

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích**  
**Přírodovědecká fakulta**

# **Fylogeografie komplexu *Phasianus colchicus***

Bakalářská práce

**Zdeněk Kofránek**

Školitel: Doc. RNDr. Roman Fuchs, CSc.

České Budějovice 2019

Kofránek, Z., 1999: Fylogeografie komplexu *Phasianus colchicus* [Phylogeography of complex *Phasianus colchicus*. Bc. Thesis, in Czech.] – 34 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

Genus *Phasianus* is currently divided into 2 species and 33 subspecies, which occupy a wide range from Japanese Islands to Caucasus Mts. This study deals with the phenotypic characters of *Phasianus* in order to reconstruct their evolution. The obtained results were compared with available molecular studies focused on the same group. In conclusion, phenotype characters of this genus serves us a sufficient number of phylogenetically informative characters, which fit well with their phylogenetic relationships.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracoval 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 elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích, 11. prosince 2019

Zdeněk Kofránek

# OBSAH

Úvod .....	1
Cíle .....	16
Metodika.....	17
Výsledky.....	20
Diskuse .....	27
Ohrožení a ochrana genetické diverzity bažanta obecného .....	30
Využití systematiky v ochraně.....	31
Seznam literatury .....	32

# ÚVOD

Tradičně se bažantovití rozdělují na koroptyve *Perdicinae* a bažanty *Phasianinae* (Johnsgard 1999) přičemž bažanti se vyznačují polygynií, pohlavně odlišným (dichromatickým) opeřením a větší velikostí, zatímco koroptyve jsou zpravidla menší, monogamní a s barevně více méně neodlišeným pohlavím, iridiscentním zbarvením; zašpičatělým, klenutým nebo stupňovitým ocasem. Dalším rozlišovacím znakem jsou výrazné ostruhy na běhácích. Na běhácích a nosních dírkách bažantům chybí opeření. Na prstech jsou specifické boční hřebínky. Pro bažanty je typická absence nosohrtanového plynového vaku. (Johnsgard 1999). Nikdo nikdy zřejmě nepochyboval, že rod *Phasianus* patří mezi bažanty.

Johnsgard (1999) ve své monografii rozeznává 49 rodů bažantů. Vymezuje je jejich výrazným pohlavním dimorfizmem, malým a nad úroveň ostatních zdviženým zadním prstem s dlouhým tupým drápem, vhodným na hrabání, tropickým nebo temperátním areálem (tab. 1). Křídla bývají krátká a zakulacená. Což souvisí se způsobem života. Bažanti létají převážně pomalu a na krátké vzdálenosti a většinu života tráví chozením po zemi. K dálkové migraci dochází jen zřídka. Strava bažantů je převážně rostlinná, malí bezobratlí slouží spíše jako přilepšení. Bažanti proto mají svalovitý žaludek určený k drcení pevné stravy. Chmýří je vinuto jen na horní části. Hnízdo staví bažanti v zemi. Často je kryté rostlinstvem. Snůška bývá většinou početná. Nápadné jsou skvrny na vejcích. Mláďata jsou většinou již po vylíhnutí plně vyvinuta, schopna se o sebe postarat a do týdne létat.

Po roce 2000 vzniklo několik molekulárních studií řešících fylogenezi řádu hrabavých. Ty ukazují, že polygynie a pohlavní dichromatismus vznikly v čeledi bažantovitých vícekrát, nicméně značná část tradičně rozeznávaných bažantů si udržela monofylii a představuje v rámci čeledi bažantovitých odvozenou linii (Kimball, Braun 2014; Crowe 2006 a kol).

Johnsgard (1999) na základě morfologických dat považuje za nejpříbuznější rodu *Phasianus* rod *Syrmaticus*. Důvod, proč tak usuzuje, ale neuvádí. Většina molekulárních studií (Crowe a kol 2006; Kimbal, Braun 2014; Shen 2014 a kol; Wang 2013 a kol) oproti tomu ukazuje, že nejpříbuznějším rodu *Phasianus* je rod *Chrysolophus* (bažant zlatý) nebo rod *Lophura*. V rámci bažantů se jedná o skupinu odvozenou.

Morfologicky jsou v rámci rodu *Phasianus* rozlišovány tradičně dva druhy, bažant obecný, *Phasianus colchicus* a bažant pestrý, *Phasianus versicolor*. Tento závěr podporuje

i molekulární studie Kayvanfara a kol. (2017), která odhaduje přibližné stáří obou druhů na 4,3 miliónu let.

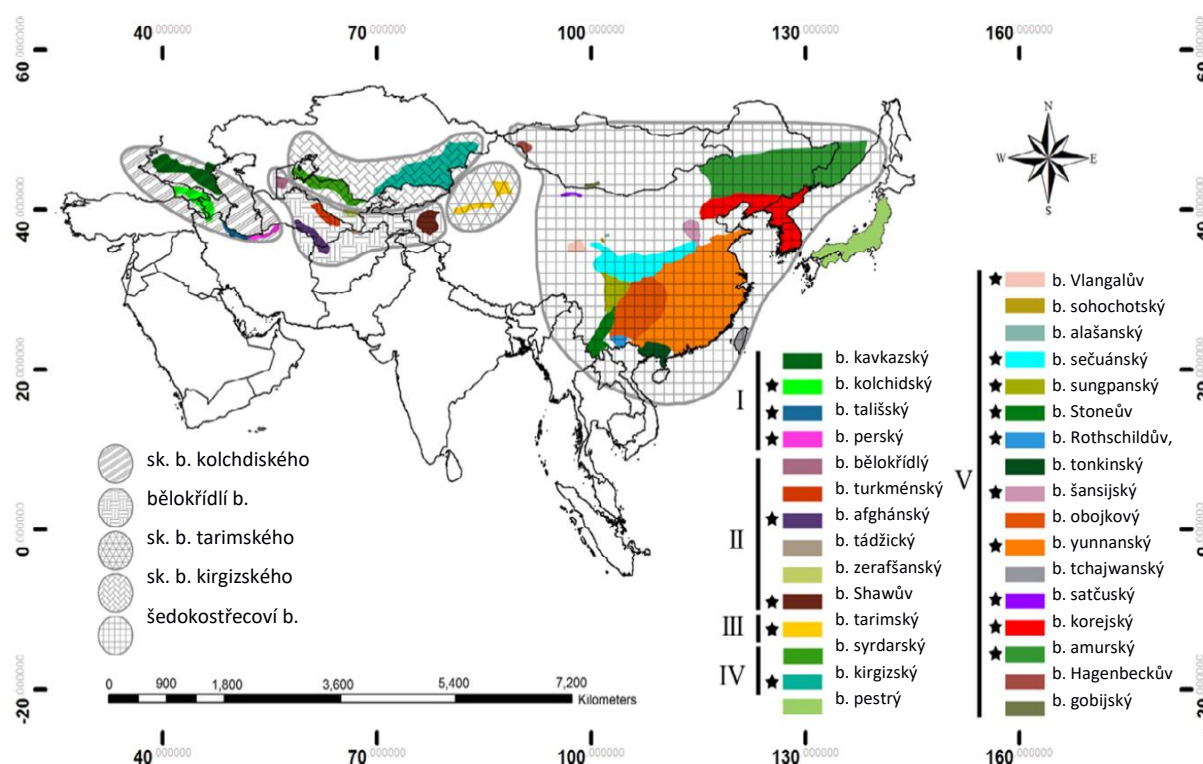
Bažant pestrý obývá pouze Japonské ostrovy, zatímco rozsáhlé území, sahající od Kavkazu či Balkánského poloostrova (viz níže) přes povodí řeky Syrdarji a Ferganskou kotlinu, do zadní Indie, Číny a na Korejský poloostrov (obr. 1). O tom, zda žil původně na východním Balkánu (v Řecku, v Bulharsku), se vedou spory. Toto tvrzení zastávají např. Johnsgard 1999; Delacour 1977; Kuzmina 1992; Madge a kol. 2010; Braasch a kol. 2009; Dementěv, Gladkov 1952; Raethel 1991; Hennache, Ottaviani 2005.

Tuto teorii by mohly podpořit např. nálezy spodně miocenních vymřelých bažantů *Phasianus archiaci* poblíže Athén (Kuzmina 1992) nebo jiné. Naopak Pfarr (2012) je přesvědčen, že šlo o introdukci. Ostatní autoři (Beebe 1922; von Boetticher 2005 a další) se o těchto populacích ani nezmiňují. Jasně by mohla přinést molekulární systematika.

První zmínka o bažantu obecném je v legendě o Jásonovi a Argonautech (Wolters 1987). Podle popisu ale není jisté, zda šlo o bažanta obecného kolchidského (*Phasianus colchicus colchicus*) nebo o bažanta zlatého. Tato legenda podporuje teorii, že se Řekové zřejmě poprvé s bažantem kolchidským setkali na Kolchidě v dnešní Gruzii a Abcházii (Braasch a kol. 2009, Ciemnołoński 2014; Wolters 1987; Kroll 1957). Je ale také možné setkání starých Řeků s domácími populacemi v Řecku (viz výše). Samotný název „*Phasianus*“ pochází ze jména nynější gruzínské řeky Rioni – starořecky Fasis (Delacour 1977; Braasch kol. 2009; Tůma 2019; Kroll 1957; Dementěv, Gladkov 1952), na jejíchž březích se zřejmě bažant vyskytoval.

Již ve starověku byl bažant obecný introdukovan v řadě zemí. V Řecku jsou jeho chovy známy již od Perikla, v Římské říši byl chov bažantů velmi oblíben (Wolters 1987; Delacour 1977; Kroll 1957). Odtud se snad dostal již ve starověku do Anglie (Delacour 1977; Tegemeier 1970; Kroll 1957; Beebe 1922). Od 6. století se bažant šíří dále do Evropy. Jsou o něm zmínky již z dob Karla Velikého či Hildegardy z Bingen (Wolters 1987; Kroll 1957; Hennache, Ottaviani 2005). V jedenáctém století je již uváděn také v Čechách, ve čtrnáctém století v Bavorsku a Hessensku (Wolters 1987). V novověku se rozšířil nejen po celé Evropě, ale byl dovezen i do Ameriky a na Nový Zéland (Johnsgard 1999; Hennache, Ottaviani 2005; Tegemeier 1922; Hill, Robertson 1988).

Soudí se, že ve starověku a středověku byl do Evropy introdukován kavkazský poddruh bažant obecný kolchidský (Braasch a kol. 2009; Wolters 1987; Kroll 1957), v novověku se do Evropy dostaly i jiné poddruhy, bažant obecný amurský (Kroll 1957), bažant obecný tchajwanský (Wolters 1987), bažant obecný kirgizský (Tegetmeier 1970; Kroll 1957), bažant obecný tchajwanský (Braasch a kol. 2009), bažant obecný obojkový (Kroll 1957), bažant obecný afghánský (Wolters 1987). K nim se navíc přidal i bažant pestrý (*Phasianus versicolor*) (Wolters 1987; Johnsgard 1999). Všechny tyto formy se postupně spolu navzájem prokřížily.



Obrázek 1. Rozšíření bažantů rodu *Phasianus* (Kayvanfar a kol. 2017)

Zkratka sk. b. znamená skupina bažantů, zkratka b. znamená bažanti nebo bažant.

Bažant obecný obývá nejrozsáhlejší areál ze všech bažantů. V současnosti je ale velmi ostrůvkovitý a skládá se jen z reliktních subareálů, nepočítáme-li ovšem nepůvodní rozšíření. Předpokládá se, že k fragmentaci areálu došlo v důsledku změny klimatu, celkového ochlazení a většího sucha na přelomu třetihor a čtvrtohor. Změna klimatu měla za následek mizení původních biotopů, jimiž byly lesy od horských lesů mírného pásu až po tropické pralesy (Johnsgard 1999). Ty se změnilly na pouště, nebo se zde vyvrásnila pohoří. Jen v nížinách řek nebo na vlhčích místech zůstaly biotopy, v nichž se mohl bažant obecný udržet (Kayvanfar

a kol. 2017). V pozdějších fázích se na degradaci původních biotopů podílel i člověk (Kayvanfar a kol. 2017).

Bažanti obývající jednotlivé subareály mají více či méně výrazně odlišné zbarvení. Proto je tradiční systematika rozlišuje jako samostatné poddruhy. Počet rozlišovaných poddruhů se pohybuje bažanta od 23-30 (tab. 1). U bažanta pestrého se rozlišují 2-3 poddruhy, popřípadě se druh dále nečlení (tab. 1). Některé poddruhy rozlišuje většina autorů, jiné jen někteří (tab. 1). Novější autoři se většinou shodují na 30 poddruzích bažanta obecného a 3 poddruzích bažanta pestrého (tab. 1). Často jsou poddruhy sdružovány do skupin podle podobnosti či rozšíření. Podle Johnsgarda (1999) je jich pět:

Skupina bažanta kolchidského (černokrcí bažanti): Zbarvení samců u této skupiny bývá nachové. Křídelní krovky mají barvu hnědě kožovitou. U těchto bažantů se nevyskytuje bílý kroužek kolem krku nebo jsou patrné pouze jeho stopy. Kostřec a spodní část zad bývají vínové či ryšavé. Patří sem bažanti kolchidský, kavkazský, tališský a perský.

Skupina bělokřídlých bažantů: Zbarvení samců je u této skupiny červenavější a na zádech mají méně nachové. Krovky jsou bílé nebo bělavé. Bílý kroužek kolem krku je nekompletní nebo nepravidelný. Kostřec a spodní část zad bývají vínové či ryšavé. Celková barva je mírně nachová. Patří sem bažanti turkménský, bělokřídlý, tádžický, afghánský, zerafšánský a Shawův.

Skupina bažantů kirgizských: Zbarvení křídel samců nabývá taktéž nachové, ale je více iridescentní. Na krku je patrný nekompletní kroužek (bažanti kirgizský a syrdarský).

Skupina bažanta tarimského: Nemá žádný bílý kroužek na krku, má ale olivově zelený kostřec, svrchní krovky ocasní a pískově hnědá křídla. Na ocase jsou užší proužky.

Zbytek bažantů se řadí k šedokostřecovým bažantům. Ti se vyznačují šedavým nebo modravým zbarvením spodní části zad, kostřece a spodních krovek ocasních. Na ocase jsou zřetelné široké pruhy. Kroužek kolem krku je kompletní z třech čtvrtin.

Johnsgard (1999) ve své studii rozlišuje 30 poddruhů bažanta obecného a 3 poddruhy bažanta pestrého. Většina autorů se s ním ve všech poddruzích shoduje, viz tab. 1.

Tabulka 1. Poddruhy bažanta podle jednotlivých autorů

Taxon	Taxon česky	Autor						
		Johnsgard 1999	Delacour 1977	Demetěv Gladkov 1952*	Pfarr 2012	Beebe 1922	Hill, Robertson 1988	Wolters 1987
<i>P. c. alaschanicus</i>	B. o. alašanský	Ano	Ano	Ne	Ano	Ne	Ano	Ano
<i>P. c. bianchii</i>	B. o. tádžický	Ano	Ano	Ano	Ano	Ano	Ano	Ano
<i>P. c. colchicus</i>	B. o. kolchidský	Ano	Ano	Ano	Ano	Ano	Ano	Ano
<i>P. c. decollatus</i>	B. o. yunnanský	Ano	Ano	Ne	Ano	Ano	Ano	Ano
<i>P. c. edzinensis</i>	B. o. gobijský	Ano	Ano	Ne	Ano	Ne	Ano	Ano
<i>P. c. elegans</i>	B. o. Stoneův	Ano	Ano	Ne	Ano	Ano	Ano	Ano
<i>P. c. formosanus</i>	B. o. tchajwanský	Ano	Ano	Ne	Ano	Ano	Ano	Ano
<i>P. c. hagenbecki</i>	B. o. Hagenbeckův	Ano	Ano	Ne	Ano	Ano	Ano	Ano
<i>P. c. chrysomelas</i>	B. o. bělokřídý	Ano	Ano	Ano	Ano	Ano	Ano	Ano
<i>P. c. karpowi</i>	B. o. korejský	Ano	Ano	Ne	Ano	Ano	Ano	Ano
<i>P. c. kiangsuensis</i>	B. o. šansijský	Ano	Ano	Ne	Ano	Ne	Ano	Ano
<i>P. c. mongolicus</i>	B. o. kirgizský	Ano	Ano	Ano	Ano	Ano	Ano	Ano
<i>P. c. pallasii</i>	B. o. amurský	Ano	Ano	Ano	Ano	Ano	Ano	Ano
<i>P. c. persicus</i>	B. o. perský	Ano	Ano	Ano	Ano	Ano	Ano	Ano
<i>P. c. principalis</i>	B. o. afghánský	Ano	Ano	Ano	Ano	Ano	Ano	Ano
<i>P. c. rothschildi</i>	B. o. Rothschildův	Ano	Ano	Ne	Ano	Ne	Ano	Ano
<i>P. c. satscheuensis</i>	B. o. satčuský	Ano	Ano	Ne	Ano	Ano	Ano	Ano
<i>P. c. septentrionalis</i>	B. o. kavkazský	Ano	Ano	Ano	Ano	Ano	Ano	Ano
<i>P. c. shawi</i>	B. o. Shawův	Ano	Ano	Ne	Ano	Ano	Ano	Ano
<i>P. c. sohokhotensis</i>	B. o. sohochotský	Ano	Ano	Ne	Ano	Ne	Ano	Ano
<i>P. c. trauchi</i>	B. o. sečuánský	Ano	Ano	Ne	Ano	Ano	Ano	Ano
<i>P. c. suehschanensis</i>	B. o. sungpanský	Ano	Ano	Ne	Ano	Ne	Ano	Ano
<i>P. c. takatsukasae</i>	B. o. tonkinský	Ano	Ano	Ne	Ano	Ano	Ano	Ano
<i>P. c. talischensis</i>	B. o. tališský	Ano	Ano	Ano	Ano	Ne	Ano	Ano
<i>P. c. tarimensis</i>	B. o. tarimský	Ano	Ano	Ne	Ano	Ano	Ne	Ano
<i>P. c. torquatus</i>	B. o. obojkový	Ano	Ano	Ne	Ano	Ano	Ano	Ano
<i>P. c. turcestanicus</i>	B. o. syrdarský	Ano	Ano	Ano	Ano	Ano	Ano	Ano
<i>P. c. vlangalii</i>	B. o. Vlangalův	Ano	Ano	Ne	Ano	Ano	Ano	Ano
<i>P. c. zarudnyi</i>	B. o. turkménský	Ano	Ano	Ano	Ano	Ano	Ano	Ano
<i>P. c. zerafshanicus</i>	B. o. zerafšanský	Ano	Ano	Ano	Ano	Ano	Ano	Ano
<i>P. v. versicolor</i>	B. p. pestrý	Ano	Ano	Ne	Ano	Ne <sup>+</sup>	Ano	Ano
<i>P. v. tanensis</i>	B. p. jižní	Ano	Ano	Ne	Ano	Ne <sup>+</sup>	Ne	Ano
<i>P. v. robustipes</i>	B. p. severní	Ano	Ano	Ne	Ano	Ne <sup>+</sup>	Ano	Ano

\*Dementěv a Gladkov 1952 se zabývali jen bažanty přirozeně se vyskytujícími na území Sovětského svazu.

+ Beebe 1922 druh bažanta pestrého nečlení na žádné dílčí poddruhy

*P. c.* znamená *Phasianus colchicus*

*P. v.* znamená *Phasianus versicolor*

*B. o.* znamená Bažnt obecný

*B. p.* znamená bažnt pestrý

V tomto století se objevilo několik prací, které řeší vnitřní systematiku bažanta obecného s využitím molekulárních dat. Nejstarší z nich Qu a kol. (2009) pracuje pouze se vzorky sesbíranými v Číně (obr. 2). Přesto však jeho práce zahrnuje skoro všechny skupiny poddruhů s výjimkou nejzápadnější skupiny černokrkých bažantů a bažanta tarimského (obr. 1).

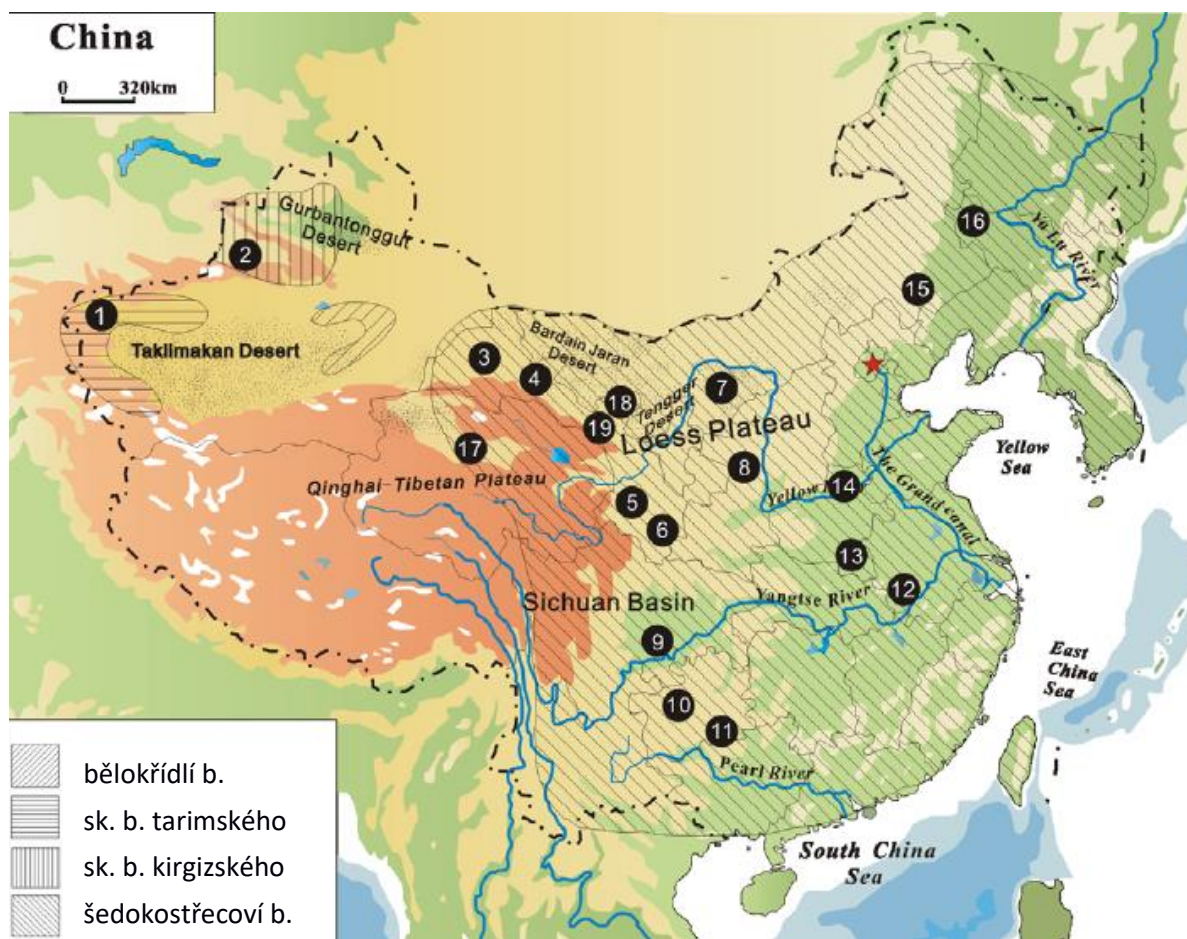
Autor rozdělil čínské bažanty do čtyř skupin definovaných vzájemně oddělenými subareály (obr. 2). Skupina bělokřídých bažantů zahrnuje pouze bažanta Shawova, skupina bažanta kirgizského, skupina bažanta tarimského (nebyla zahrnuta do analýzy).

Zbývajících šestnáct poddruhů (obr. 2) patří do skupiny šedokostřecových bažantů.



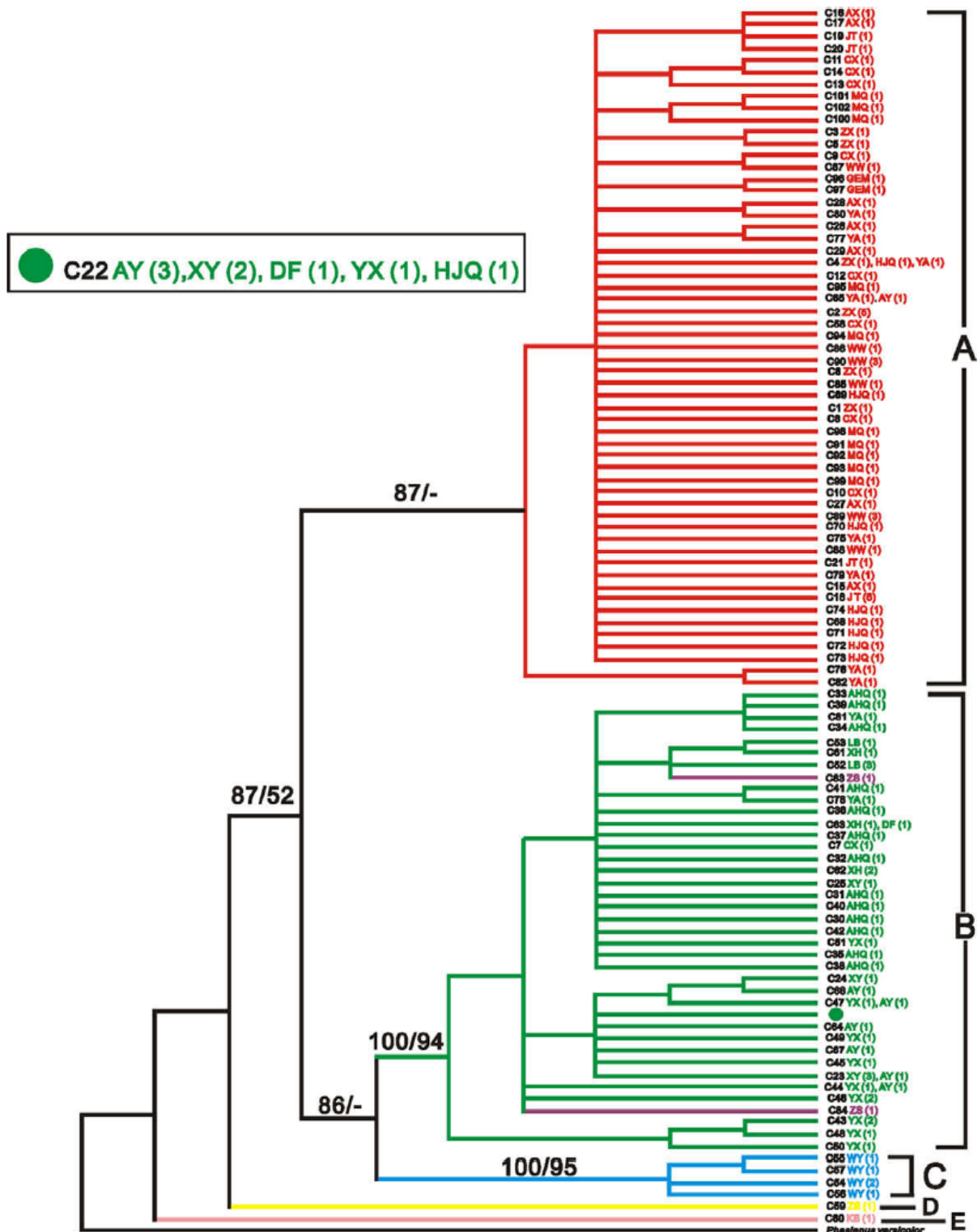
Molekulární analýza zahrnující 1078 nukleotidů pro mitochondriální kontrolní region DNA rozdělila nalezené haplotypy do pěti skupin (obr. 3), z nichž ale jen dvě jsou solidně podpořeny. Skupina E odpovídá tradičním bělokřídlym bažantům a skupina D kirgizským bažantům. Skupina C zahrnuje pouze bažanta sungpanského ze stejnojmenné oblasti na jihu Číny. Ten je tradičně řazen mezi šedokostřecové bažanty. Zbývající šedokostřecoví bažanti nesou haplotypy skupiny B a/nebo skupiny A (obr. 3). Do skupiny haplotypů B patří i kirgizští bažanti.

Molekulární data tedy nepodporují většinu tradičních poddruhů šedokostřecových bažantů. Bažanta sungpanského, který byl tradičně řazen k bělokřídlym bažantům, autoři považují za relikv, neboť dle nich zůstal konzervován v S'čchuanské pánvi, izolován od ostatních populací během risského zalednění (před 200-135 tisíci lety).



Obrázek 2. Rozmístění zkoumaných populací ve studii Qu a kol. (2009)

Čísly jsou vyznačena místa, kde autoři studie sbírali vzorky pro molekulární analýzu. Zkratka sk. b. znamená skupina bažantů, zkratka b. znamená bažanti.



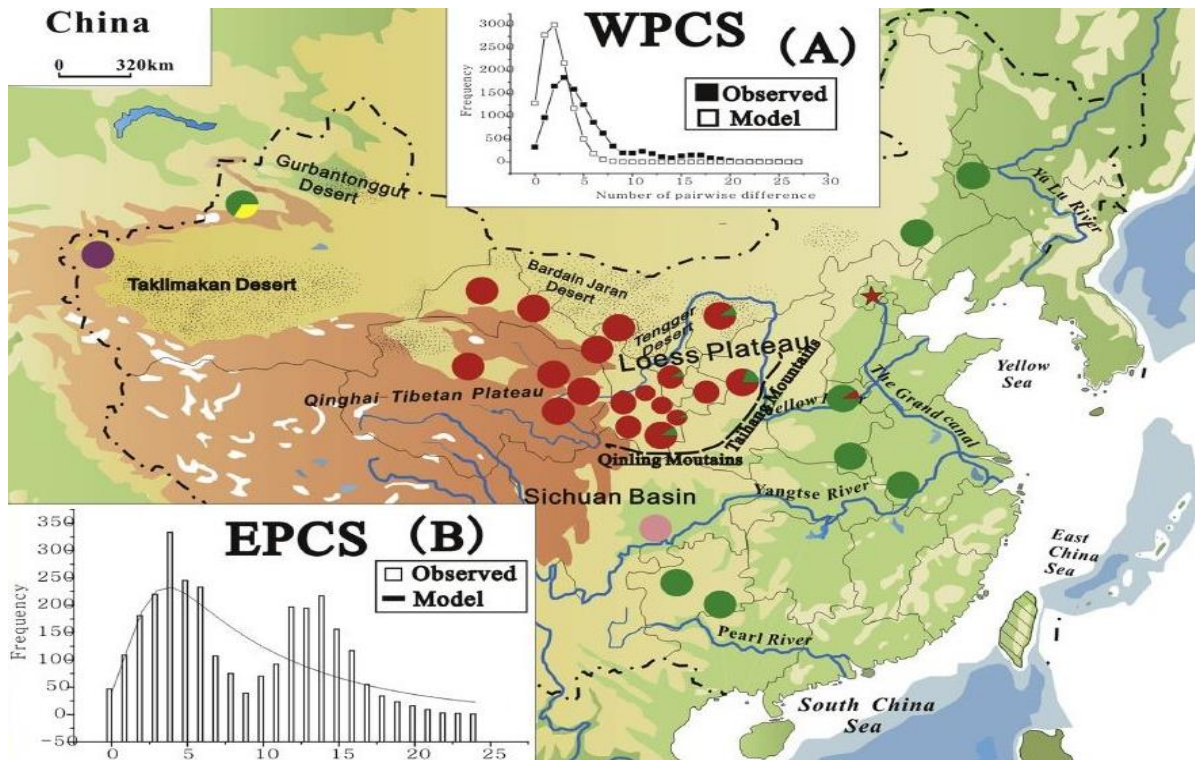
Obrázek 3. Zakořeněný kladogram bažantů podle Qu a kol. (2009)

Jako sesterská vnější skupina byl použit *b. pestrý*; první číslo u nodů značí bayesovskou posteriorní pravděpodobnost, druhé bootstrapovou podporu větví v maximální parsimonii. A západní větev, B východní větev, C bažant sungpanský, D bažant kirgizský, E bažant Shawův. Zkratka *b.* znamená bažant.

Novější studie téhož autora (Qu a kol. 2017) pracuje se shodnými výchozími skupinami (obr. 4): bažant tarimský (opět nebyl do studie zahrnut), bělokřídlí bažanti, bažanti kirgizští, šedokostřecoví bažanti. Celkem do studie zahrnul 14 tradičních poddruhů.















Molekulární analýza zahrnující 1000 nukleotidů mitochondriální kontrolní oblasti dělí tyto bažanty do pěti skupin, z nichž jsou tři slušně podpořeny (obr. 5). Výsledky jsou podobné jako v předchozí studii (Qu a kol. 2009). Jen malou podporu mají skupiny PCSH (bažant Shawův) a PCMO, které odpovídají skupinám E a D ze starší práce. Dobře podpořeny jsou skupiny PCSU, EPCS a WPCS, které odpovídají skupinám C, B a A. Stejně jako v předchozí studii patří bažanti kirgizští do skupin PCMO i EPCS. Navíc i bažant Shawův patří vedle skupiny PCSH i do skupiny EPCS.

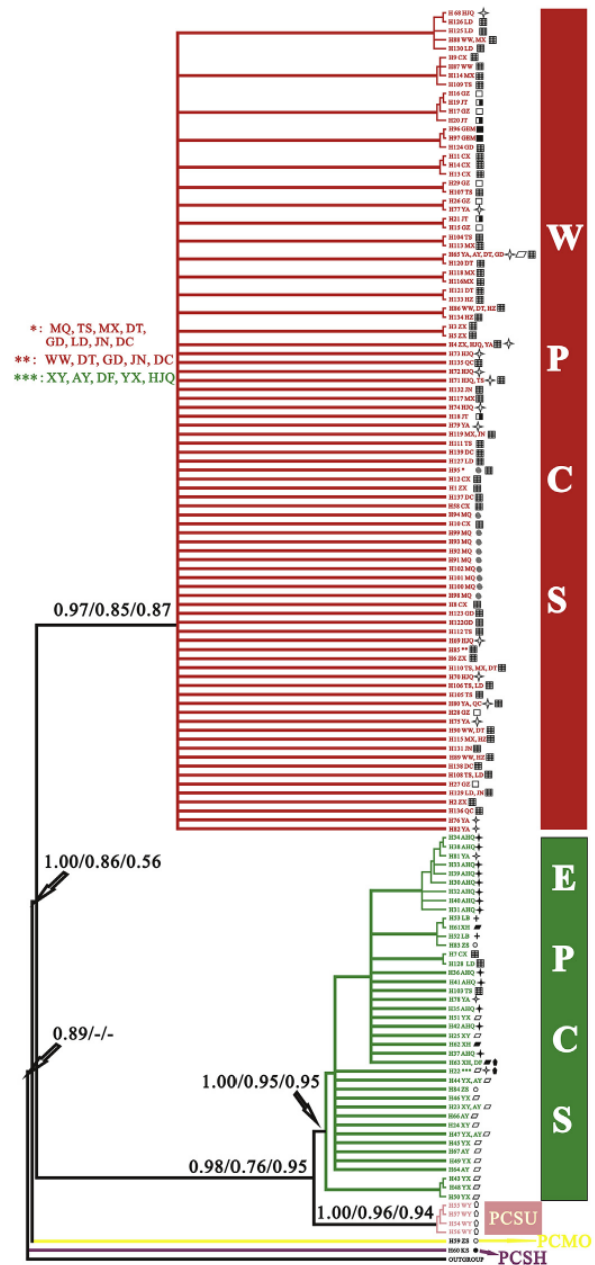
Dá se tedy říci, že výsledky Qu a kol. (2017) se opět neshodují s tradičním vymezením poddruhů. Potvrzeny jsou pouze bažant sungpanský, bažant kirgizský a bažant Shawův. U posledních dvou jmenovaných je však podpora velmi slabá. Autoři naopak zdůrazňují rozdělení šedokostřecových bažantů na východní (EPCS) a západní (WPCS) skupinu, které má silnou podporu (obr. 5).



Obrázek 4. Zkoumané populace ve studii Qu a kol. (2017)

Na obrázku jsou vyznačena místa, kde byly odebrány vzorky pro molekulární analýzu autora Qu a kol. 2017 (převzato tamtéž). Kruhové diagramy značí míru zastoupení haplotypů pro jednotlivé skupiny v populaci, které tyto autoři rozlišují. Červenou barvou jsou označeny haplotypy pro skupinu WPCS, zelenou pro EPCS, žlutou pro PCMO, růžovou pro PCSU, fialovou pro PCSH, viz výše. Na obrázku jsou histogramy nespojitě distribuce pro haplotypy skupin WPCS a EPCS. Vyjadřují míru genetické diverzity skupiny. Na ose x je vyznačena párová rozdílnost všech haplotypů skupiny WPCS a EPCS. Osa Y odpovídá četností těchto párů. Míra divergence haplotypů je přímo úměrná jejich diverzitě. Nízká diverzita haplotypů je typická pro populace, které prodělaly náhlé zvýšení svojí velikosti. Zkratka b. znamená bažant.

-  b. amurský
-  b. obojkový
-  b. šansijský
-  b. korejský
-  b. sungpanský
-  b. Stoneův
-  b. yunnanský
-  b. kirgizský
-  b. Shawův
-  b. satčuský
-  b. gobijský
-  b. Vlangalův
-  b. sohochotský
-  b. sečuánský



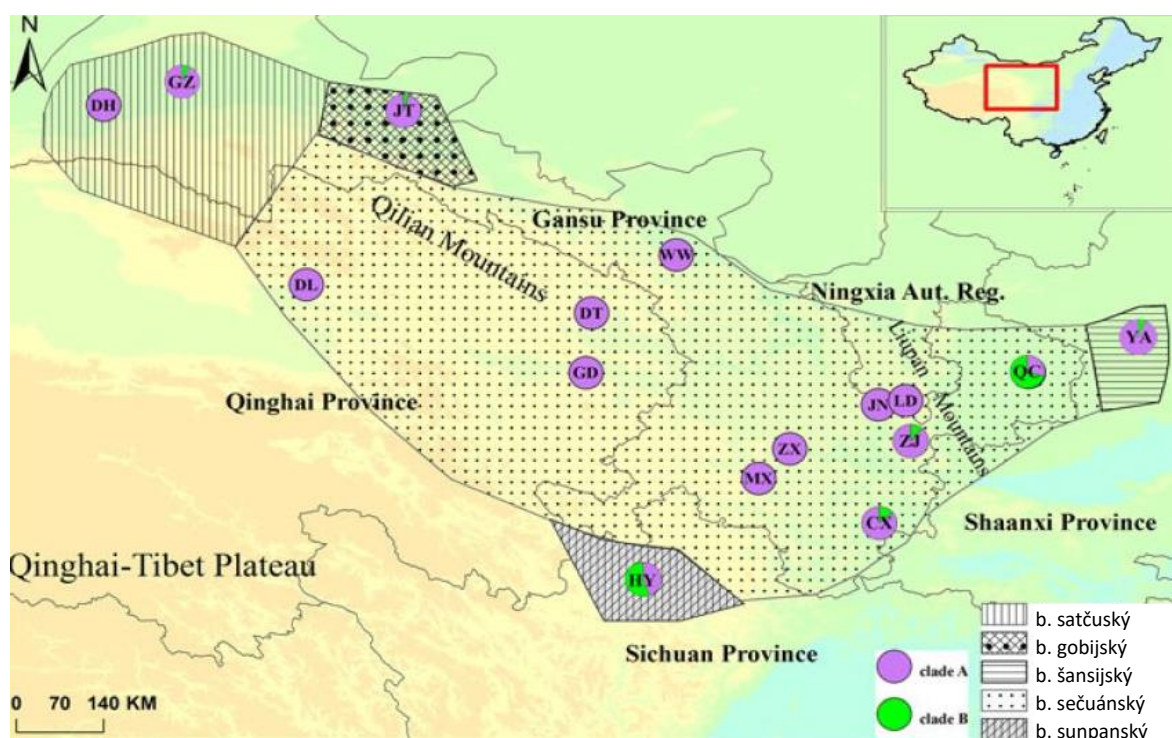
Obrázek 5. Nezakořeněný kladogram bažantů podle Qu a kol. (2017)

Na obrázku je zázorněn kladogram evoluce bažantů převzatý ze studií autorů Qu a kol. 2017 (převzato tamtéž). Jednotlivé skupiny popsány zkratkami: WPCS – západní skupina, EPCS – východní skupina, PCMO - bažant kirgizský, PCSU - bažant sungpanský, PCSH - bažant Shawův. První číslo u nodů značí hladinu posteriorní pravděpodobnosti. Druhé číslo u nodů (za lomítkem) značí hodnoty bootstrapu při použití metody ML (maximum likelihood). Třetí číslo u nodů (za lomítkem) hodnoty bootstrapu při použití MP (parsimonie). Zkratka b. znamená bažant.

Další molekulární studie (Zhang a kol. 2014) pracovala pouze s pěti poddruhy, bažantem satčuským, bažantem gobijským, bažantem šansijským, bažantem sungpanským a bažantem sečuánským (obr. 8). Sám je do žádných skupin nerozděluje, a i podle tradiční systematiky jsou všechny výše zmíněné poddruhy řazeny do skupiny šedokostřecových bažantů.

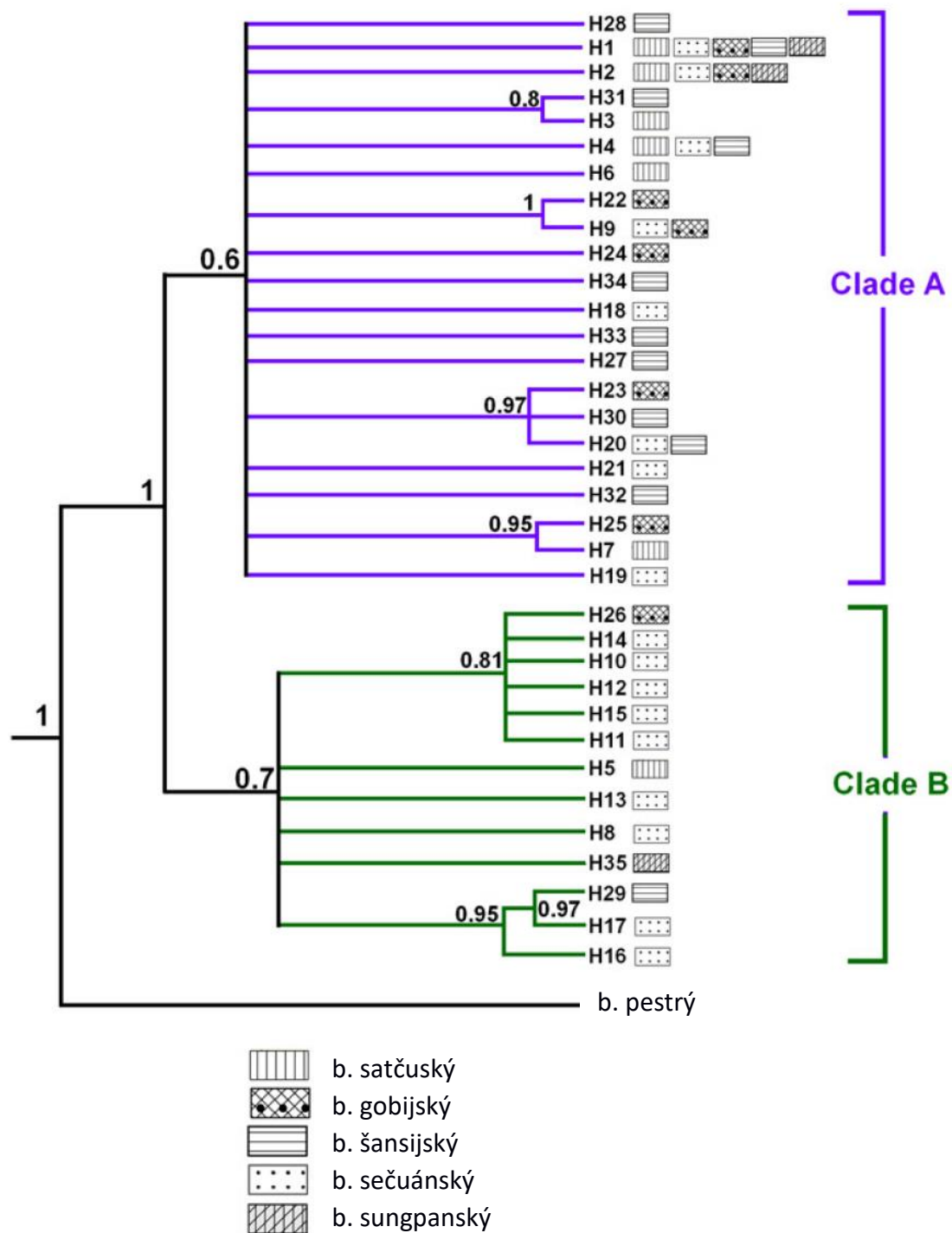
Molekulární analýza užívající mitochondriální gen pro cytochrom *b* rozdělila všechny haplotypy na dvě skupiny, A a B s vysokou podporou. Rozdělení však jeví jen nepatrný vztah ke geografii (obr. 6) a nepotvrzuje žádný tradiční poddruh. Haplotypy obou skupin se vyskytovaly u každého tradičně rozlišovaného poddruhu (obr. 7).

Autoři to vysvětlují jednak tím, že výzkum byl zaměřen na mitochondriální DNA, která se dědí pouze po samičí linii, a protože jsou samice u ptáků disperzní, jejich geny se daleko rychleji šíří mezi populacemi, čímž se smazávají geografické odlišnosti. Dále se na přenosu zřejmě podílela lidská introdukce na místa nepůvodního rozšíření a následné hybridizace s původními populacemi.



Obrázek 6. Zkoumané populace bažanta ve studii Zhang a kol. (2014)

*Na mapě jsou zobrazena místa, kde byly odebrány vzorky k molekulární analýze autorů Zhang a kol. (2014) (převzato tamtéž). Kruhové diagramy značí relativní zastoupení jednotlivých haplotypů v populaci. Které barvy patří k jednotlivým haplotypům, je popsáno v obrázku. Zkratka b. znamená bažant.*



Obrázek 7. Zakořeněný kladogram bažantů podle Zhanga a kol. (2014)

Větve kladogramu převzatého ze studie Zhanga a kol. (2014) jsou popsány v obrázku. H-kód značí haplotyp, číselné hodnoty v nodech značí hodnoty molekulární variance (metoda hierarchické analýzy). Zkratka b. znamená bažant.

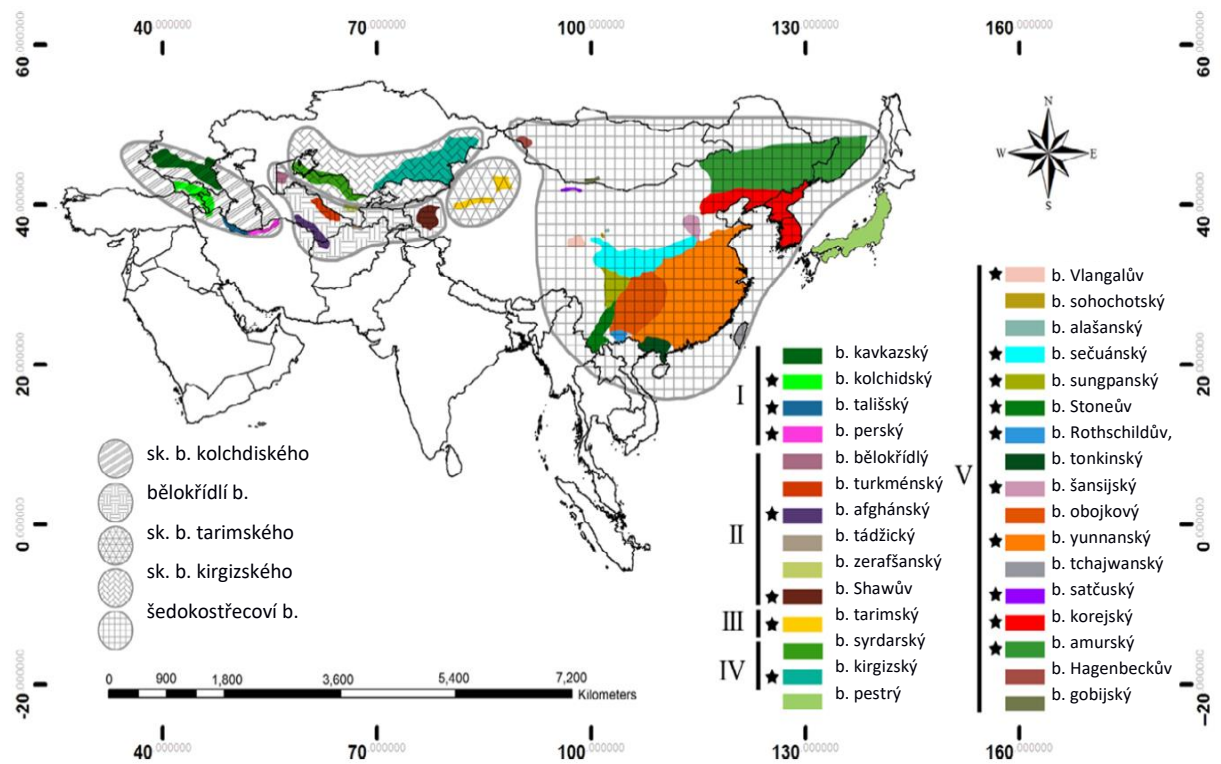
Kayvanfar a kol. (2017) se jako jediný za všech autorů zabývá všemi tradičními skupinami (obr. 8). Rozdělil bažanty na pět skupin, které se shodují s Johnsgaardem (1999). Z 30 subspecií zahrnul do analýzy 17 (obr. 8).

Výsledky molekulární analýzy dvou mitochondriálních genů: cyt *b* (mitochondrial cytochrome *b*) a tzv. kontrolní oblasti (původně byly analyzovány také dva jaderné lokusy: HMG (High mobility group 17) a SPI (Serpin peptidase inhibitor clade C), ty se ale neukázaly příliš fylogeneticky informativní a proto nebyly do studie zahrnuty), rozdělují bažanty na šest skupin (obr. 9).

Všechny jsou víceméně podpořené. Zřetelně oddělená, byť slabě podpořená je bazální linie tvořená poddruhem bažanta Stoneova (tradičně součást šedokostřecových bažantů). Následují zbývající šedokostřecoví bažanti (bažant amurský, bažant korejský, bažant šansijský, bažant Rothschildův, bažant sečuánský, bažant Vlangalův, bažant satčuský, bažant sungpanský, bažant obojkový) bez jasné vnitřní struktury. Další samostatné linie představují bažant tarimský (ze stejnojmenné skupiny) a bažant Shawův (tradičně součást bělokřídých bažantů). Dále bažant afghánský reprezentující stejně jako bažant Shawův tradiční bělokřídle bažanty i bažant kirgizský reprezentující tradiční kirgizské bažanty. Terminální linii bez jasné vnitřní struktury představují tradiční černokrcí bažanti. V jejich rámci představuje dobře podpořenou linii pouze bažant kolchidský.

Zjednodušeně můžeme říci, že výsledky podporují tradiční rozdělení. Jen černokrcí a bělokřídle bažanti jsou od sebe vzájemně nerozlišeni a tvoří spolu jednu skupinu.

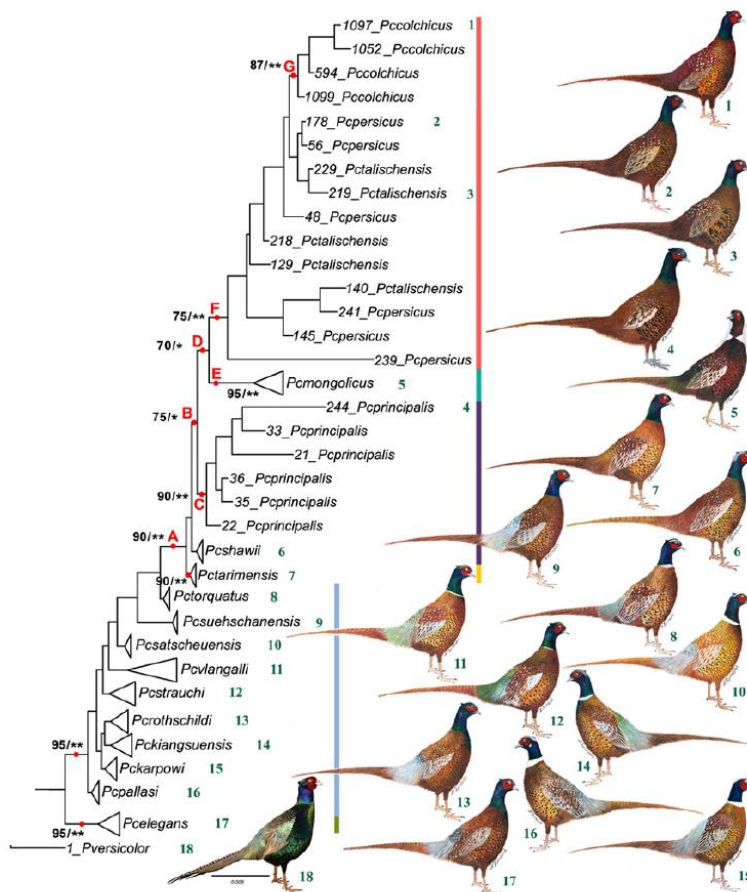




Obrázek 8. Areály dílčích poddruhů bažanta obecného podle Kayvanfara a kol. (2017)

Zkratka sk. b. znamená skupina bažantů, zkratka b. znamená bažanti nebo bažant.

- P. c. versicolor* - b. pestrý
- P. c. elegans* - b. Stoneův
- P. c. karpowi* - b. korejský
- P. c. kiangsuensis* - b. šansijský
- P. c. rothschildi* - b. Rothschildův
- P. c. strauchi* - b. sečuánský
- P. c. vlangalii* - b. Vlanglův
- P. c. satcheuensis* - b. satčuský
- P. c. suehschanensis* - b. sungpanský
- P. c. torquatus* - b. obojkový
- P. c. tarimensis* - b. tarimský
- P. c. shawi* - b. Shawův
- P. c. principalis* - b. afghánský
- P. c. persicus* - b. perský
- P. c. talischensis* - b. tališský
- P. c. colchicus* - b. kolchidský



- |   |                    |   |                         |
|---|--------------------|---|-------------------------|
| ■ | černokrcí bažanti  | ■ | sk. b. tarimského       |
| ■ | sk. b. kirgizského | ■ | šedokostřecoví bažanti  |
| ■ | bělokřídlí bažanti | ■ | skupina bažanta Shawova |

Obrázek 9. Zakořeněný kladogram bažanta obecného podle Kayvanfara a kol. (2017)

Čísly u nodů (před lomítkem) jsou vypsány hodnoty bootstrapové podpory. Hvězdičky za lomítkem značí hodnoty bayesovské posteriorní podpory, přičemž \*\* znamenají pravděpodobnost větší než 99 %, jedna \* znamená, že pravděpodobnost je větší než 95 %. Zkratka sk. b. znamená skupina bažantů, zkratka b. znamená bažanti.

## **CÍLE**

- Sestavit matici fenotypů
- Porovnat fylogenezi fenotypu s genotypem
- Rekonstruovat průběh změn ve zbarvení

## METODIKA

Z morfologických klíčů a popisů bažantů, které byly součástí následujících studií: Wolters 1987; Johnsgard 1999; Pfarr 2012; byly vybrány fenotypové znaky charakterizující jednotlivé poddruhy (tab. 2). Pro tyto znaky byly naskórovány dílčí stavy (ve formě číselných hodnot – od dvou po šest znakových stavů). Pokud u některých poddruhů nebyl nějaký znak specifikován, byl doplněn podle kreseb a fotografií v těchto publikacích. Dílčí znaky byly rozlišeny na aditivní a neaditivní.

Původně matice pracovala s 33 poddruhy a 50 znaky (tab. 2), obsahovala však znaky fylogeneticky neinformativní, po jejich vypuštění byl počet znaků 43. Většina znaků, se kterými se pracovalo, náležela samcům, a to zejména kvůli jejich pestřejšímu zbarvení. Samčích znaků bylo ve finální matici použito 38 oproti pouhým 3 samičím. U samců se jednalo zejména o zbarvení opeření, nohou a očí (obr. 10). Zahrnuty byly ale také tělesné rozměry (délka těla, délka křídla)

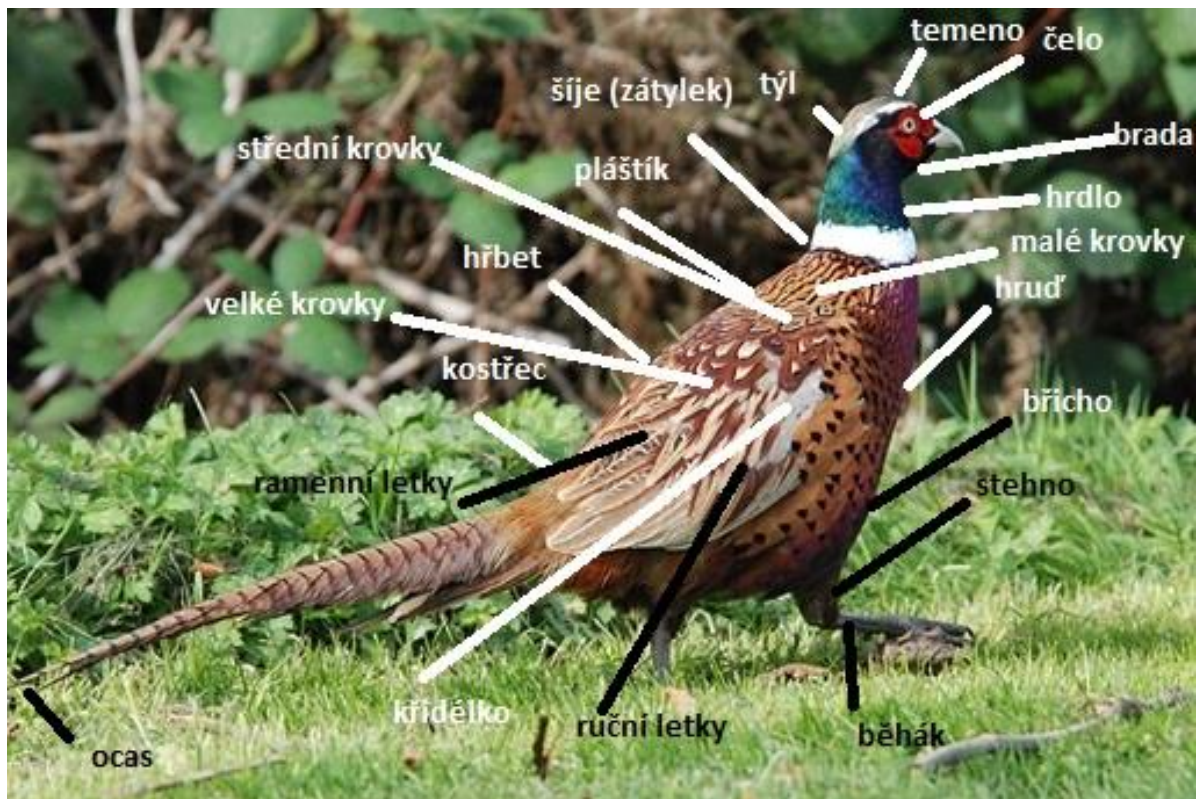
Obě výsledné matice byly vyhodnoceny programem NONA 2.0 (Goloboff 1993) a Winclada 1.00.08 (Goloboff a kol., 1999) – heuristické hledání (heuristic search) při 10 000 replikací (number of replication 10 000 \*starting trees per rep 100). Získali jsme tak informace o kvalitě výsledných dat a kladogramu (např. délka stromu, konzistenční index, retenční index – relevantní pro čistě fenotypovou matici). Také jsme mohli zmapovat vývoj vybraných znaků a synapomorfie charakterizující jednotlivé klády (relevantní pro čistě fenotypovou matici a při namapování fenotypu na publikovaný kladogram).

S bažantem pestrým (viz výše) bylo v této matici zacházeno jako s vedlejší sesterskou skupinou (outgrup). Jeho sesterskou povahu při použití mnohem více outgroupů prověřil konzultant mé práce, neboť to z literatury nebylo nikterak zřejmé (u mezidruhových studií bývají pro rod *Phasianus* použity jen právě oba dva druhy bez více poddruhů u *P. colchicus*).

Dále byly fenotypové znaky namapovány na kladogram publikovaný N. Kayvanfarem a kol. (2017). Tato studie byla vybrána zejména proto, že se jako jediná zabývala poddruhy z celého areálu rozšíření bažanta obecného, kdežto ostatní autoři (Qu a kol. 2017; Qu a kol. 2009; Zhang a kol. 2014) se zabývali jen východními poddruhy. Ani tato studie však nezahrnuje všechny popsané poddruhy. Je jich zde jen 18. Jak již je uvedeno v úvodu. Kayvanfar a kol. (2017) pracoval se dvěma mitochondriálními geny (cyt *b* a kontrolní region)

a dvěma jadernými geny (HMG a SPI). Z těchto dat byl autory studie vytvořen kladogram pomocí metod maximální parsimonie a bayesovské pravděpodobnosti.

Původní data této molekulární studie však nebyla k dispozici, a tak musila být topologie kladogramu převedena do formy matice. K těmto znakům pak bylo přidáno 43 znaků fenotypových, které byly ovšem podhodnoceny, aby neměnily topologii stromu studie Kayvanfara a kol. (2017).



Obrázek 10. Přehled částí těla využitých k sestavování matice znaků

Tabulka 2. Původně používané znaky a autoři zdrojů

	Johnsgard 1999	Wolters 1987	Pfarr 2012	Beebe 1922
Délka těla samce	Ano	Ne	Ne	Ano
Délka křídla (mm) samci	Ano	Ne	Ne	Ano
Celkové zbarvení samce*	Ne	Ano	Ano	Ne
Samec celkově světlejší / tmavší*	Ano	Ne	Ne	Ano
Samec celkově velmi světlý / velmi tmavý	Ano	Ne	Ne	Ano
Samec celkově středně tmavý / tmavý	Ne	Ne	Ano	Ne
Zbarvení spodní strany těla*	Ano	Ne	Ne	Ano
Tečky na spodní straně těla	Ano	Ne	Ne	Ano
Křídlo nad 225 mm / pod 255 mm**	Ano	Ne	Ne	Ano
Zbarvení zad a kostřece*	Ano	Ne	Ne	Ano
Zbarvení dolní části zad, kostřece a ocasních krovek	Ano	Ne	Ne	Ano
Pruhy na ocase (šířka)*	Ano	Ne	Ne	Ano
Pruhy na ocase (přítomnost)*	Ano	Ne	Ne	Ano
Bílý prstenec kolem krku (přítomnost)**	Ano	Ne	Ne	Ano
Bílý prstenec kolem krku (přítomnost a úplnost)*	Ano	Ne	Ne	Ano
Lopatková pera (tvar)*	Ne	Ne	Ano	Ne
Barva středu hrudi a stran břicha*	Ano	Ne	Ne	Ano
Barva lesku hrudních per*	Ano	Ne	Ne	Ano
Ohraničení hrudních per**	Ano	Ne	Ne	Ano
Šířka ohraničení hrudních per**	Ano	Ne	Ne	Ano
Tmavě zelená barva hrudi pokračuje na střed břicha*	Ano	Ne	Ne	Ano
Střed břicha (barva)*	Ano	Ne	Ne	Ano
Boky (barva)**	Ano	Ne	Ne	Ano
Boční pera zakončená černou špičkou**	Ano	Ne	Ne	Ano
Barva puntíků na bocích**	Ano	Ne	Ne	Ano
Pláštík (barva)*	Ano	Ne	Ne	Ano
Skvrny na pláštíku*	Ano	Ne	Ne	Ano
Obočí barva*	Ano	Ne	Ne	Ano
Obočí (přítomnost)*	Ano	Ne	Ne	Ano
Černé skvrny pod okem s bílou tečkou*	Ano	Ne	Ne	Ano
Křídlní krovky (zbarvení)*	Ano	Ano	Ne	Ano
Límeč (přítomnost)*	Ano	Ne	Ne	Ano
Límeč *(přítomnost a úplnost)*	Ne	Ne	Ano	Ne
Hrud'(zbarvení*)	Ne	Ano	Ne	Ne
Celkově nachovější/ červenavější*	Ano	Ne	Ne	Ano
Hrud' (zbarvení a ohraničení per)**	Ne	Ano	Ne	Ne
Nohy (zbarvení)*	Ne	Ano	Ne	Ne
Temeno (zbarvení)*	Ne	Ne	Ano	Ne
Ouška přítomna/dobře vyvinuta*	Ne	Ano	Ne	Ne
Hřbet, kostřec, svrchní krovky ocasní (zbarvení)*	Ano	Ne	Ne	Ano
Boky a pláštík (zbarvení)*	Ne	Ne	Ano	Ne
Brada a hrdlo*	Ne	Ne	Ano	Ne
Oko samec (zbarvení)*	Ne	Ano	Ano	Ne
Oko samice (zbarvení)*	Ne	Ne	Ano	Ne
Pera na bocích 1a-1e <sup>1</sup> *	Ne	Ano	Ano	Ne
Větší pera na bocích 1a-1e <sup>1</sup> *	Ne	Ne	Ano	Ne
Lopatková perva - 2a-2b <sup>2</sup> *	Ne	Ne	Ano	Ne
Zadní část těla (zbarvení)*	Ne	Ne	Ano	Ne
Lopatková pera (přítomnost teček)*	Ne	Ne	Ano	Ne
Lopatková pera (přítomnost tečkování, jeho míra a olemování)*	Ne	Ne	Ano	Ne

<sup>1</sup> Jedná se zbarvení letových per. V případě typů letek 1 a-1e je pero bílé či žluté a jeho koncová část nese černé zbarvení. Hranice zbarvení je rovná (1 a) až trojúhelníkovitá (1 e).

<sup>2</sup> Pero je lemováno černě jak vzadu, tak po stranách. Lemování může mít tvar V (2 a) nebo U (2 b).

\* Tyto znaky byly používány pouze u sameců.

\*Tyto znaky nebyly ve finální matici použity

## VÝSLEDKY

Fenotypový kladogram, který vykazuje značnou robustnost i při striktním konsensu, jeví jasné rozlišení druhu bažanta obecného do dvou větví (obr. 11). Každá z těchto větví vykazuje charakteristické znaky ve zbarvení.

K charakteristickým znakům první větve patří ryšavé či vínové zbarvení zad a svrchních (velkých) krovek. Oko bývá o mnoho světlejší než u následující skupiny.

Druhou větev charakterizuje zřetelně pruhovaný ocas, kamenitě šedé temeno hlavy. Zadní část těla se u této skupiny zpravidla černomodře leskne.

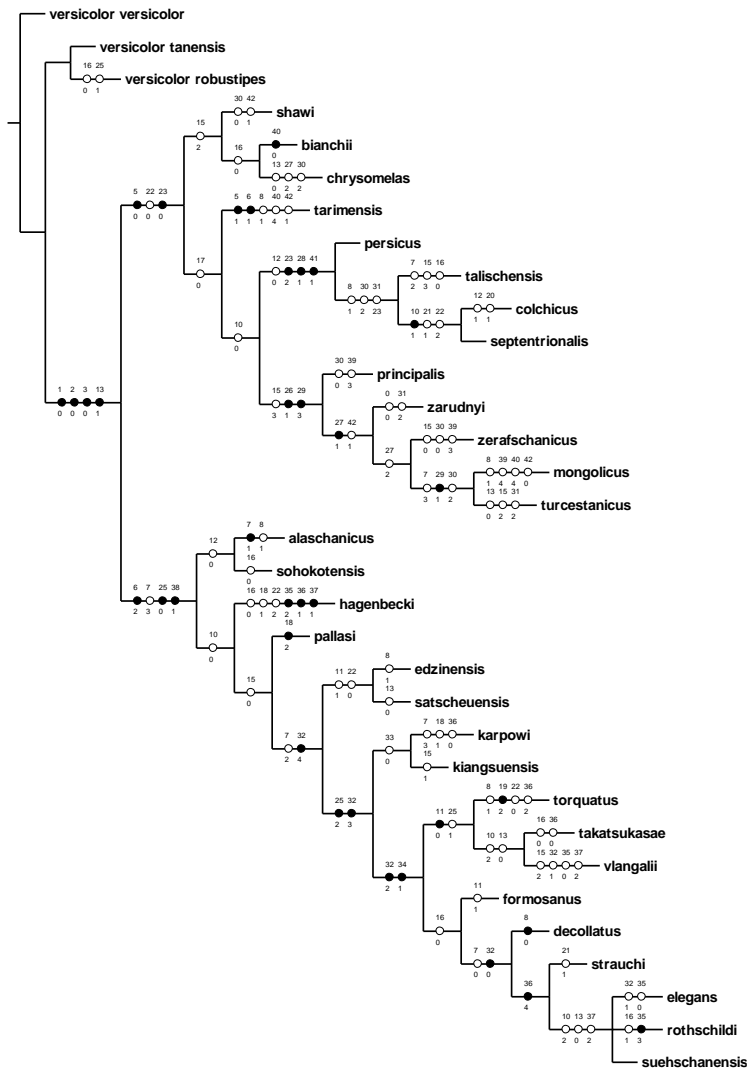
V první větvi se jsou odděleny tři barevně dobře vymezené (unikátními znaky) podskupiny: samostatný bažant tarimský, skupina bažanta afghánského (zastoupena bažanty afghánským, turkmenským, zerafšanským, syrdarským a kirgizským) a skupina bažanta perského (zastoupena bažanty perským, kolchidským, tališským a kavkazským).

Bažant tarimský se vyznačuje zajímavě „poskládaným“ fenotypem, např. jemně pruhovaným ocasem, olivově zbarvenými zády, kostřecem a svrchními krovkami ocasními. Unikátním znakem skupiny bažanta afghánského je absence načervenalého či vínového zbarvení na krku a hrdle a také červené zbarvení hrudi s bohatou příměsí fialové. U skupiny bažanta perského nejsou lopatková pera olemována nebo se na nich vyskytují pouze malé skvrny, tmavě žluté oči. Vzhled lopatkových per odpovídá typu 2 b.<sup>1</sup> Za bazální můžeme považovat bažanty Shawova, tádžického a bělokřídleho.

V rámci druhé skupiny se jako jediný výrazně vymezuje bažant Hagenbeckův a to s dobrou podporou. Charakteristické pro něj jsou světle skvrnitá lopatková pera, hřbet, kostřec a ocasní krovky jsou zbarveny levandulově modrou, hrud' je bledě měděná. Jinak je skupina značně homogenní. O některých poddruzích (bažant alášanský, bažant sohochotský, bažant Hagenbeckův, bažant amurský) se sice dá uvažovat jako o bazálních, (svébytné postavení bažanta Hagenbeckova jeví dokonce i značnou podporu) o zbytku skupiny pak jako o odvozené linii, jinak je ale topologie druhé skupiny značně nepřehledná, a proto bych raději tuto větev dále nečlenil.

---

<sup>1</sup>Jedná se vzhled per viz tabulka 3.



- |                                       |                                   |
|---------------------------------------|-----------------------------------|
| P. c. chrysomelas - b. bělokřídlý     | P. c. torquatus - b. obojkový     |
| P. c. pallasi - b. amurský            | P. c. tarimensis - b. tarimský    |
| P. c. septentrionalis - b. kavkazský  | P. c. shawi - b. Shawův           |
| P. c. sohokotensis - b. sohochotský   | P. c. principalis - b. afghánský  |
| P. c. turcestanicus - b. syrdarský    | P. c. mongolicus - b. kirgizský   |
| P. c. zerafschanicus - b. zerafšánský | P. c. persicus - b. perský        |
| P. c. takatsukasae - b. tonkinský     | P. c. talischensis - b. tališský  |
| P. c. bianchii - b. tádžický          | P. c. colchicus - b. kolchidský   |
| P. c. elegans - b. Stoneův            | P. c. alaschanicus - b. alašánský |
| P. c. karpowi - b. korejský           | P. c. decollatus - b. yunnánský   |
| P. c. kiangsuensis - b. šansijský     | P. c. edzinensis - b. gobijský    |
| P. c. rothschildi - b. Rothschildův   | P. c. formosanus - b. tchajwánský |
| P. c. strauchi - b. sečuánský         | P. c. hagenbecki - b. Hagenbeckův |
| P. c. vlangalii - b. Vlangalův        | P. c. zarudnyi - b. turkménský    |
| P. c. satscheuensis - b. sáččuský     |                                   |

Obrázek 11. Výsledný fenotypový kladogram s vyznačením unikátních znaků pro dané skupiny.

*Strom je striktním konsenzem dvou stromů s těmito parametry L = 154, CI = 51, RI = 72. Černé kroužky značí unikátní synapomorfie. Zkratka P. c. znamená Phasiaunus colchicus, zkratka b. znamená bažant.*



Pokud se zaměříme na geografickou strukturu bažanta obecného, zjišťujeme, že první výše zmíněná větev celkem přesně odpovídá bažantům ze západní a druhá z východní části areálu (obr. 12).

Skupině bažanta perského náleží areál od Kavkazu (nebo severovýchodu balkánského poloostrova až k pohoří Kopet Dagh v Turkmenistánu.

Skupina bažanta afghánského obývá území rozprostírající se od východní hranice Uzbekistánu až po pohoří Pamír.

Bažant Hagenbeckův žije poblíže mongolského Altaje, tedy mnohem západněji než zbytek východní skupiny, ze které se i podle mých výsledků vyčleňuje.



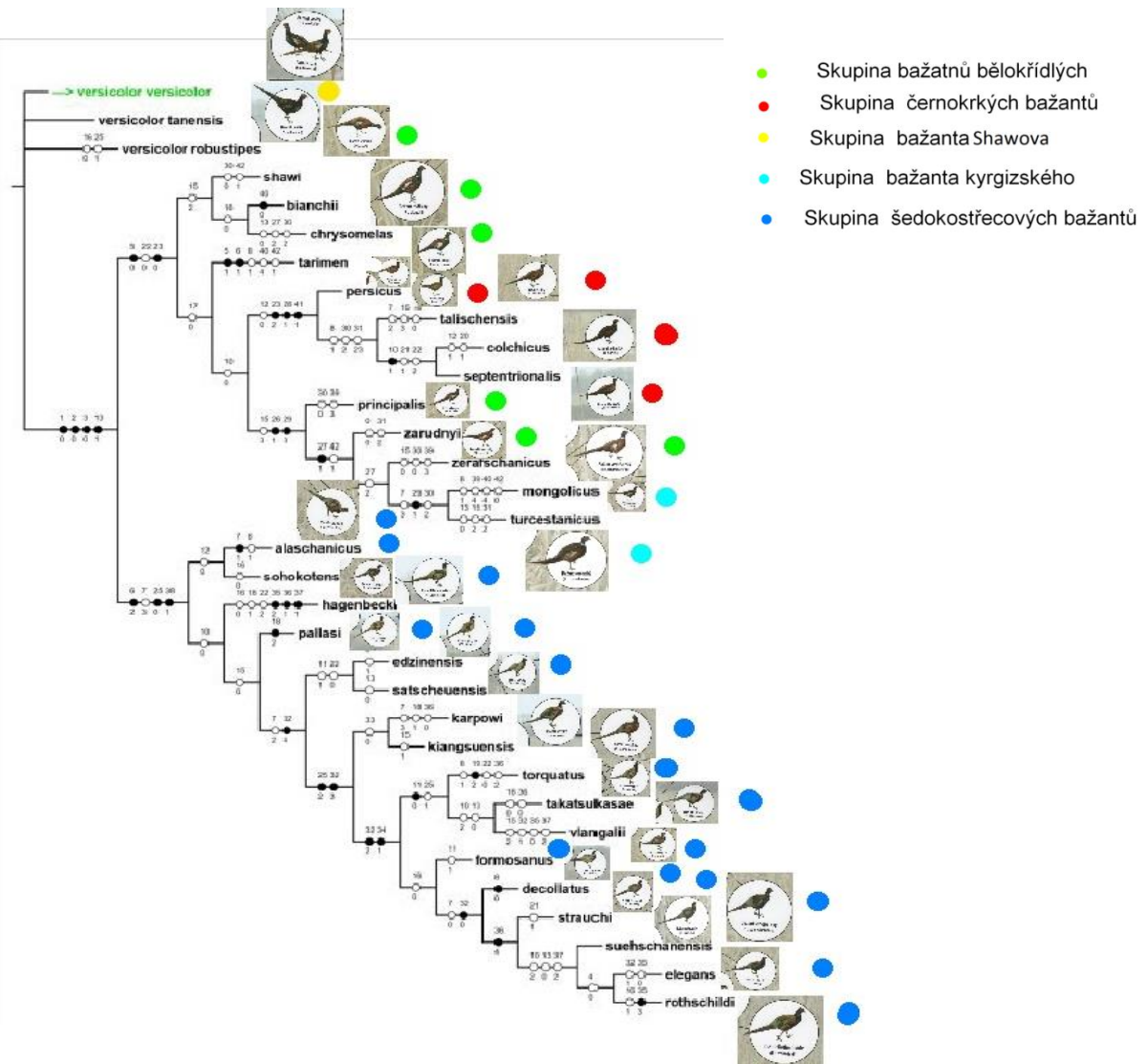
Východní větev



Západní větev

Obrázek 12. Západní a východní skupina

Když porovnáme můj výsledný kladogram s tradičně rozlišovanými skupinami (obr. 13), zjišťujeme následující. Východní větev se v podstatě shoduje se skupinou šedokostřecových bažantů. V západní větvi jsou barevně dobře (unikátními znaky) vymezeny skupiny bažanta tarimského, bažanta kirgizského a bažanta kolchidského. Bělokřídlí bažanti ale nevytváří monofyletickou linii.



- |                                       |                                   |
|---------------------------------------|-----------------------------------|
| P. c. chrysomelas - b. bělokřídlý     | P. c. torquatus - b. obojkový     |
| P. c. pallasi - b. amurský            | P. c. tarimensis - b. tarimský    |
| P. c. septentrionalis - b. kavkazský  | P. c. shawi - b. Shawův           |
| P. c. sohokhotensis - b. sohochotský  | P. c. principalis - b. afghánský  |
| P. c. turcestanicus - b. syrdarský    | P. c. mongolicus - b. kirgizský   |
| P. c. zerafschanicus - b. zerafšanský | P. c. persicus - b. perský        |
| P. c. takatsukasae - b. tonkinský     | P. c. talischensis - b. tališský  |
| P. c. bianchii - b. tádžický          | P. c. colchicus - b. kolchidský   |
| P. c. elegans - b. Stoneův            | P. c. alaschanicus - b. alašanský |
| P. c. karpowi - b. korejský           | P. c. decollatus - b. yunnanský   |
| P. c. kiangsuensis - b. šansijský     | P. c. edzinensis - b. gobijský    |
| P. c. rothschildi - b. Rothschildův   | P. c. formosanus - b. tchajwanský |
| P. c. strauchi - b. sečuánský         | P. c. hagenbecki - b. Hagenbeckův |
| P. c. vlangalii - b. Vlangalův        | P. c. zarudnyi - b. turkménský    |
| P. c. satscheuensis - b. satčuský     |                                   |

Obrázek 13. Příslušnost hodnocených poddruhů bažanta kolchidského k tradičně vymezeným skupinám.

Černé tečky značí unikátní synapomorfie, bílé neunikátní synapomorfie, zkratka P. c. znamená *Phasiaunus colchicus*, zkratka b. znamená bažant.

Získané výsledky mi umožnily také rekonstruovat zbarvení předka bažantů rodu *Phasianus* a předka bažanta kolchidského. Společný předek bažanta obecného a pestrého se dle výsledků vyznačoval těmito znaky: **spodní část zad, kostřece a svrchní krovky ocasní šedavě až modravě zelené<sup>II</sup>; černé proužky na ocase obvykle úzké<sup>III</sup> ; bez bílého kroužku na krku nebo jsou zřejmé pouze jeho stopy; krovky bělavé nebo téměř bělavé; střed hrudi a okraje břicha tmavě zelené; obočí zřetelné a jeho zbarvení je „bílé“; bez černé skvrny pod okem; má ouška; šedomodré nohy; světležluté oko; oko u samic tmavé; temeno temně lesklé bez náznaků šedi; brada a hrdlo bez nachového nebo vínového odstínu. Zadní část těla bez černomodrého lesku.**

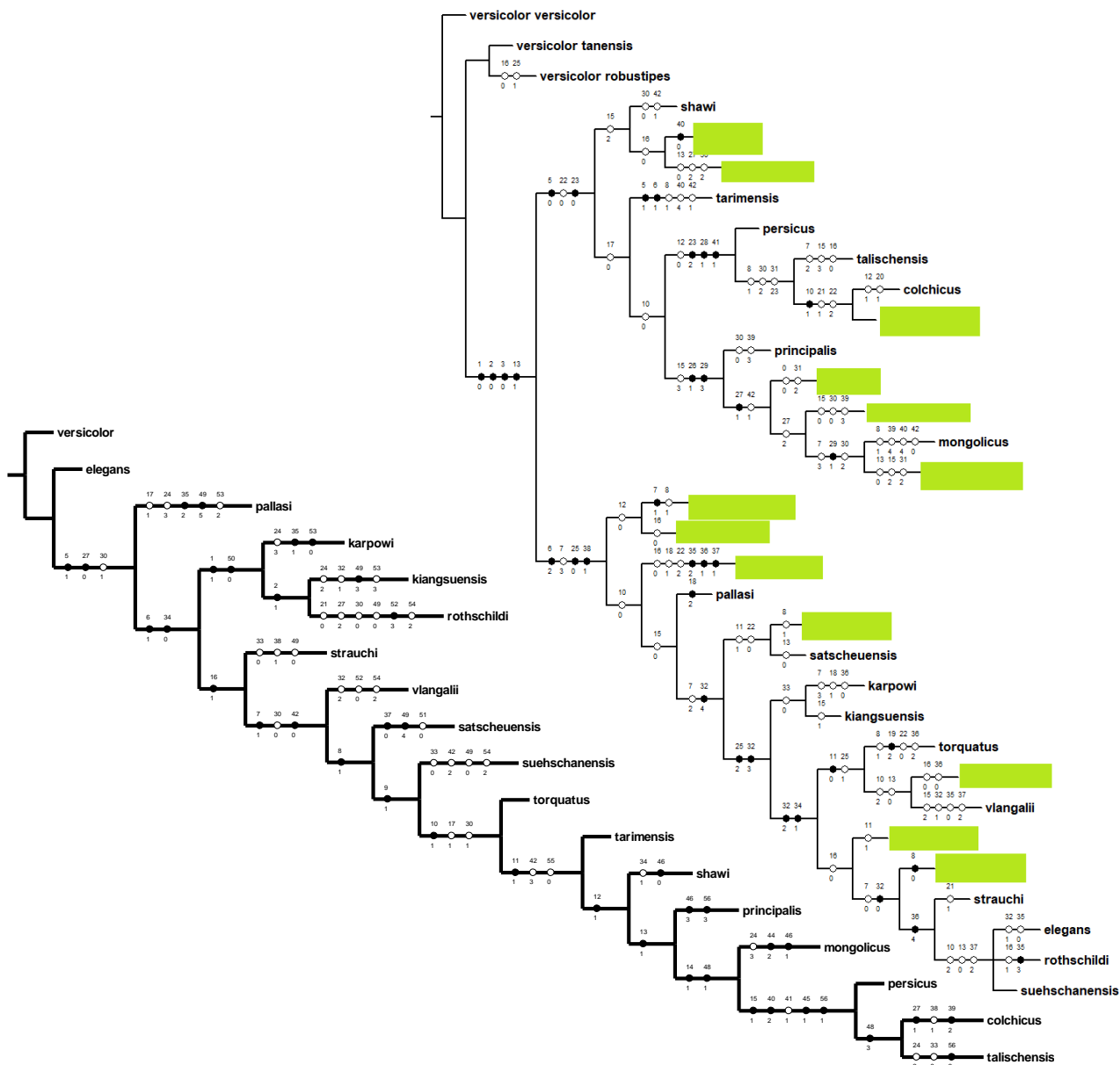
A takto asi vypadal prapředek všech poddruhů bažanta kolchidského: délka těla větší než 240 mm; spodní část těla výrazně skvrnitá; pera pláštíku hnědě puntíkovaná; spodní části těla částečně měděně zbarvené; záda a kostřec povětšinou modravé; **spodní část zad, kostřec a svrchní krovky ocasní šedavě až zelenavě modré; úzké černé proužky na ocase; bez bílého kroužku na krku nebo pouze jeho stopy; křídlení krovky bělavé nebo téměř bělavé,** celkové opeření více červenavé; **střed hrudi a strany břicha tmavě zelené;** střed břicha světle kaštanový; tmavě zelená na krku je na hrudi ohraničena žlutě nebo měděně; pláštík oranžový; **obočí zřetelné a jeho zbarvení bílé; černá skvrna pod okem chybí; má „ouška“;** **nohy šedomodré; světle žluté oko; u samic velmi tmavé oko;** temeno temně lesklé bez náznaků šedi; **krk a brada bez nachového nebo vínového lesku; zadní část těla bez černomodrého lesku.** Jak vidno, ve většině znaků se prapředek rodu *Phasinus* shoduje s prapředkem bažanta obecného, (viz poznámky pod čarou <sup>II, III</sup>).

Namapujeme-li fenotypové znaky (obr. 14) na tento molekulární kladogram, výsledky jsou na prvý pohled značně odlišné od fenotypového kladogramu. Zatímco ve fenotypovém kladogramu tvoří západní a východní poddruhy sesterské skupiny, v molekulárním jsou západní poddruhy terminální linií vzájemně vmezeřených poddruhů východních. Topologie východních poddruhů ale není v molekulárním kladogramu dostatečně podpořena, takže ve skutečnosti nemusí být fenotypový kladogram s molekulárním v zásadním rozporu. Molekulární a fenotypový kladogram nejsou v rozporu v případě detailních vztahů západních poddruhů. Také molekulární kladogram podporuje existenci tradičních skupin.

---

<sup>II</sup> Podtržené-znaky, které zůstaly stejné i po namapování na molekulární kladogram

<sup>III</sup> Tučně-znaky, které má shodné prabažant s prapředkem bažanta obecného



P. c. elegans - b. Stoneův  
 P. c. karpowi - b. korejský  
 P. c. kiangsuensis - b. šansijský  
 P. c. rothschildi - b. Rothschildův  
 P. c. strauchi - b. sečuánský  
 P. c. vlangalii - b. Vlangalův

P. c. satscheuensis - b. satčuský  
 P. c. torquatus - b. obojkový  
 P. c. tarimensis - b. tarimský  
 P. c. shawi - b. Shawův  
 P. c. principalis - b. afghánský  
 P. c. mongolicus - b. kirgizský

P. c. persicus - b. perský  
 P. c. talischensis - b. tališský  
 P. c. colchicus - b. kolchidský  
 P. c. suehschanensis - b. sungpanský  
 P. c. pallasii - b. amurský  
 P. versicolor - b. pestrý

Obrázek 14. Porovnání fenotypového kladogramu a molekulární kladogramu s namapovanými znaky (Kayvanfar a kol. 2017)

Černé tečky značí unikátní synapomorfie pro danou skupinu, bílé neunikátní synapomorfie. Zelené bloky z důvodu přehlednosti překrývají názvy poddruhů, které se vyskytovaly ve fenotypovém kladogramu, ale chyběly v molekulárním kladogramu s namapovanými znaky zkratka P. c. znamená Phasiaunus colchicus, zkratka p. znamená Phasianus zkratka b. znamená bažant.

Pokud bychom použili kladogram vytvořený na základě genetických dat k rekonstrukci společných předků bažantů, budou výsledky poněkud odlišné. Společný předek bažanta pestrého a obecného by v tomto případě byl charakteristický zejména těmito znaky: **spodní část zad kostřce a svrchní krovky ocasní šedavě až modravě zelené; křídelní krovky bílé nebo téměř bílé; střed hrudi a strany břicha tmavě zelené; tmavě zelená na krku pokrčuje na střed hrudi; zbarvení obočí je bílé; bez černé skvrny pod okem;** bez černomodrého lesku na zadní části těla; **má „ouška“; nohy šedomodré; světle žluté oko u samic tmavé; brada a krk bez nachového nebo vínového lesku;** bez bílého kroužku na krku, **hřbet, kostřec a krovky ocasní světle šedomodré.**

Vzhled ancestrálního bažanta obecného by pak určovaly zejména tyto rysy: délka křídla menší než 240 mm; spodní části těla nejsou skvrnité; pera pláštíku hnědě skvrnitá; **spodní části částečně měděně zbarvené; spodní záda, kostřec a svrchní krovky ocasní šedavě až modravě zelené;** **bez krčního proužku nebo jen jeho stopy; krovky bílé nebo téměř bílé; střed hrudi a strany břicha tmavě zelené;** tmavě zelená na krku pokračuje na střed hrudi; **bílé obočí; bez černé skvrny pod okem; má „ouška“; noha šedomodrá; světle žluté oko;** u **samic tmavé oko;** bez vínového nebo nachového lesku na krku a bradě; **hřbet, kostřec a krovky ocasní světle šedomodré;** s širokými černými proužky na ocase. Ačkoliv zde již vidíme více rozdílů mezi společným předkem bažanta a ancestrálním bažantem obecným, přesto se ve většině znaků oba prapředci shodují. Podobně je tomu i u obou rekonstrukcí prapředků bažanta obecného.

## DISKUSE

Tato práce měla za cíl pokračovat v úsilí dřívějších autorů (Johnsgard 1999; Beebe 1922, Wolters 1987; Pfarr 2012; Dementěv, Gladkov 1952 a dalších) porozumět proměnám fenotypu spojeným s diverzifikací bažanta obecného. Šlo v ní o to porovnat dřívější publikace a na základě jejich srovnání dojít k určitému konsensu, který by co nejlépe vystihoval vztahy uvnitř druhu.

Na rozdíl od výše zmíněných autorů, jejichž přístup k fylogenezi byl vesměs intuitivní, jsem nakládal s jednotlivými znaky dle zásad moderní kladistiky (viz metodika). Z mých výsledků je zřejmé, že vnější fenotypové jednotlivých poddruhů poskytují dostatek informací k vytvoření dosti robustního stromu. Jinými slovy, že i na základě pouhého vnějšího vzhledu lze získat slušnou představu o vnitřní struktuře druhu. Ideální by samozřejmě bylo vytvořit i kombinovaný kladogram zahrnující jak fenotypové, tak molekulární znaky. Protože však jediná použitelná studie Kayvanfara a kol. (2017) nemá původní data k dispozici, není její vytvoření možné.

Když namapuji své znaky na molekulární kladogram (o což se žádný z autorů ve výše zmíněných studiích také ještě nepokusil) ze studie Kayvanfara a kol. (2017), shledávám, že zde není, přes drobné odlišnosti, žádný zásadní rozpor, tedy že změny ve zbarvení celkem dobře odpovídají fylogenezi.

Jak jsem zmínil výše, mé výsledky velmi podporují tradiční vymezení poddruhů bažanta obecného. Rozdíly jsou pouze v pojetí bělokřídlých bažantů, kteří netvoří monofyletickou skupinu.

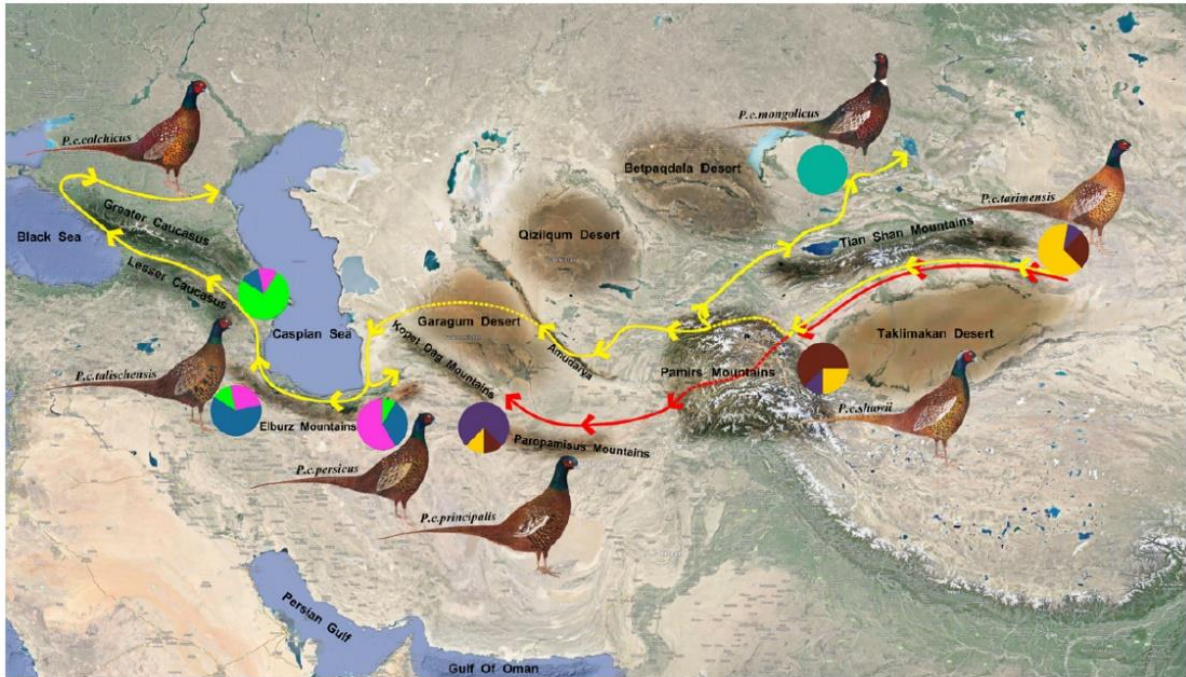
Toto rozdělení se také velmi dobře shoduje s prací Kayvanfara a kol. (2017). Ta sice pracuje s méně poddruhy než moje, ale jinak se téměř shodují. Jak již bylo zmíněné výše, tato studie vyniká zejména tím, že zahrnuje celý areál rozšíření bažanta obecného, tj. východní i západní poddruhy. Je ale nutné podotknout, že ani ona se nezabývá všemi poddruhy, o kterých pojednává má práce a kterými se také zabývají starší publikace založené na morfologii Johnsgard 1999; Beebe 1922 atd. Kayvanfar a kol. (2017) ovšem vyčleňuje jeden z východních poddruhů, bažanta Stoneova jako samostatnou bazální linii, zatímco mně podle fenotypové matice vychází spíše jako příslušník šedokostřecových bažantů. Naopak se s ním ale shodují v oddělení bažanta Shawova od ostatních bělokřídlých bažantů. Konečně se shodujeme také ve vymezení skupiny bažanta kolchidského. V mé bakalářské práci má tato

větev mnoho unikátních synapomorfíí a v jeho zase vysokou podporu. Kayvanfar a kol. (2017) však vyčleňuje také nominátní poddruh bažanta kolchidského jako samostatnou linii, což nemohu potvrdit pro nedostatek unikátních synapomorfíí.

Qu a kol. (2009, 2017) dělí šedokostřecové bažanty na dvě skupiny, východní a západní. Do první (A) zahrnuje bažanty satčuského, gobijského, Vlangalova a sohochotského, do druhé (B) zahrnuje bažanty Stoneova, yunnanského, korejského a amurského. Do obou větví (A i B) lze řadit různé haplotypy bažantů sečuánského, šansijského i obojkového. Mé výsledky toto dělení příliš nepodporují. Qu a kol. (2009, 2017) dále vyčleňuje z šedokostřecových bažantů bažanta sungpanského, což se také s mými výsledky neshoduje.

Poslední čínská studie (Zhanga 2014) má sice silné podpory pro některé haplotypy, ale ty nemají žádný vztah k vymezovaným poddruhům.

Mé výsledky rámcově souhlasí i s hypotézou o šíření bažantů z východu na západ. Tuto tradiční představu (Delacour 1977) rozvinul Kayvanfar a spol. (2017). Původ západní větve předpokládá v Tarimské pánvi (*P. c. tarimensis*), odkud předpokládá nezávislé šíření do Afghánistánu (*P. c. principalis*), Mongolska (bažant kirgizský) a ke Kaspickému, respektive Černému moři (skupina černokrkých bažantů). To v podstatě vyplývá i z mých výsledků (viz obr. 15).



P. c. colchicus - b. kolchidský  
P. c. talischensis - b. tališský  
P. c. persicus - b. perský  
P. c. principalis - b. afghánský

P. c. mongolicus - b. kirgizský  
P. c. shawi - b. Shawův  
P. c. tarimensis - b. tarimský

Obrázek 15. Šíření bažanta

Grafické znázornění diverzifikace a šíření bažanta obecného z Tarimské pánve na západ (převzato od autorů Kayvanfar a kol. 2017). Čáry s šipkami ukazují směry a cesty, kterými se bažant šířil. Žlutá čára značí šíření z Tarimské pánve až k řece Amudarje, odkud se vydal třemi směry. Jedna cesta směřuje do Kirgizstánu (značená žlutě), druhá k pohoří Kavkaz (značená také žlutě), třetí přes Pamír k pohoří Kopet Dag (značena červeně). Kruhové diagramy zobrazují relativní zastoupení haplotypů typických pro jednotlivé poddruhy. Tyrkysová vyjadřuje haplotyp typický pro bažanta kirgizského, fialová vyjadřuje haplotyp typický pro bažanta afgánského, žlutá pro bažanta tarimského, červená pro bažanta perského, modrá pro bažanta tališského, hnědá pro bažanta Shawova a zelená pro bažanta kolchidského. Zkratka P. c. znamená Phasiaunus colchicus, zkratka b. znamená bažant.

Do budoucna je velmi žádoucí, aby bylo analyzováno zbývajících 15 dosud molekulárně nehodnocených poddruhů. Jsou jimi bažanti alašanský, yunnanský, gobijský, tchajwanský, Hagenbeckův, bělokřídlý, amurský, satčuský, kavkazský, sohochotský, syrdarský, zerafšanský, tonkinský, tádžický, turkménský, viz tab. 3.

Z nich jsou však mnozí chováni v zajetí, a proto by získání jejich genetického materiálu k osekvenování či jiné molekulární analýze nedělalo větší problémy. Bažanty kolchidského, tádžického, bělokřídleho, turkménského, zerafšanského lze nalézt i evropských chovech. (Braasch a kol. 2009.) Podrobné informace o chovech těchto bažantů viz tabulka 4.



Tabulka 3. Jednotlivé poddruhy bažanta obecného v chovech (převzato z Braasch a kol. 2009)  
 Počty jednotlivých poddruhů bažanta v evropských chovech. *P. c.* znamená *Phasianus colchicus*, *P. v.* znamená *Phasianus versicolor*.

Unterart	Anzahl Gründertiere* (Importeur)	Bestand bei 12 Mitgliedern der IG Edelfasanen 2009**		Bestand Austria 2009**	Anzahl Edelfasanhalter insges. Mitteleuropa***
		Zuchttiere	Jungtiere		
<i>P. c. bianchii</i>	?,? (über Frankreich)	7,9	Ca. 30		11
<i>P. c. colchicus</i>	5,3 (Möller)	12, 20	Ca. 120	6	306
<i>P. c. chrysomelas</i>	1,1 (Möller)	3,5	9	3,3	7
<i>P. c. formosanus</i>	?,? (über Belgien)	9,13	Ca. 100	2	70
<i>P. c. karpowi****</i>	2,2 (?) (Tierp. Berlin)	9,14	Ca. 120	12	14
<i>P. c. mongolicus</i>	3,1 (Möller)	12,13	Ca. 100	6	181
<i>P. c. pallasi</i>	2,3 (Möller)	7,11	Ca. 120	1,1	20
<i>P. c. persicus</i>	2,3 (Möller)	5,6	Ca. 20		6
<i>P. c. septentrionalis</i>	3,3 (Möller)	Bestand erloschen			0
<i>P. c. strauchi</i>	?,? (M. Klat)	10,15	Ca. 120		13
<i>P. c. torquatus</i>	?,? (Zoo Moskau)	15,23	Ca. 150	2	46
<i>P. c. zarudnyi</i>	3,1 (Möller)	9,11	Ca. 40		9
<i>P. c. zerafschanicus</i>	2,2 (Tierp. Berlin)	5,6	Ca. 40	2	8
<i>P. v. robustipes</i>	?,?	12,18	Ca. 150	20	104
<i>P. v. versicolor</i>	?,?				12

Méně dostupný je již bažant tonkinský. Chován je jen v zoo v Kho Kaenu v Thajsku (Species 360).

### Ohrožení a ochrana genetické diverzity bažanta obecného

Nejohroženějším z poddruhů se jeví být bažant syrdarský, a to zejména kvůli hybridizaci s jiným poddruhy (introdukovanými zejména kvůli lovu). Ani ostatní západní poddruhy včetně původních populací bažanta kolchidského na tom nejsou lépe. Početnost u bažanta perského je pouhých 900-1000 jedinců, v případě bažanta tádžického jde o pouhých 400-500.

Mezi důvody ohrožení patří lov, vzájemné křížení a inbríding, ale také mizení původních biotopů.

Ochranu bažantů lze provádět mnoha způsoby. Aby však byla efektivní a spíše diverzitě bažanta neuškodila, musíme ji provádět pro každou populaci individuálně. Někdy je třeba zamezit introdukci nepůvodních jedinců, jako v případě b. syrdarského, ale i autochtonních populací bažanta kolchidského. Dále je důležité věnovat pozornost přirozeným bariérám, které populace v minulosti oddělovaly, ale byly narušeny. Tak tomu bylo např. u bažantů turkménského a zerafšanského, kteří se spolu začali křížit podél vodního kanálu umožňujícího těmto populacím překonat poušť, jež je dosud rozdělovala. Někdy je naopak žádoucí posílit populaci jedinci odjinud, popř. jedinci z chovů, a to zejména v případě nízké velikosti populace a hrozbě jejího vymření či inbrídingu. Populace můžeme posílit například z umělých chovů a zoologických zahrad, o kterých jsem se zmiňoval výše. Dále je nutné pečovat o biotopy a snažit se o zabránění jejich degradace.

## **Využití systematiky v ochraně**

Pokud správně pochopíme historii vývoje areálu a vnitřní struktury rodu *Phasianus*, získáme mnoho užitečných informací aplikovatelných při ochraně druhů jednotlivých poddruhů a populací bažantů i jejich biotopů.

Za prvé je důležité pochopit evoluci a s ní spojenou diverzifikaci bažanta obecného a její vztah k vývoji jeho životního prostředí. Jen pokud správně porozumíme podmínkám prostředí, které jsou kritické pro přežití taxonu, budeme moci zvolit správný přístup k péči o jeho biotopy.

Dále pokud dokážeme rekonstruovat fylogenezi bažanta obecného, můžeme porozumět okolnostem, za nichž dochází ke křížení jednotlivých populací, a tedy také lépe vyhodnotit nebezpečí hybridizace s introdukovanými jedinci (Zhang a kol. 2014) a následně mu čelit.

A v neposlední řadě také, dokážeme-li lépe popsat vnitřní diverzitu druhu, můžeme si stanovit cíle a priority, na které se má ochrana zaměřit.

Všechny tyto znalosti jsou dle mého názoru naprosto stěžejní při navrhování účinných ochrannářských opatření a jejich realizaci.

## SEZNAM LITERATURY

BEEBE, William. *A Monograph of the Pheasants*. Londýn (Anglie): H. F. & G. Witherby, 1922. ISBN 3-9088-00814-5153.

BRAASCH, Thiemo, Tomáš PEŠ, Stefan MICHEL a Heiner JACKEN. Untergang in Ursprungsland?: Das unbekannte Schicksal der Unterarten des Edelfasans. *ZGAP Mitteilungen*. Hamm, 2009, 25(2), 14-21. ISSN 1616-9956.

CIEMNOŁOŃSKI, Krzysztof Nodar. Historia Gruzji – Kolchida i Kartlia: (II i I tysiąclecie p.n.e.). CIEMNOŁOŃSKI, Krzysztof Nodar. *PolakoGruzin* [online]. 2014, 2014 [cit. 2019-11-14]. Dostupné z: <https://www.polakogruzin.pl/historia-gruzji-kolchida-kartlia-ii-tysiaclecie-p-n-e/>

CROWE, Thimoty M., Rauri C. K. BOWIE, Paulette BLOOMER, Tshifhiwa G. MANDIWANA, Terry A. J. HEDDERSON, Ettore RANDI, Sergio L. PEREIRA a Julia WAKELING. Phylogenetics, biogeography and classification of, and character evolution in, gamebirds (Aves: Galliformes): effects of character exclusion, data partitioning and missing data. *Cladistics*. Blackwell Publishing, 2006, 22, 495-532. DOI: 10.1111/j.1096-0031.2006.00120.x. ISSN 1096-0031.

DELACOUR, Jean. *The Pheasants of the World*. 2 vydání. Surrey (Anglie): Sajga Publishing, 1977. ISBN 0-904558-37-1.

DEMENTĚV, G. P., N. A. GLADKOV, Ju. A. ISAKOV, N. N. KARTAŠEV, A. V. MICHEEV, E. S. PTUŠENKO a S. V. KIRIKOV. *Pticy Sovetskogo Sojuza*. Moskva: Sovetskaja Nauka, 1952. ISBN 978-5-4458-5253-7.

HENNACHE, Alain a Michel OTTAVIANI. *Monographie des Faisans*. Clères (Francie): W. P. A. France, 2005. ISBN 2-9512467-1-4.

HILL, David a Peter ROBERTSON. *The Pheasant: Ecology, Managemet and Conservation*. Londýn: BSP Professional Books, 1988. ISBN 0-632-02011-3.

JOHNSGARD, Paul A. *The Pheasants of the world: Biology and natural history*. 2. vydání. Washington (USA): Smithsonian Institution Press, 1999. ISBN 1-56098-839-8.

- KAYVANFAR, Nasrin, Mansour ALIBADIAN, Xiaoju NIU, Zhengwang ZHANG a Yang LIU. Phylogeography of the Common Pheasant *Phasianus colchicus*. *Ibis: international Journal of aivan science*. BOU (British Ornitologists Union), 2017, 159, 430-442. DOI: 10.1111/ibi.12455. ISSN 1474-919X.
- KIMBALL, Rebecca T. a Edward L. BRAUN. Does more sequence data improve estimates of galliform phylogeny? Analyses of a rapid radiation using a complete data matrix. *PeerJ*. Londýn (Anglie): PeerJ, 2014, 1-28. DOI: 10. 7717/ peerj. 361. ISSN 2167-8359.
- KROLL, Max. *Der Fasan: seine Lebensweise, Hege und Jagd*. Radebeul: Neumann Verlag, 1957. ISBN 1003768308.
- KUZ'MINA, M.A. *Tetraonidae and Phasianidae of the USSR: Ecology and Morphology*. Washington (USA): Oxonian Press, 1992. ISBN 9789990064520.
- MADGE, Steve, Phil MCGOWAN a Guy M. KIRWAN. *Pheasants Partridges & Grouse: Including buttonquails, sandgrouse and allies*. Londýn: Christopher Helm, 2010. ISBN 978-1-4081-3565-5.
- PFARR, James. *True Pheasants: a noble quarry*. Surrey (Kanada): Hancock House Publishers, 2012. ISBN 978-088839-702-7.
- QU, Hongwei, Jiangyong QU, Yunhui WANG, Chenghua GUO, Boyang SHI a Naifa LIU. Subspecies boundaries and recent evolution history of the common pheasant (*Phasianus colchicus*) across China. *Biochemical Systematics and Ecology*. Elsevier, 2017, **71**, 155-162. DOI: 10. 1016/j. bse. 2017. 02. 001. ISSN 0305-1978.
- QU, Jiangyong, Naifa LIU, Xinkang BAO a Xiaoli WANG. Phylogeography o the ring-necked pheasant (*Phasianus colchicus*) in China. *Molecular Phylogenetics and Evolutin*. Elsevier, 2009, 22, 125-132. DOI: 10.1016/j.ympbev.2009.03.015. ISSN 1055-7903.
- RAETHEL, Heinz Sigurd. *Hühnervögel der Welt: Fasanen und andere Hühnervögel*. 5. vydání. Augsburg: Natur Verlag, 1991. ISBN 9783894404406.
- SHEN, Yong-Yi, Lu LIANG, Yan-Bo SUN, Bi-Song YUE, Xiao-Jun YANG, Robert W. MURPHY a Ya-Ping ZHANG. A mitogenomic perspective on the ancient, rapid radiation in the Galliformes with an emphasis on the Phasianidae. *BMC Evolutionary Biology*. BioMed Central, 2010, 10, 1-10. DOI: 10. 1186/ 1471-2148-10-132. ISSN 1471-2148.

TEGETMEIER, W. B. *Pheasants: and Pheasant Rearing*. 6 vydání. Londýn: The Field Press, 1922. ISBN 3-1924-000-125-496.

TŮMA, Radek. Slovník některých antických zeměpisných pojmů. *Římské císařství Imperium Romanum* [online]. 2019, 2019 [cit. 2019-7-12]. Dostupné z: <http://rim.me.cz/seznamy/lokality.php>

VON BOETTICHER, Hans. *Fasanen, Pfauen, Perlhühner und andere Wildhühner*. 11. přepr. vydání. Reutlingen (Německo): Oertel+Spörer Verlags-GmbH+Co., 2005. ISBN 3-88627-528-0.

WANG, Ning, Rebecca T. KIMBALL, Edward L. BRAUN, Bin LIANG a Zhengwang ZHANG. Assessing Phylogenetic Relationships among Galliformes: A Multigene Phylogeny with Expanded Taxon Sampling in Phasianidae. *PloS ONE: San Francisco (USA)*. Public Library of Science, 2013, 8(5), 1-12. DOI: 10.1371/journal.pone.0064312. ISSN 1932-6203.

WOLTERS, Josef. *Edelfasane: Die Arten der Jagdfasane*. Bottrop: Josef Wolters, 1987. ISBN 3-9801504-0-2.

ZHANG, Lixun, Bei AN, Niclas BACKSTRÖM a Naifa LIU. Phylogeography-Based Delimitation of Subspecies Boundaries in the Common Pheasant (*Phasianus colchicus*). *Biochem Genet*. New York: Springer Science+Business Media, 2014, 52, 38-51. DOI: 10.1007/s10528-013-9626-5. ISSN 1573-4927.

*Species360* [online databáze]. [cit. 2019-4-11]. Dostupné z: <https://www.species360.org/>