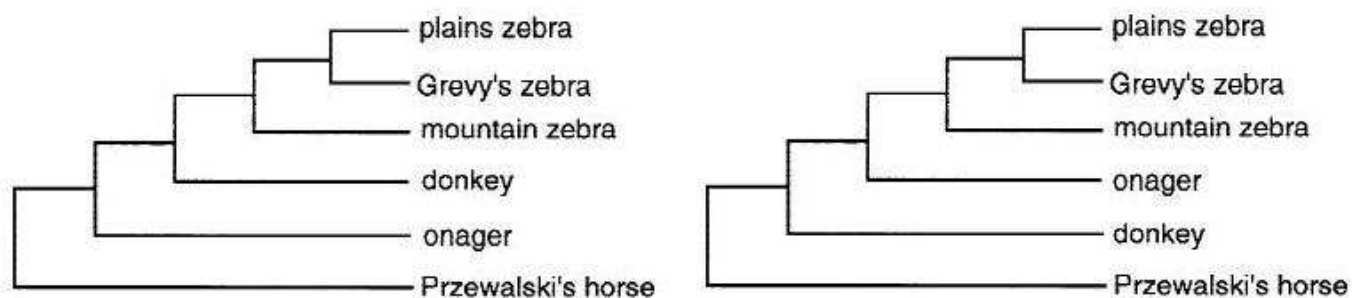
Obr. 9: Kaminski 1979 (použit z Oakenfull a Clegg 1998).

Imunoreakci proteinů se značenými protilátkami použili ke stanovení kladogramu Lowenstein a Ryder (1985). Výsledkem byly dvě hlavní linie: koně a zbytek, přičemž ve zbytku máme monofyletickou větev oslů (jak asijských tak afrických) a zeber (Obr. 10). Z této studie také vyplývá, že vymřelá kvaga má proteiny podobnější zebrám stepním než zbylým skupinám zeber.



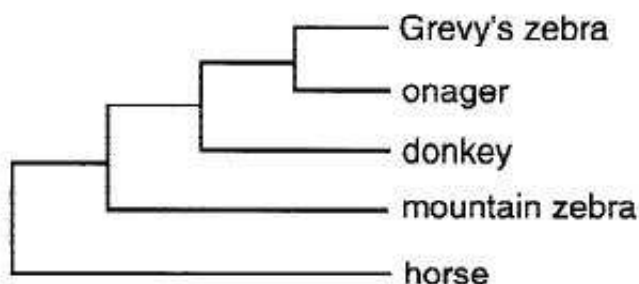
Obr. 10: Lowenstein a Ryder 1985 (použit z Oakenfull a Clegg 1998).

Ve studii Georgeho a Rydera z roku 1986 najdeme kladogramy vytvořené pomocí dat o polymorfní délce restričních míst na mitochondriální DNA (Obr. 11). Zebry opět vystupují jako monofyletická skupina a kromě nich jsou dalšími hlavními skupinami oslí (dvě vlastní linie) a na bázi koně.



Obr. 11: George a Rydera 1986 (použit z Oakenfull a Clegg 1998).

Flint a kol. (1990) se zabývali polymorfismem restričního místa na jaderné DNA. Jejich kladogram staví na bázi koně a osly umísťuje mezi zebry (Obr. 12).

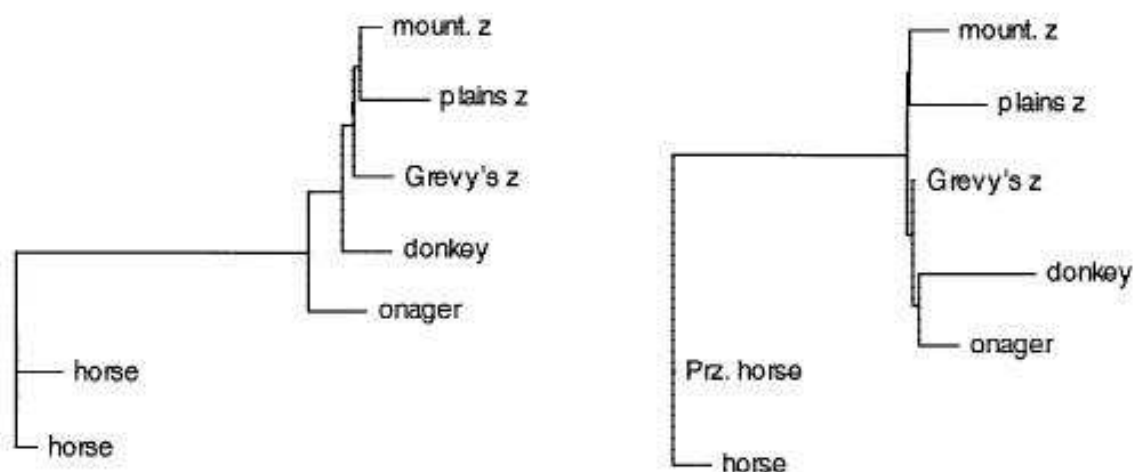


Obr. 12: Flint, Ryder a Clegg 1990 (použit z Oakenfull a Clegg 1998).

Podobně limitující (jako u chromosomů) ve výpovědi o fylogenezi byly i dílčí rozdíly v krevních proteinech (Stratil a kol. 1992), tj. identifikace sdílených znaků. Spíše tak tušíme variabilitu ve variantách forem a dílčích forem (popř. populacích v lidské péči).

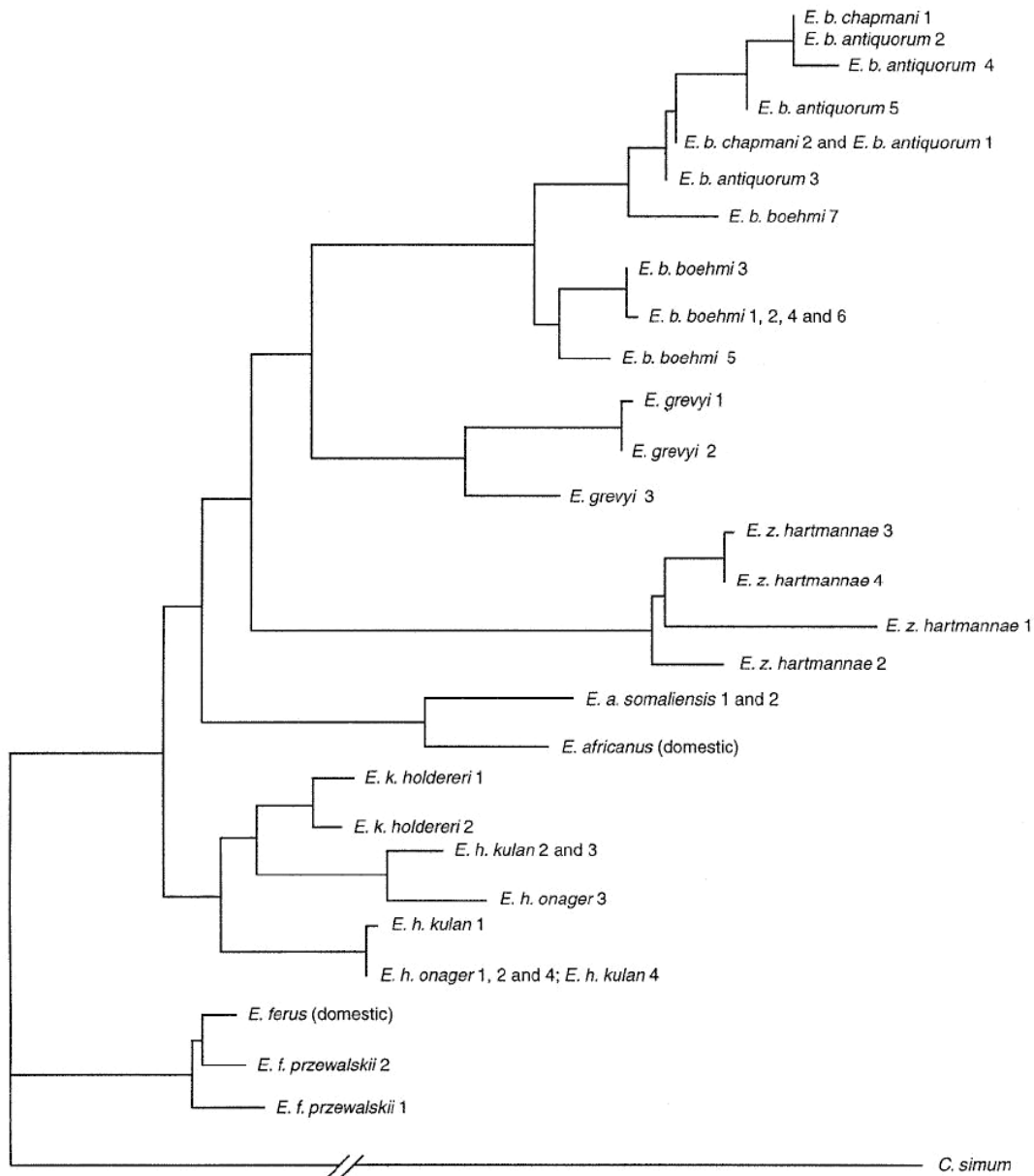
### 2.2.4 Sekvenační data

Podle Oakenfulla a Clegga (1998) byla studie Ishida a kol. z roku 1995 první, která použila sekvenaci DNA. Ishida a kol. analyzovali kontrolní oblast mitochondriální DNA k určení vztahu mezi koněm domácím a koněm Převalského (kromě nich zahrnovala jen dva ze tří druhů zeber a žádného osla). Oakenfull a Clegg použili sekvence genů pro  $\alpha 1$ ,  $\alpha 2$  a  $\theta$  globin. Výsledky udávají, že koně se od společného předka odštěpili asi před 2.4 miliony let, zatímco zebří a oslí druhy vznikly v prudké radiaci asi před 0.9 miliony let. Díky tomu jsou vztahy mezi osly a zebrami v této oblasti zkoumání ne úplně jasné, což naznačují velmi krátké větve mezi jednotlivými druhy (Obr. 13). Nicméně alfa globiny naznačují monofýlii zeber,  $\theta$  globin spíše polyfýlii, neboť zebra Grévyho je příbuzná oslům.



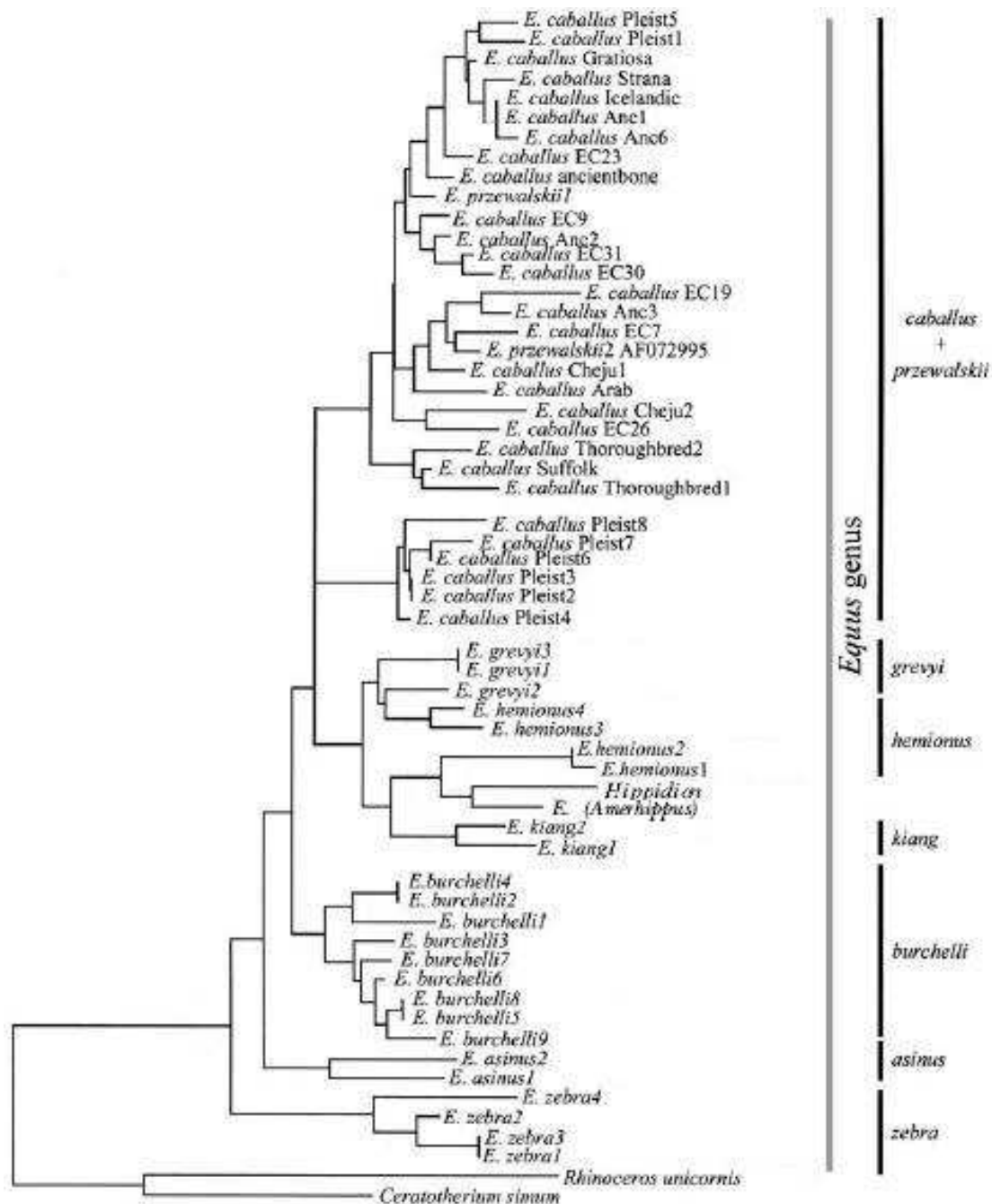
Obr. 13: Oakenfull a Clegg 1998 (vlevo podle sekvencí genu pro  $\alpha 1$  a  $\alpha 2$  globin a vpravo podle sekvencí pro  $\theta$  globin).

V roce 2000 vychází práce Oakenfulla a kol. zabývající se výzkumem mitochondriální DNA a to konkrétně analýzou kontrolní oblasti a 12S rRNA. Obě tyto oblasti jsou obecně u savců užitečné pro určování vzájemných vztahů. 12S rRNA je výhodná pro odlišení více vzdálených druhů (dobré rozlišení vztahů mezi liniemi koňovitých), kontrolní oblast pro nižší taxonomickou úroveň, protože se na ní vyskytuje poměrně dost mutací za relativně kratší dobu (je hodně variabilní a slouží k dobrému rozlišení vztahů mezi poddruhy a druhy). Kombinací těchto dvou analýz vznikl kladogram (Obr. 14) s nosorožcem tuponosým jako outgroupem, který podporuje monofýlii zeber, kde na jejich bázi jsou ty horské, dále zebry Grévyho a pak u zebry stepní Böhmovy zebry, takže se zdá, že ostatní jižnější poddruhy zebry stepní pochází od severnějšího poddruhu. Sesterskou linií k zebrám jsou oslí. Blíže k zebrám mají ti afričtí a na bázi všech koňovitých stojí opět zcela zřetelně koně. Dalším zjištěním bylo, že genetická divergence domestikovaných forem koně a osla nebyla větší než uvnitř jiných koňovitých druhů a že onager a kulan nejsou tak odlišní (navíc nejsou monofyletičtí), aby byli klasifikováni jako oddělené poddruhy. Rozdělování asijských oslů do spousty poddruhů by tak bylo spíše „přílišným taxonomickým štěpením“, kterého se např. dopustili Groves a Mazák (1967). Zajímavé je také zjištění, že kiang je „jen“ hodně odvozený asijský osel a ne mezičlánek mezi koňmi a osly, jak bývá někdy zmiňováno.



Obr. 14: Oakenfull a kol. 2000.

Orlando a kol. (2003) provedli kombinovanou fylogenetickou analýzu sekvencí z kontrolní oblasti a oblasti genu pro cytochrom *b* na mitochondriální DNA. Kromě toho, že odhalili špatnou identifikaci některých ostatků fosilního *Hippidiona* (amerického příbuzného koňovitým, který se od jejich linie odštěpil někdy před 10 miliony let), z jejich kladogramu (Obr. 15), kde spojují data ze sekvencí obou oblastí, lze vyčíst bazální pozici horských zeber, vedle nich další linie od kořenu tvoří afričtí osli a dále stepní zebry a ve zbytku dvě větve, jedna vedoucí ke koním a druhá zahrnující Grévyho zebry smíchané spolu s asijskými osly. Polyfýlie zeber je jistě hodně zajímavá.

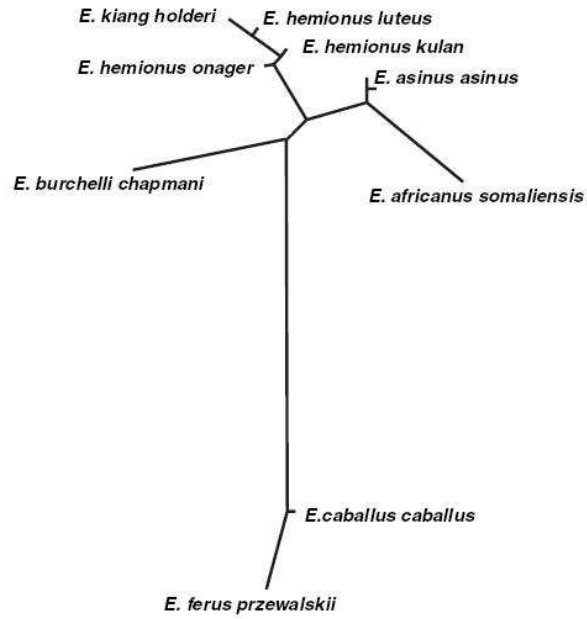


Obr. 15: Orlando a kol. 2003.

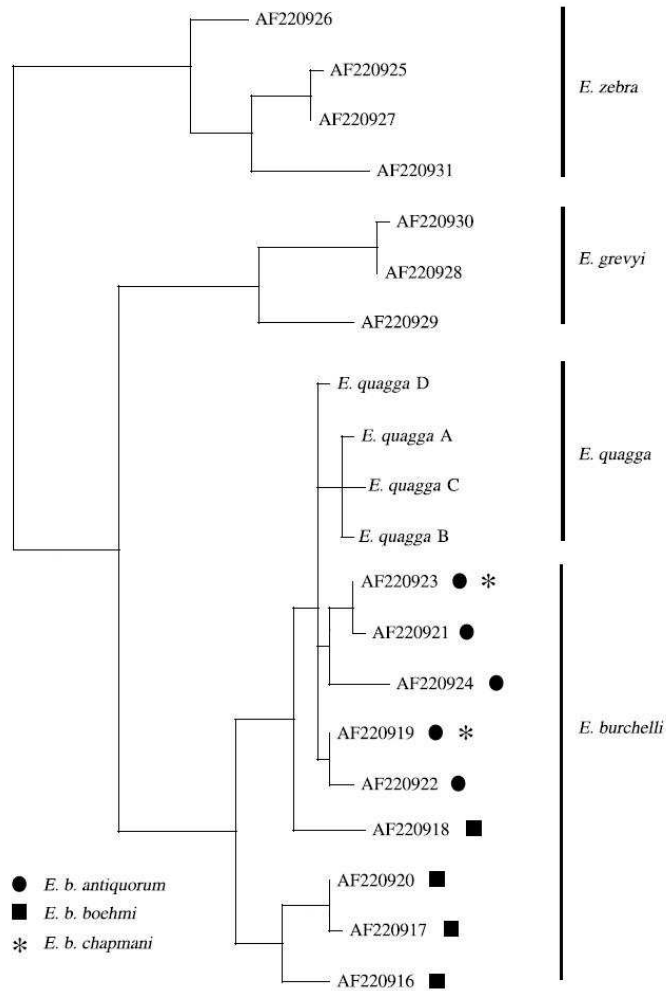
Krüger a kol. (2005) provedli fylogenetickou analýzu pomocí genetické vzdálenosti mikrosatelitů. Zabývali se hlavně vztahy mezi asijskými osly, onagerem a kulanem, ale i tak nám jejich kladogram (Obr. 16) jasně naznačuje čtyři hlavní větve a to pro koně, zebry (zde použity jen stepní), africké osly a asijské osly.

Ve stejném roce vychází práce Leonarda a kol. zabývající se postavením kvagy v rámci zeber. Analýzou sekvencí kontrolní oblasti na mitochondriální DNA získali kladogram (Obr. 17), který ukazuje, že kvaga se geneticky od zebry stepní moc neodlišuje. Na bázi stojí zebry horské, dále zebra Grévyho a jí je sesterskou zebra stepní. V rámci ní lze od báze odlišit dvě linie zebry Böhmovy a ve zbytku jsou ostatní zebry stepní včetně kvagy. Divergence kvagy od stepních zeber odhadují, že se odehrálo asi před 120 až 290 tisíci let. Dále vidíme, že třeba damarské a Chapmanovy zebry jsou vzájemně promíchané (Oakenfull a kol. 2000, Obr. 14).





Obr. 16: Krüger a kol. 2005.



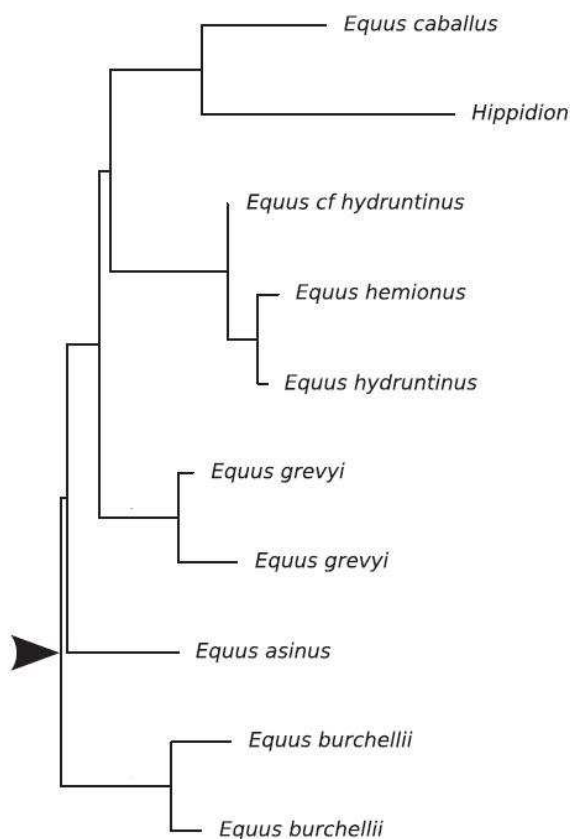
Obr. 17: Leonard a kol. 2005.

Zvláštní kapitolou fylogeneze koňovitých z molekulární stránky je analyzování „pravěké DNA“ a snaha zjistit kořeny domácího koně a osla.

#### Analyzování „pravěké“ DNA

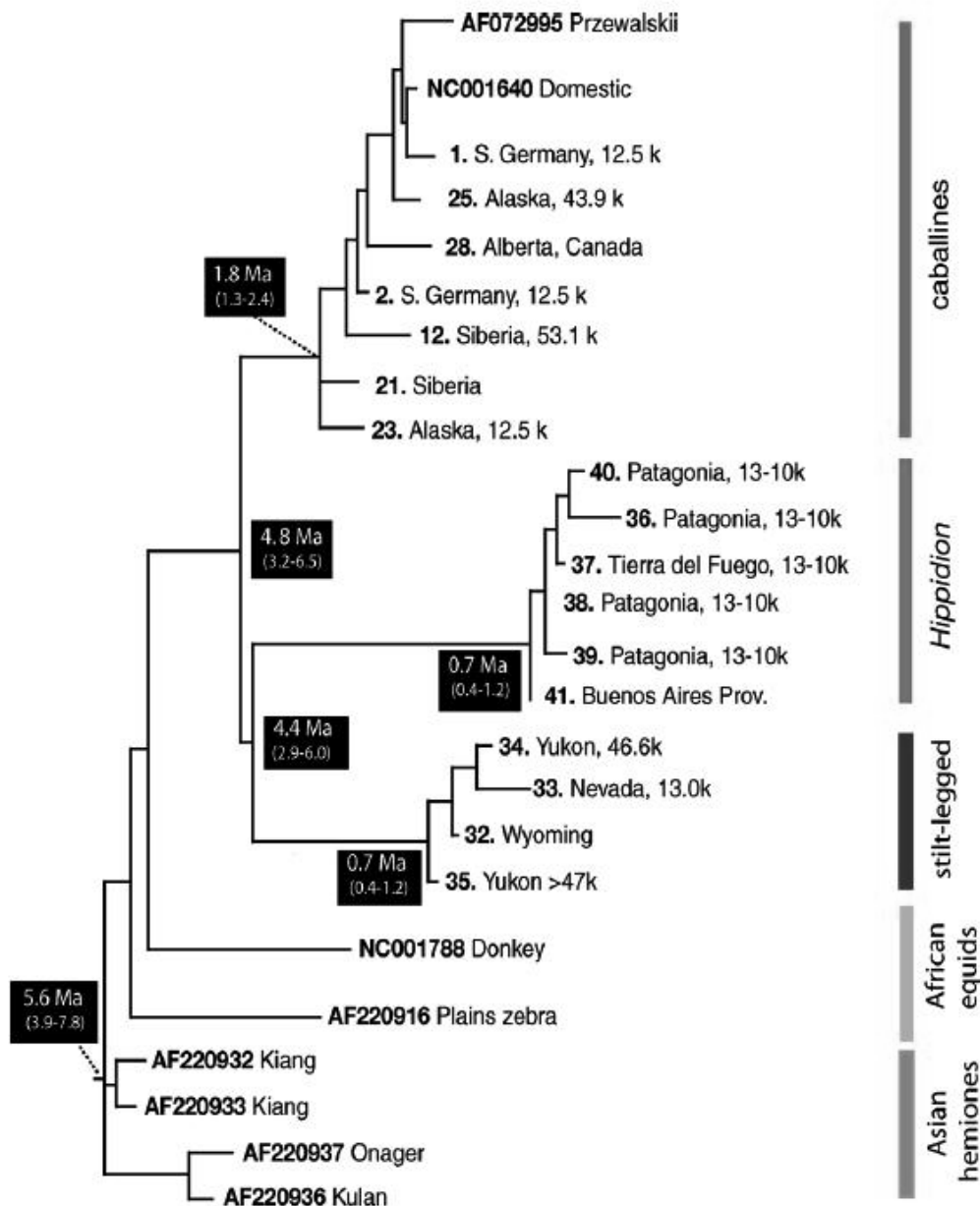
Je zajímavé, že se dnes daří analyzovat často DNA ze starých muzejních preparátů, ale hlavně vyhynulých forem (např. Higuchi a kol. 1987; Lister a kol. 1998; Vilà a kol. 2001; Orlando a kol. 2003; Leonard a kol. 2005; Weinstock a kol. 2005; Orlando a kol. 2006). Zebra kvaga byla jedním z prvních takto studovaných objektů (Higuchi a kol. 1987), ze zpětného pohledu můžeme namítnout, že informační význam byl vlastně malý, kvůli malému vzorku analyzovaných zvířat (1 stepní zebra byla sesterská k zebře kvaga a těm byla sesterská zebra horská a celé této skupině pak kůň - zebra stepní byla reprezentována jedním jedincem zebry damarské), takže jsme nemohli zjistit, zda je součástí zebry stepní či nikoli, ale tehdy to byl velký krok, který nadchnul spoustu lidí (jak odborníků, tak laiků). Tyto analýzy ukázaly řadu zajímavých zjištění jako například:

- 1) že zebra kvaga patří do komplexu zebry stepní (Leonard a kol. 2005, Obr. 17)
- 2) že vymřelý osel *Equus hydruntinus* je patrně jen odlišným zástupcem asijských oslů podle podobností v lebce a končetinách, nikoli zebry stepní podle zubů (Orlando a kol. 2006, Obr. 18). Analyzována byla mitochondriální DNA - kontrolní oblast a cytochrom *b*. Tento osel se vyskytoval od Evropy po Irán. Kromě toho tu zebry nevystupují jako monofyletická skupina.



Obr. 18: Orlando a kol. 2006.

- 3) že zvláštní jihoamerický rod koňovitých *Hippidion* je blíže příbuzný koňům a vlastně si tak nezaslouží vlastní rod (Orlando a kol. 2003; Weinstock a kol. 2005). Weinstock a kol. (2005) navíc ukázali, že do příbuzenstva koňů patří štíhlonohé severoamerické formy, které byly považovány za výsadek asijských oslů na americkém kontinentě (Obr. 19).



Obr. 19: Weinstock a kol. 2005.

### Původ domácích forem podle molekulární dat

Další zajímavý bod fylogeneze koňovitých je i původ domácího osla a koně. Ačkoli by zabývání se tím mohlo působit zbytečně, minimálně v případě koně z toho plynou velice důležité závěry i s ohledem k celkové fylogenezi koňovitých.

Klasický pohled na domestikaci osla předpokládá jeho původ z nubijského poddruhu osla afrického (Groves 1974). Tento původ byl částečně potvrzen (Beja-Pereiro a kol. 2004), ale detailnější vzorek potvrdil i podezření (např. také Groves z Clutton-Brock 1992), že se do krve zapojuje somálský osel (Beja-Pereiro a kol. 2004). Příměs krve somálských oslů je způsobeno běžnou praxí v místech výskytu této druhé formy afrického osla (přiváže se klisna k vodnímu zdroji a hřebci somálského osla ji odpáří večer, když se jdou napít k vodním rezervoárům (Clutton-Brock 1992). Víme ale jednoznačně, že se do krve domácích oslů nezapojila krev asijských oslů.

V případě domestikace koní je problematika mnohem zajímavější, protože by mohla mít význam na fylogenezi koňovitých či spíše taxonomii koňů. Chovatelé koňů i zoologové si

odnepaměti uvědomovali, že plemena koní jsou odlišná a minimálně rozlišili chladnokrevná a teplokrevná plemena a koně typu pony, který je vlastně speciálním případem chladnokrevníků. Celou historii dobře popisuje Groves (1974). Na přelomu 19. a 20. století tak vznikl názor, že domácí koně mají původ ve 3-4 divokých druzích koňů a byl pro ně vytvořený hypotetický vzhled a navíc i „vědecké názvy“ (*Equus germanicus* apod.). Řada hippologů vytvářela modely křížení mezi těmito druhy a vznikl „vlastní svět“, který se stal až nepochopitelný. Groves (1974) bez ohledu na veškeré umělé hypotézy ukázal na základě skutečných morfologických rozdílů a dokonce rozdílů v chování (socialita, způsob útěku před nebezpečím, odlišná reakce na ohlávku apod. - Hermann Ebhardt 1958; 1962), že lze u domácích koní opravdu rozlišit čtyři odlišné typy a dokonce se podařilo najít v dosavadních fosilních koních ty, které by téměř dokonale těmito typům odpovídali. Dokonce tak byli uznány odborníky-zoology (např. právě Colin Groves). O to více se hodil nástup molekulárně-fylogenetických metod. Ty však tento předpoklad nepotvrdily (např. Lister a kol. 1998; Vilà a kol. 2001; Jansen a kol. 2002). Koně se v rámci savčích domácích zvířat jeví být navíc vůbec nejprokříženější mezi sebou (např. Zeder a kol. 2006). Je dobré dodat, že všechny tyto analýzy byly prováděny na mitochondriální kontrolní oblasti, jde tedy o závěry ukazující vztahy z matčiny strany. Pod vlivem těchto výsledků se jeví být pravděpodobnější, že předkem koní byl relativně subtilní tarpan a dílčí plemena nemají vazby na dílčí druh či poddruhy (tarpana). Je samozřejmě otázka, co znamenají odlišné behaviorální znaky. Zakotvené rozdíly asi také souvisí s našimi požadavky na chování zvířat.

Molekulární analýzy od počátků shodně ukazují velice zvláštní závěr a to je pozice koně Převalského uvnitř domácího koně. Ukazuje to např. Lister a kol. (1998), Vilà a kol. (2001), Jansen a kol. (2002) na mitochondriální kontrolní oblasti. Tento výsledek interpretují různí autoři různě. Ishida a kol. (1995) to považují za důkaz prokřížení koně Převalského s domácím koněm. Mohlo by to také znamenat, že kůň Převalského je druhotně zdivočelé plemeno koní - to je sice teoretická interpretace, ale v zásadě si to nikdo nemyslí, zvláště kvůli rozdílům v morfologii a především v chromosomech. Asi jedno z nejpravděpodobnějších vysvětlení je takové, že jde buď o náhodnou stejnou mutaci v nějakých pozicích (sekvenčně se kůň Převalského od domácího liší minimálně a v odlišných místech prostě ke shodné nukleotidové změně mohlo náhodně dojít) nebo může jít o zbytek tzv. ancestrálního polymorfismu - což předpokládá např. Lister a kol. (1998). S ohledem k tomu, že původ domácího koně není starobylý (cca. 4 000 př. n. l.), lze ancestrální polymorfismus považovat za dobré vysvětlení tohoto nezvyklého výsledku a nyní většina autorů tento pohled přijala za své (Lister a kol. 1998, Jansen a kol. 2002). Kůň Převalského tak není (vlastně kupodivu) zavrhován a je stále považovaný za hodnotnou formu.

Nicméně víme téměř jistě, že se do krve všech tří základních linií koně Převalského (mnichovská, pražská, askanijská) asi zapojila krev domácího koně (mongolská plemena) (Dolan 1982). Na druhou stranu je zajímavé, že vzhled koní je velice konzistentní (stožatá hříva, tvar hlavy, typické žíně ocasu, odlišný počet chromosomů) a nikdy vlastně nebyla vyštěpena zvířata domácího vzhledu (Volf 2002, Groves - webová stránka), je však otázkou, jak moc na to měla vliv selekce ze strany chovatelů (vyřazování divných jedinců). Sice by šlo při pohledu na dnešní koně Převalské v lidské péči najít některé znaky typické pro domestikaci (zesvětlování - Volf 2002, zmenšení mozkovny - Röhrs a Ebinger 1998, svěšení hřívy - Volf 1984 či zeslabení dolní čelisti - Volf 2002, změna tělesných proporcí - Spasskaja a Kús 2003), ale buď jde o znaky související s kondicí zvířat (hříva - Volf 1984) nebo domestikačními znaky, ale dáno tím, že jsou už nějakých necelých 100 let v lidské péči - upevnění domestikačních znaků nebylo od začátku a objevilo se až mnohem později - lze tak sledovat nárůst domestikačních znaků chronologicky (např. Volf 1989; Volf 2002).

### 3. Diskuse

#### 3.1 Fylogenetické vazby koňovitých

Z výše uvedených kladogramů je nadmíru jasné, že jen těžko lze hledat jednotný závěr. Co studie, to málem jiný stromeček. Zvláště je to zřetelné u morfologických studií, které převážně ukazují, že zebry nejsou monofyletickou skupinou a jen výjimečně jejich monofýlii naznačují (Harris a Porter 1980; Groves a Ryder 2000). Ustálenější výsledky můžeme však pozorovat v biochemických a zvláště sekvenačních molekulárních studiích. Pro fylogenezi zeber na druhové úrovni můžeme říct, že převažuje mínění o jejich monofýlii. Z ostatních skupin mají z molekulárního hlediska nejbližší k africkým oslům. Skupině zebry + afričtí osli jsou většinou sesterští asijské osli a sesterští celé této skupině jsou koně. Vlastně se tím pěkně podporuje předpoklad paleontologů, že se koňovití dělí na dvě velice dobře vymežitelné skupiny: koně (kabaloidní linie) a osli + zebry (tzv. stenoridní linie, viz např. Groves 1974, Forsten 1989). Konkrétně tato shoda pochází z mitochondriální kontrolní oblasti. Při kombinaci kontrolní oblasti s cytochromem *b* (např. Orlando a kol. 2002, 2006) se monofýlie zeber již nevyskytuje.

V souhrnu je zřejmé, že morfologická data a odlišná molekulární data podávají zcela odlišné výsledky o fylogenezi koňovitých.

#### 3.2 Zebra bezhřívá - zajímavý taxon?

Fylogeneze zeber na poddruhové úrovni je řešena jen v pracích Oakenfulla a kol. (2000) a Leonarda a kol. (2005). Obě se shodují na bazální pozici zeber horských a zbytku se dvěmi hlavními větvemi. Jednou je zebra Grévyho a druhou jsou zebry stepní. Böhmova zebra se zdá být u zebry stepní nejpůvodnější formou. Všechny ostatní stepní zebry do ní zapadají, včetně kvagy, což znamená, že není vlastním druhem rovnocenným zebře stepní (Leonard a kol. 2005). V rámci fylogenetických analýz bohužel chybějí důležitá data, hlavně o sporných poddruzích jako je zebra bezhřívá a zebra zambezijská. Oproti zebře zambezijské, kterou v lidské péči nemáme, se zebra bezhřívá chová v zajetí (viz níže) a naskytá se tedy možnost jejího bližšího poznání, případně molekulárního analyzování. Zaslouží si tuto pozornost?

I když byla zebra bezhřívá (*Equus burchelli borensis*) objevena a poprvé popsána již v roce 1912 (Lönnerberg), až do vydání článku Grovese a Bellové (2004) se mnoho autorů o zebře bezhřívé nezmiňuje (Cabrera 1936; Grubb 1981), natož aby jí pokládali za samostatný poddruh. Mezi historické autory, kteří se naopak bezhřívou zebrou zabývali, patří například Ziccardi (1959), který za příčinu ztráty hřívky uvažuje o mutacích a dokazuje, jak moc se na ni zapomnělo, protože ji znovu popisuje (jako *Zebra burchelli isabella*). Bezhřívé zebry ale pozoroval jen jednotlivě ve stádech „normálních“ zeber stepních. Nejrozsáhlejší práce o zebře bezhřívé patří Mohrové (1962). Mohrová u zebry bezhřívé zmiňuje jako typické znaky tmavé zbarvení u báze kopyt (hlavně ze předu), boltce ze zadní strany téměř čistě bílé, velice světlé zbarvení a hlavně nepřítomnost hřívky (alespoň u hřebců). Dittrich (1966) navíc předpokládá i určitou větší tělesnou korpulentnost.

Mohrová (1962) kromě toho také dává přehled o jiných bezhřívých zebřích (např. z Ngoro-ngora apod.), které považuje za atypické jedince zebry Böhmovy. Problém u této zebry je právě v tom, že bychom její znaky měli považovat za typický jedinečný znak. Jenže u řady jižních populací s hřívou (z Amboseli, Ngoro-Ngoro apod.) máme zprávy o jedincích bez hřívky (a někdy s bílými ušima), ale právě jen u jednotlivců (Mohr 1962; Dathe 1968; Kayser 1970), zatímco z Ugandy a jiných severnějších oblastí je bezhřívost běžná a ustálená - jsou tam bezhřívá celá stáda (Mohr 1962; Dittrich 1966). Můžeme tak předpokládat, že bezhřívost se dá tu a tam získat nějakou mutací (a s ohledem k jednotlivým bezhřívým zvířatům lze předpokládat, že jde možná o úseky DNA se sklonem k této mutaci). Dittrich (1966) zmínil možnost, že filárie (parazit) mohou způsobit vypadání hřívky, ale spíše lokálně, což známe od

domácích koní. Filárii zdokumentoval u jedné bezhřívé zebry, nicméně sám nakonec uznává, že za vypadávání hřívy je spíše přirozený proces bez spojitosti s filárií. Pokud se podíváme na vlastní nepřítomnost hřívy, tak buď chybí zcela nebo je hodně redukována. Lönnberg (1912 v Dittrich 1966) předpokládal, že už i embryo je bez hřívy. Dnes víme (Dittrich 1966), že jim normálně hříva naroste a až s věkem o ni přichází, nejvíce právě samci a staré samice. Bylo by potřeba výskyt hřívy u chovaných zeber bezhřívých ještě blíže prozkoumat. Nabízí se nám možnost toto komentovat na základě zkušeností s chovem těchto zeber v královédvorské zoo díky zoologovi Ludřkovi Čulíkovi.

Významným současným autorem je také Jan Pluháček, který v závěru své disertační práce o reprodukční strategii zebry stepní *Equus burchelli* (2006) potvrzuje správnost vymezení bezhřívých zeber Grovese a Bellové (2004), jako nového poddruhu zebry stepní. Toto potvrzení opírá o údajnou výjimečnou neinfaticidu zebry bezhřívé mezi ostatními stepními zebrami. Tvzení, že u zebry bezhřívé se jako u jediné nevyskytuje samčí infanticida, je však hned v rozporu s údaji v jedné z jeho uvedených prací (Pluháček a Bartoš 2000 z Pluháček 2006), kde se případ její infanticidy vyskytuje. Navíc moc neřeší možnost, že neinfanticida u této formy může být artefaktem umělého výběru chovné skupiny. Ideální by bylo získat data z volné přírody což je samozřejmě problém.

Podpora díky neinfanticidě je nepřesvědčivá. Někteří ochranáři a badatelé mohou její vyštěpení na základě morfologie považovat za přehnané kouskování variability klinálního komplexu zebry stepní. Tedy poddruhový status zebry bezhřívé zůstává spekulativním, což ztěžuje určení ochranářských priorit. O to více je potřeba urychleně molekulárně zpracovat tuto formu. Navíc nám chybí přesnější sčítání těchto zvířat a dále důvod je přísněji chránit. Co víme je, že populace v Súdánu čítá kolem 33000 jedinců, v Etiopii 7500, v Somálsku asi 1000, v Ugandě 700 a v Keni 42000 a že se jejich počty se snižují (Lupták 2005).

Pluháček (2006) dále uvádí, že je dnes zebra bezhřívá vedena v evropské plemenné knize, ale sám její držitel Richard Østerballe o svébytnosti této zebry jako poddruhu přesvědčen není, čímž je logicky snížena motivace oživit chov či ho nějak rozumně vést. V čisté formě jsou v současnosti chovány jen ve 4 zoologických zahradách - Dvůr Králové, Lešná, Givskud (Dánsko) a Vratislav (Polsko) a tato populace, čítající zhruba 50 zvířat, začíná trpět příbuzenskou plemenitbou. Nově se objevila mladá zvířata také v liberecké zoo.

Právě se zoologickou zahradou ve Dvoře Králové se nám podařilo domluvit spolupráci a již nám zasílají vzorky krve ze zvířat (a to nejen zeber bezhřívých), která jsou náhodně v rámci např. nutné korekce kopyt nebo císařských řezů imobilizována. Královédvorská zvířata (a vlastně i jiná stáda v evropských zoo) jsou důležitá tím, že známe jejich geografických původ. Dost chovaných savců nemá totiž přesně známý původ kvůli nepřesným (či dokonce falšovaným) informacím dodavatelů zvířat. Zebry bezhřívé byly ale dovezeny Ing. J. Vágnerem z odchyťů v 70. letech 20. století z oblasti Karamodža z Ugandy. O to cennější tedy jsou.

### 3.3 Perspektivy

Z literární rešerše mně vyplývají dvě hlavní perspektivy:

#### 1) Analyzování genetických odlišností zebry bezhřívé k jiným poddruhům zebry stepní

Zebra bezhřívá je tedy nově vymezovaný poddruh zebry bezhřívé, který má podporu v morfologii a možná také v sociobiologii. Protože už existuje pilotní vnitrodruhová fylogeneze zebry stepní, doplnění vybraných úseků DNA pro zebra bezhřívou by mohlo svébytnost této formy vyvrátit či podtrhnout.

Podle literatury se ukazuje, že nejvhodnější oblastí pro molekulární analýzy zebry bezhřívé je sekvenování kontrolní oblasti na mitochondriální DNA, protože na tomto úseku byly dělány veškeré pokusy o vnitrodruhovou fylogenezi koňovitých. Získání sekvence zebry bezhřívé by tak mohlo doplnit mozaiku v kombinaci s publikovanými sekvencemi jiných

poddruhů zebry stepní. Tento gen je vůbec nejvíce užívaným pro fylogenezi koňovitých a má tedy logicky nejbohatší „taxa sampling“.

Na základě těchto zjištění jsme již úspěšně zkusili izolovat a následně sekvenovat kontrolní oblast metodou dle práce Oakenfulla a kol. (2000) se stejnými primery. Podařilo se mi izolovat kontrolní oblast jak pro zebra bezhřívou tak i pro druhy jako zebra Grévyho nebo damarská, které byly mezi vzorky krve ze Zoo Dvůr Králové.

## 2) Posouzení výpovědí různých dat na fylogenetické vazby koňovitých

Jak jsem se snažila ukázat, různá data naznačují odlišné fylogenetické vazby koňovitých. Např. morfologie převážně předpokládá polyfýlii zeber, ale i mitochondriální cytochrom *b* a kontrolní oblast dává odlišné výsledky (cytochrom *b* asi způsobuje rozpad monofýlie zeber naznačované z kontrolní oblasti).

Pro kombinovanou analýzu jsou nyní k dispozici morfologické matice (Bennet 1980; Groves a Ryder 2000) a v databázi GenBank je celá řada volně stažitelných sekvencí. Tuto databázi jsem v rámci rešerše prošla a snažila jsem se odhalit ty geny, které mají dobrý vzorek taxonů, tj. aby měly sekvenční data od všech základních skupin - koní, afrických i asijských oslů, horských, stepních zeber a zebry Grévyho. Kompletní mitochondriální genom je znám jak u koně a osla domácího, tak i u nosorožce (tuponosého a indického) jakožto vhodného outgroupu pro analýzy. Kůň Převalského má také již mnoho genů osekvenovaných, ale bohužel zatím chybějí u ostatních taxonů (zeber a oslů). Z tabulky lze rychle vyčíst, od kterých taxonů ještě nemáme žádné vhodné sekvence a které geny máme od hlavních linií koňovitých (Tab. 2). Vůbec nejlepší je kontrolní úsek (control region) mitochondriální DNA. Nejperspektivnějšími geny jsou dále např. 12S rRNA, cytochrome *b*, Y-specific sequence tag, prion like protein doppel (PRND), alpha 1 globin. Některé geny pak přímo vybízí k osekvenování, např. cytochrome *b* pro kianga či zebra Hartmannové (oba jsou chováni v našich zoo).

Tabulka 2: Přítomnost sekvencí nejvhodnějších genů v databázi GenBank u jednotlivých taxonů. Údaje v tabulce se vztahují k přístupným sekvencím na přelomu podzimu a zimy v roce 2007, není vyloučeno rozšíření o další zajímavé sekvenční.

Taxony	Geny																
	Mitochondriální					Jaderné											
	control region	12S rDNA	16S rDNA	cytochrome b	D-loop	alfa 2 hemoglobin	alfa 1 hemoglobin	epsilon globin	prion protein (PRNP) gene	prion like protein doppel (PRND) gene	MHC class I antigen	Y-specific sequence tag	beta-2-microglobulin precursor gene	gene for ryanodine receptor	dopamine receptor (DRD4)	MC1R gene	LH/CG-beta gene
<b>kůň Převalského</b>	X			X			X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	
<b>osli afričtí</b>	X							X	X	X							X
osel núbijský	X																
osel somálský	X							X	X	X							X
<b>osli asijské</b>	X	X	X	X	X	X	X	X			X	X			X	X	X
džigetaj gobijský																	
džigetaj altajský	X																
kulan								X									X
onager											X				X	X	
khur																	
ašdari																	
kiang	X															X	
<b>zebry horské</b>	X	X			X	X	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X
zebra kapská	X																
zebra Hartmannové	X				X			X	X	X	X	X					X
<b>zebry stepní</b>	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X	X	X	X			
kvaga	X																
zebra Burchellova (damarská)	X	X							X	X	X	X					
zebra Chapmanova					X					X		X					
zebra zambezijská																	
zebra Crawshayova																	
zebra Böhmova	x	x			X				X	X	X	X					
zebra bezhřívá																	
<b>zebra Grévyho</b>	X	X		X	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X	



## 4. Závěr

I přesto, že se v taxonomii a fylogenezi koňovitých řada věcí již nedávno vyřešila (taxonomický status kvagy, spíše monofýlie zeber apod.), řada otázek zůstává nedořešená. Vlastně je až překvapivé, jak moc nedořešená fylogeneze koňovitých zůstává.

Literární rešerše mi ukazuje, že by bylo vhodné:

1) Molekulárně zpracovat zebru bezhřívou a určit její odlišnosti vůči jiným poddruhům zebry stepní. Po výsledných analýzách případně apelovat na její ochranu, pokud se prokáže být geneticky odlišnou. Tento úkol by se měl splnit v magisterském stupni.

2) Vyhотовit kombinovanou matici znaků pro koňovité (alespoň pro recentní druhy a ty vymřelé taxony s molekulárními daty) a vyhodnotit jejich fylogenezi a konfliktní chování dílčích dat (zuby, postkraniální kostra, lebka, vnější vzhled, chromosomy, chování, srst, molekulární data). Tento úkol by se mohl splnit v disertační práci.

## 5. Literatura

- Azzaroli A., 1992. Ascent and decline of monodactyl equids: a case for prehistoric overkill. *Annales Zoologici Fennici* 28: 151-163.
- Azzaroli A. and Stanyon R., 1991. Specific identity and taxonomic position of the extinct quagga. *Atti della Accademia Nazionale dei Lincei Classe di Scienze Fisiche Matematiche e Naturali Rendiconti Lincei Scienze Fisiche e Naturali* 2(4): 425-436.
- Beja-Pereira A., England P. R., Ferrand N., Jordan S., Bakhiet A. O., Abdalla M. A. Mashkour M., Jordana J., Taberlet P. and Luikart G., 2004. African origins of the domestic donkey. *Science* 304: 1781.
- Bennett D. K., 1980. Stripes do not a zebra make, part I: A cladistic analysis of *Equus*. *Systematic Zoology* 29(3): 272-287.
- Cabrera A., 1936. Subspecific and individual variation in the Burchell zebras. *Journal of Mammalogy* 17(2): 89-112.
- Carbone L., Nergadze S. G., Magnani E., Misceo D., Cardone M. F., Roberto R., Bertoni L., Attolini C., Piras M. F., de Jong P., Raudsepp T., Chowdhary B. P., Guérin G., Archidiacono N., Rocchi M. and Giulotto E., 2006. Evolutionary movement of centromeres in horse, donkey, and zebra. *Genomics* 87: 777-782.
- Clegg J. B., 1974. Horse hemoglobin polymorphism. *Ann. NY Acad. Sci.* 241:61-69.
- Clutton-Brock J., 1992. *Horse power: a history of the horse and the donkey in human societies*. Natural History Museum, London, 192 pp.
- Dathe H., 1968. Zum Vorkommen mähenloser Zebras. *Säugetierkundlichen Mitteilungen* 35: 67-68.
- Diamond J., 2004. *Třetí šimpanz*. Paseka, Praha, 400 str.
- Dittrich L., 1966. Mähnenlose Zebras in Zoo Hannover. *Säugetierkundlichen Mitteilungen* 14: 100-104.
- Dobroruka L. J., 1975. Haarwechsel der zebras. *Věstník československé společnosti zoologické* 39: 173-177.
- Dolan J. M., 1982. Przewalski's Horse, *Equus przewalskii*, Poljakov, 1881, in the United States Prior to 1940 and Its Influence on the Present Breeding. *Zoologische Garten N.F.* 52(2): 49-65.
- Ebhardt H., 1958. Verhaltensweisen verschiedener Pferdeformen. *Säugetierkundliche Mitteilungen* 6: 1-9.
- Ebhardt H., 1962 Ponies und Pferde im Röntgenbild nebst einigen stammesgeschichtlichen Bemerkungen dazu. *Saugentierkundliche Mitteilungen* 10: 145-168.
- Edwards E. H., 1998. *Obrazová encyklopedie koní*. Ottovo Nakladatelství, Praha, 400 str.
- Eisenmann V., 1979. Caractères évolutifs et phylogénie du genre *Equus* (Mammalia, Perissodactyla). *CR Acad Sci Paris* 288:497-500.
- Eisenmann V., 1986. Comparative osteology of modern and fossil horses, half-asses, and asses. Pp. 67-116, in *Equids in the Ancient World* (Meadow R. H. and Uerpmann H. P., eds.).
- Eisenmann V., 1997. Does the taxonomy of the quagga really need to be reconsidered? *South African Journal of Science* 93(2): 66-67.
- Flint J., Ryder O. A. and Clegg J. B., 1990. Comparison of the a-globin gene cluster structure in Perissodactyla. *J Mol Evol* 30:36-42.
- Forstén A., 1988a. Middle Pleistocene replacement of stenorid horses by caballoid horses – ecological implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 65: 23-33.
- Forstén A., 1988b. The small caballoid horse of the upper Pleistocene and Holocene. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 105: 161-176.
- Forstén A., 1989. Horse diversity through the ages. *Biology Reviews* 64: 279-304.

- Franzen J. L., 1984. Die Stammengeschichte der Pferde in ihrer wissenschaftshistorischen Entwicklung. *Natur und Museum* 114(6): 149-162.
- Froehlich D. J., 2002. Quo vadis eohippus? The systematics and taxonomy of the early Eocene equids (Perissodactyla). *Zoological Journal of the Linnean Society* 134: 141-256.
- Gentry A., Clutton-Brock J. and Groves C. P., 2004. The naming of wild animal species and their domestic derivatives. *Journal of Archaeological Science* 31: 645-651.
- George M. and Ryder O. A., 1986. Mitochondrial DNA evolution in the genus *Equus*. *Mol Biol Evol* 3:535-546.
- Groves C. P., 1974. Horses, asses and zebras in the wild. David & Charles Newton Abbot, London, 192 pp.
- Groves C. P., 2002. Taxonomy of Living Equidae, pp. 94-107. In: Moehlman P. D. (eds.), 2002. Equids: zebras, asses and horses. Status survey and conservation action plan. IUCN/SSC Equid Specialist Group. Gland, Switzerland and Cambridge, ix + 190 pp.
- Groves C. P. and Bell C. H., 2004. New investigations on the taxonomy of the zebras genus *Equus*, subgenus *Hippotigris*. *Mammal. Biol.* 69(3): 182-196.
- Groves C. P. and Mazák V., 1967. On some taxonomic problems of Asiatic wild asses; with the description of a new subspecies (Perissodactyla; Equidae). *Zeitschrift für Säugetierkunde* 32: 321-355.
- Groves C. P. and Ryder O. A., 2000. Systematics and phylogeny of the Horse. Pp 1–24 in: *The Genetics of the Horse* (eds. A.T. Bowling and A. Ruvinsky). Oxford: CABI publishing.
- Groves C. P. and Willoughby D. P., 1981. Studies on the taxonomy and phylogeny of the genus *Equus*. 1. Subgeneric classification of the recent species. *Mammalia* 45(3): 321-354.
- Grubb P., 1981. *Equus burchelli*. *Mammalian Species* 157: 1-9.
- Grubb P., 2005. Order Perissodactyla. In D. E. Wilson & D.-A. M. Mittermeier (Eds) *Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference* (pp. 629-636). Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Harris A. H. and Porter L. S., 1980. Late Pleistocene horses of Dry Cave, Eddy County, New Mexico. *J Mammal* 61:46-65.
- Higuchi R. G., Wrischnik L. A., Oakes E., George M., Tong B. and Wilson A. C., 1987. Mitochondrial DNA of the extinct quagga: Relatedness and extent of postmortem change. *J Mol Evol* 25:283-287.
- Hoffmann R., 1983. Social organisation patterns of several Feral horse and Feral ass populations in Central Australia. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 48:124–126.
- Ishida N., Oyunsuren T., Mashima S., Mukoyama H. and Saitou N., 1995. Mitochondrial DNA sequences of various species of the genus *Equus* with special reference to the phylogenetic relationship between Przewalski's wild horse and domestic horse. *J Mol Evol* 41: 180-188.
- Jansen T., Forster P., Levine M. A., Oelke H., Hurles M., Renfrew C., Weber J. and Olek K., 2002. Mitochondrial DNA and the origins of the domestic horse. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 99: 10905-10910.
- Kaminski M., 1979. The biochemical evolution of the horse. *Comp Biochem Physiol* 63B: 175-178.
- Kayser K.-E., 1970. Mähnenloses Böhmezebra, weiße Giraffengazelle und Erstaufnahme wildlebender Bongos. *Säugetierkundlichen Mitteilungen* 18: 42-44.
- Klein R. G. and Cruz-Urbe K., 1990. Craniometry of the genus *Equus* and the taxonomic affinities of the extinct South African quagga. *South African Journal of Science* 95: 81-86.

- Krüger K., Gaillard C., Stranzinger G. and Rieder S., 2005. Phylogenetic analysis and species allocation of individual equids using microsatellite data. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 122: 78–86.
- Lear T. L., 2001. Chromosomal distribution of the telomere sequence (TTAGGG)<sub>n</sub> in the Equidae. *Cytogenetics a Cell Genetics* 93: 127-130.
- Leonard J. A., Rohland N., Glaberman S., Fleischer R. C., Caccone A. and Hofreiter M., 2005. A rapid loss of stripes: the evolutionary history of the extinct quagga. *Biology Letters* 1: 291-295.
- Linnaeus C., 1758. *Systema Naturae Fundamenta Botanica*.
- Lister A. M., Kadwell M., Kaagan L. M., Jordan W. C., Richards M. B. and Stanley H. E., 1998. Ancient and modern DNA in study of horse domestication. *Ancient Biomolecules* 2: 267-280.
- Lönnberg E., 1912. En manlös zebra. *Fauna och Flora, Uppsala* 16: 175-181.
- Lowenstein J. M. and Ryder O. A., 1985. Immunological systematics of the extinct quagga (Equidae). *Experientia* 41: 1192-1193.
- Lupták P., 2005. Taxonomy and variability in the Plains Zebra (*Equus quagga* Boddaert 1758) as viewed by Czech and Slovak zoologists: The Northern Complex. *Gazella* 32: 43-66 (in Czech and English version).
- Lydekker R., 1912. *The horse and its relatives*. George Allen, London, 286 pp.
- Mazák V., 1962. Haarwechsel und Haarwuchs bei Przewalski-Pferdes, *Equus przewalskii przewalskii* Poliakov 1881 und Onager, *Equus hemionus onager* Boddaert 1785 im Prager Zoologischen Garten. *Equus - Sborník prací z I. mezinárodního symposia na ochranu koně Převalského, Praha*: 141-163.
- Moehlman P. D. (ed.), 2002. *Equids: zebras, asses and horses. Status survey and conservation action plan*. IUCN/SSC Equid Specialist Group. Gland, Switzerland and Cambridge, ix + 190 pp.
- Mohr E., 1962. Mähnenlose Zebras. *D. Zoolog. Garten* 26(3/6): 190-202.
- Moodley Y. and Harley E. H., 2005. Population structuring in mountain zebras (*Equus zebra*): the molecular consequences of divergent demographic histories. *Conservation Genetics* 6: 953-968.
- Musilová P., Kubicková S., Zrnová E., Horin P., Vahala J. and Rubes J., 2007. Karyotypic relationship among *Equus grevyi*, *Equus burchelli* and domestic horse defined using horse chromosome arm-specific probes. *Chromosome Research* 15: 807-813.
- Myka J.L., Lear T.L., Houck M.L., Ryder O.A., and Bailey E., 2003. Homologous fission event(s) implicated for chromosomal polymorphisms among five species in the genus *Equus*. *Cytogenetic and Genome Research* 102: 217-221.
- Oakenfull E. A. and Clegg J. B., 1998. Phylogenetic relationships within the genus *Equus* and the evolution of  $\alpha$  and  $\theta$  globin genes. *Journal of Molecular Evolution* 47: 772-783.
- Oakenfull E. A. and Ryder O. A., 1998. Mitochondrial control region and 12S rRNA variation in Przewalski's horse (*Equus przewalskii*). *Animal Genetics* 29: 456-459.
- Oakenfull E. A., Lim H. N. and Ryder O. A., 2000. A survey of equid mitochondrial DNA: Implications for the evolution, genetic diversity and conservation of *Equus*. *Conservation Genetics* 1: 341-355.
- Orlando L., Eisenmann V., Reynier F., Sondaar P. and Häni C., 2003. Morphological convergence in *Hippidion* and *Equus* (*Amerhippus*) South American equids elucidated by ancient DNA analysis. *Journal of Molecular Evolution* 57: S29-S40.
- Orlando L., Mashkour M., Burke A., Douady C. J., Eisenmann V. and Häni C., 2006. Geographic distribution of an extinct equid (*Equus hydruntinus*: Mammalia, Equidae) revealed by morphological and genetical analyses of fossils. *Molecular Ecology* 15: 2083-2093.

- Pluháček (2006 Pluháček J., 2006. Reprodukční strategie zebry stepní [Reproduction strategy in plains zebra *Equus burchelli*]. Charles University, PhD. Thesis (in Czech), 19 pp. + enclosed published articles or articles in press.
- Pluháček J. & Bartoš L., 2000. Male infanticide in captive plains zebra, *Equus burchelli*. *Animal Behaviour* 59: 689-694.
- Prado J. L. and Alberdi M. T., 1996. A cladistic analysis of the horses of the tribe equini *Paleontology* 39(3): 663-680.
- Rau R., 1997. Does the taxonomy of the quagga really need to be reconsidered? *South African Journal of Science* 93(2): 67-68.
- Röhrs M. and Ebinger P., 1998. Sind Zooprzewalskipferde Hauspferde? *Berl. Münch. Tierärztl. Wschr.* 111: 273-280.
- Ryder O. A., Epel N. C. and Benirschke K., 1978. Chromosome banding studies of the Equidae. *Cytogenetics and Cell Genetics* 20: 323-350.
- Spasskaja N. and Kůs E., 2003. The exterior's peculiarities of *Equus przewalskii*, Poljakov, 1881. *Gazella* 30: 90-99 (in English version).
- Stratil A., Čížková D., Gábrišová E. and Pokorný R., 1992. Inter- and intra-specific differences in serum proteins of different species and subspecies of zebras *Comparative biochemistry and physiology* 103(3)B: 589-599.
- Vilà C., Leonard J. A., Götherström A., Marklund S., Sandberg K., Lidén K., Wayne R. K. and Ellegren H., 2001. Widespread origins of domestic horse lineages. *Science* 291: 474-477.
- Volf J., 1980. *Zvířata celého světa 2. Koně, osli a zebry*. Státní zemědělské nakladatelství, Praha, 140 str.
- Volf J., 1984. Spricht die Hängemähne bei Przewalskipferden (*Equus przewalskii*, Poljakov, 1881) gegen Reinblütigkeit? *Zoologische Garten (N.F.)* 54(4/5): 339-348.
- Volf J., 1989. Die „wilde“ oder gezielte Aufzucht von Przewaskipferden (*Equus przewalskii* Poljakov, 1881)? *Zoologische Garten (N.F.)* 59(5/6): 402-410.
- Volf J., 2002. *Odysea divokých koní*. Academia, Praha, 144 str.
- Weinstock J., Willersley E., Sher A., Tong W., Ho S. Y. W., Rubenstein D., Storer J., Burns J., Martin L., Bravi C., Prieto A., Froesse D., Scott E., Xulong L. and Cooper A., 2005. Evolution, systematics, and phylogeography of Pleistocene horses in the New World: a molecular perspective. *PLoS Biology* 3(8): 241-1-7.
- Woodward S.L., 1979. The Social System of Feral Asses (*Equus asinus*). *Zeitschrift für Tierpsychologie* 49: 304-316.
- Yang F., Fu B., O'Brien P. C. M., Robinson T. J., Ryder O. A. and Ferguson-Smith M. A., 2003. Karyotypic relationships of horses and zebras: results of cross-species chromosome painting. *Cytogenetic and Genome Research* 102: 235-243.
- Zeder M. A., Emshwiller E., Smith B. D. and Bradley D. G., 2006. Documenting domestication: the intersection of genetics and archaeology. *Trends in Genetics* 22(3): 139-155.
- Ziccardi F., 1959. Zebra senza criniera dell'Oltegiuba. *Supplemento alle Ricerche di Zoologica applicata alla Caccia* 2(10): 293-299.
- Zrzavý J., 2007. Posun v pojmání druhové diverzity. *Vesmír* 86(9): 568-569.