

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra obecné zootechniky a etologie (FAPPZ)



Změny zbarvení u zvířat v průběhu domestikace

Bakalářská práce

Autor práce: Ariskina Sofya

Vedoucí práce: Ing. Barbora Hofmanová, Ph.D.

© 2015 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci " Změny zbarvení u zvířat v průběhu domestikace" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autor(ka) uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne _____

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala Ing. Barboře Hofmanové, Ph.D. za pomoc s vypracováním bakalářské práce a vyhledáváním potřebných článků.

Změny zbarvení u zvířat v průběhu domestikace

Souhrn

V této práci jsou popsány změny různých druhů zvířat v průběhu domestikace. Vycházela jsem z prací a článků, které popisovaly výsledky různých pokusů a experimentů.

Předpokládá se, že tento proces začal přibližně před 15 tisíci lety. Je zde popsáno několik scénářů, které znázorňují příčiny a způsoby začátku domestikace. Rovněž je tu ukázáno a popsáno několik ohnisek, kde tento proces původně začal.

Důležitější však je, že v průběhu procesu zdomácnění proběhlo velké množství morfologických, anatomických a fyziologických změn, a divoká zvířata se postupně přeměnila na domácí. Tyto změny (mnohonásobné zmenšení nebo zvětšení původní velikosti, zmenšení mozku a změny nervové soustavy, vznik klapouchosti a velkého množství různých barevných variant) svědčí o tom, že zvířata ztratila potřebu samostatně přežívat a začala úplně nebo částečně záviset na člověku.

Hlavním cílem této práce je ale popsání a vysvětlení vzniku nových, u divokých forem neexistujících zbarvení, která jsou úzce spjata s procesem domestikace, a později i selekce člověkem. Společným výsledkem pro všechna domestikovaná zvířata (ať jsou vybírána a selektována záměrně nebo náhodně podle jakýkoli znaků) je vznik strakatosti a nestejněměrného zbarvení, postupně přecházejícího do zbarvení jiných, úplně atypických pro divoká zvířata. Pro divoká zvířata by toto zbarvení bylo nežádoucí, protože ve volné přírodě by zvířata zbytečně poutala pozornost predátorů nebo kořistí.

Je zde taky popsána genetická stránka tohoto procesu, zahrnující podrobné vysvětlení příčin vzniku různých barev v důsledku různých poměrů eumelaninu a feomelaninu, a taky mutací některých genů (např. MC1R, ASIP aj.).

Klíčová slova: domestikace, zbarvení, eumelanin, feomelanin, mutace, geny, MC1R, ASIP.

Changes in pigmentation of animals during domestication

Summary

In this work there are described, based on different experiments, and on the basis of them written articles about changes of different types of animals in the course of domestication. It is supposed that this process began 15 thousand years ago. Here are described main scenarios which show the reasons and ways of the beginning of domestication, and some main places where this process began.

But it is much more important that in the course of the domestication there was a big number of morphological, anatomic and physiological changes in which consequence wild animals gradually turned into domestic ones. These changes, whether it be considerable change of the corporal sizes, reduction of a brain, changes in nervous system, emergence of trailing ears or big quantity of various coat colors, testifies that animals lost the need to survive independently and began to depend partially or completely on people.

But a main goal of this work is to describe and explain the development of new, not existing in wild animals coat colors which are connected to the domestication process and, later, to the selection process, made by people. The general sign of all domesticated animals chosen and selected incidentally or intentionally on any signs is emergence of spottiness and heterogeneity of coat coloring, gradually turning into other colourings that are absolutely not typical for wild animals because in the wild nature would draw attention of predators or mark.

Also here is described the genetic component of process of emergence of new coat colors caused by a different ratio of an eumelanin and a pheomelanin, and also various gene mutations (for ex. MC1R, ASIP etc.).

Keywords: domestication, coat, colouring, mutation, genes, eumelanin, pheomelanin, MC1R, ASIP.

Obsah

1. Úvod.....	8
2. Cíl práce	8
3. Literární rešerše.	9
3.1.1 Začátky domestikace.....	9
3.1.2 Domestikační postupy.....	13
3.1.3 Genetická determinace zbarvení.	17
3.1.4 Domestikace činčily obecné.	22
3.1.5 Domestikace losa evropského.....	24
3.1.6 Změny zbarvení v důsledku domestikace a selekce psů.....	25
4. Závěr.....	31
5. Seznam literatury.	33

1. Úvod

Předpokládá se, že přechod od lovecké a sběratelské činnosti k chování zvířat a pěstování rostlin v zajetí se uskutečnil v mezolitě. V tuto dobu, asi před 15 tisíci lety, lidstvo ani netušilo, co znamená slovo "experiment", ale i přesto dokázalo provést jeden z nejdůležitějších biologických pokusů všech dob – domestikaci. A přesně tohle se stalo první vědeckou etapou v lidské historii, která nám zajistila mohutnými producenty - druhy zvířat, rostlin a mikroorganismů.

Domestikace neboli zdomácnění je postupné cílevědomé přetváření divoce žijících druhů organismů (živočichů, ale i rostlin, bakterií, ...) v druhy vhodné k chovu. Za domestikovaný organismus je považován takový druh nebo poddruh, který lze bez velkých problémů množit v zajetí, respektive (v užším slova smyslu) (pod)druh, který již žije pouze v zajetí (buď proto, že v divoké přírodě nedokáže přežít, nebo proto, že jej člověk vyhubil).

Je to složitý a dlouhotrvající proces, hlavně z důvodu, že ne všechna zvířata můžeme jednoduše domestikovat. Víme, že ještě před 15 tisíci lety jediným domestikovaným druhem byl pes. Před 10 tisíci lety, když se začalo pomalu rozvíjet zemědělství, byla domestikována většina druhů, které známe a využíváme i dnes.

Místa, kde probíhala domestikace, jsou místa, kde se nacházely mohutné starobylé civilizace: jsou to oblasti střední Asie a Středozemního moře. Zajetí a zdomácnění zvířat probíhalo všude, kde se rozvíjela lidská společnost, a většina divokých zvířat byla domestikována přibližně před 1000 lety.

Šíření domestikovaných zvířat po celém světě se uskutečnilo pomocí hromadného přestěhování národů z východu na západ. Spolu s lidmi se přemísťovala i jejich zvířata, která se tady přizpůsobovala novým podmínkám, měnila se a rozmnožovala se.

2. Cíl práce

Cílem mé práce je shrnout velké množství informací, týkajících se změn zbarvení srsti různých druhů zvířat v průběhu domestikace, včetně různorodých pokusů, a zkusit podle toho dojít k logickému závěru, týkajícího se tohoto tématu.

3. Literární rešerše.

3.1.1 Začátky domestikace

Bylo stanoveno 6 hlavních ohnisek domestikace:

1. Čínsko-malajsijské (Indočína, Malajsie), které se stalo místem domestikace prasat, buvolů a drůbeže (kachen, kura, hus).

2. Indické (Indie). Předpokládá se, že tady byli domestikováni buvoli, pávy a včely.

3. Jiho-západní Asie (Malá Asie, Kavkaz, Írán). Tady proběhla domestikace skotu, koní, prasat, ovcí a velbloudů.

4. Středozeří (Pobřeží Středomořího moře) je centrem domestikace skotu, koní, ovcí, koz, králíků a kachen.

5. Andické (Severní Andy, Jižní Amerika) se stalo místem zdomácnění kachen a krůt.

6. Africké (Severo-východní Afrika). Zde byli domestikováni: pštros, osel, prase, pes, a kočka.

Sokolov (2011) uvádí, že existuje několik scénářů, znázorňujících začátek domestikace. Nejpopulárnější verzí je, že vedoucí role patřila člověku, který prováděl spontánní výběr. Uchovával zvířata klidná, schopná komunikace, a nepoužíval ostatní, ale určitě při tom neměl v úmyslu měnit jejich genetickou podstatu.

Druhá teorie spočívá v tom, že některé druhy divokých zvířat samostatně začaly osidlovat nové přírodní oblasti poblíž stanovišť pravěkých lidí, což se stávalo příčinou jejich "samodomekace". Ale ať je scénář jakýkoliv, je velice pravděpodobné, že domestikaci se mohla přizpůsobit pouze zvířata klidná, nevykazující vůči člověku agresivitu nebo strach.

Je velice pravděpodobné, že jedním z široce využitelných přímých a účinných domestikačních mechanismů bylo chování mláďat divokých zvířat, u kterých v důsledku dlouhodobého kontaktu s člověkem vznikala v době imprintingu nebo socializace silná vazba na chovatele.

Nepřímým důkazem toho může sloužit pozorování Ch. Darvina, který si všiml, že lidé ve všech částech světa mohou úspěšně zkrotit a chovat divoká zvířata.

Rozlišují se 4 stadia zdomácnění zvířat člověkem. První stadium - když se divoké zvíře chová v zajetí. Příkladem tohoto stadia jsou například zoologické zahrady, kde se chovají i opice, i žirafy, i hadí a další druhy zvířat. Ale tohle prostředí pro divoké zvíře není přirozené, a i když se chová v zajetí, domestikované není.

Druhé stadium - vznik vztahů mezi zvířetem a člověkem. Sloni jsou už od starodávna kroceni a využíváni pro různé těžké práce. Orli a sokoli jsou kroceni a využíváni pro lov. Ale tato zvířata stále nejsou zdomácněna, protože se rodí jako divoká a v zajetí se nerozmnožují.

Třetí stadium - rozmnožování zvířat v zajetí. To je značná biologická změna, svědčící o začátku adaptace k novým životním podmínkám.

A nakonec stadium čtvrté - začíná, když zkrocené zvíře už potřebuje péči člověka. Když potřebuje určité, více výživově hodnotné krmivo, zvláštní péči a ustájení (Beliaev, D. K., et al., 1974).

V důsledku toho vzniká hodně různorodých změn v organizmu živočichů a vznikají nové znaky, které se u jejich předků nevyskytovaly.

Jednou z velmi důležitých změn je, že se u domestikovaných zvířat výrazně mění nervová soustava. U většiny druhů se ve srovnání s divokými předky značně zmenšil objem mozku, a v některých případech i jeho velikost a citlivost smyslových orgánů. Příkladem mohou být prasata, ovce, kozy nebo králíci. Zanikly některé nepodmíněně, vrozené reflexy a získaly se jiné, prospěšné pro adaptaci k novému prostředí.

Pro hospodářství má velký význam rychlejší nástup pohlavní dospělosti a zvýšení plodnosti zvířat. Většina z nich, ve srovnání s jejich divokými formami, dospívá rychleji, dříve získává schopnost se rozmnožovat a přináší větší potomstvo.

U některých zvířat se zároveň snižuje i míra péče o potomstvo, například u slepic a kachen úplně zanikl reflex sezení na vejcích. U skotu, koz a ovcí se extrémně zvýšila mléčnost.

U domácích zvířat se začaly vyskytovat některé příznaky, které z hospodářského a chovatelského hlediska nemají žádný význam.

Například všechny divoké formy psů a divoká prasata mají vzpřímené, pohyblivé uši, kdežto spousta domácích plemen je klapouchá, a délka uší je neúměrně velká. Okrouhle zahnutý ocas je typický pro velké množství současných plemen, ale ani vlk, ani šakal takový ocas nemají.

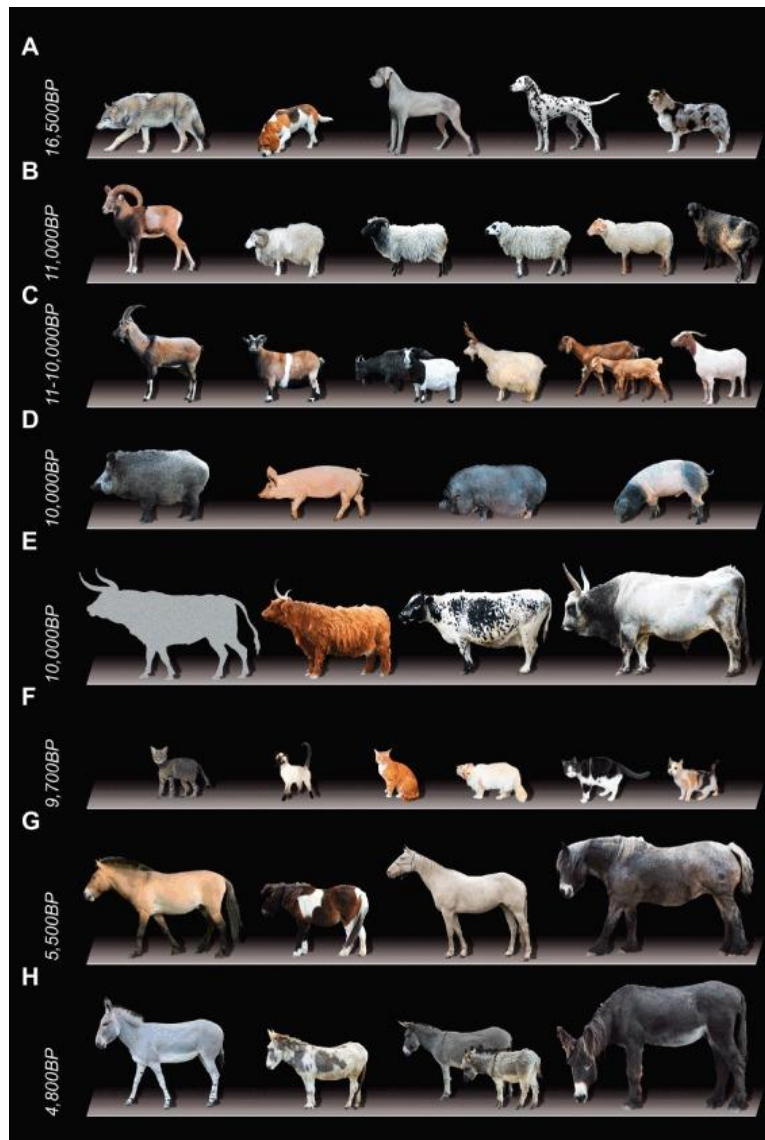
Dalším velmi důležitým znakem je jejich velikost. Některá domácí zvířata jsou značně větší, než jejich divocí předci. To můžeme pozorovat hlavně u koní, psů, slepic a králíků. Anebo naopak můžeme pozorovat značné zmenšení oproti dřívějším formám, například u poníků, většiny plemen skotu, některých plemen psů, koček a oslů.

Hodně se mění i jejich tělesná stavba. Nová, jemnější krmiva změnila stavbu čelisti a celou lícní část hlavy. Zmenšení nebo úplné zaniknutí rohu způsobilo atrofii příslušných částí lebky. Menší množství pohybu změnilo stavbu končetin a zmenšilo jejich velikost. Následovně se změnila i stavba svalů. Obezita u zvířat, dřív fungující jako zásobování tuku pro chladnější období se teď stala důsledkem nadměrného stravování - novou vlastností, užitečnou pro člověka.

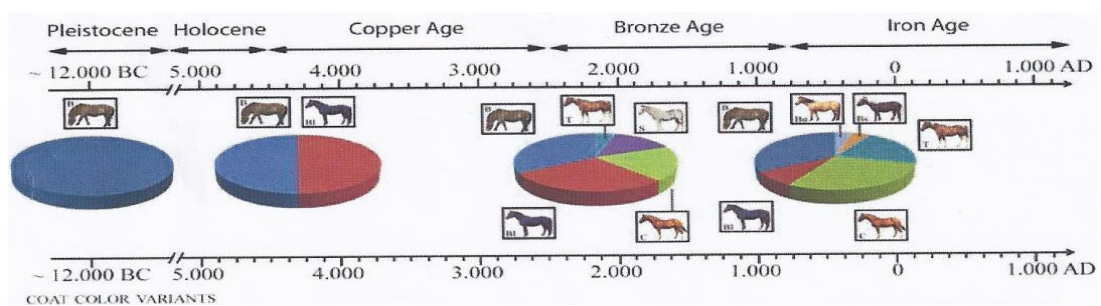
Značně se v průběhu domestikace změnila i barva kůže a srsti zvířat. U řady zvířat se kůže stala jemnější, získala různé vrásky a záhyby. Srst se stala kratší, nebo jako u ovcí, delší a stejnoměrnější v důsledku zániku některých typů chlupů.

Zvláště prudce se změnilo zbarvení srsti zvířat. U divokých zvířat musela být barva stejnorodá, aby mohla sloužit jako mimikry pro lov nebo útěk. U domestikovaných zvířat už se tato potřeba nevyskytovala, což vedlo ke vzniku velkého spektra zbarvení, včetně vzniku skvrnitosti a úplně světlých a dokonce i bílých zvířat.

Obecně zbarvení pro zvířata hraje docela důležitou roli. Plní záchrannou, nebo naopak pozornost přitahující funkci. Pomocí šedého, stejnoměrného zbarvení se můžou schovat před predátory, kdežto výrazné a nápadné zbarvení slouží pro hledání partnera a pro rozmnožování nebo pro formování určité skupiny. Právě proto samci většiny druhů ptáků mají syté zbarvení, sloužící pro přilákání samic, kdežto samice, které musejí odchovat potomstvo, mají tlumenou, nenápadnou barvu (Sokolov, 2011).



Obr. č. 1 – změny zbarvení zvířat v průběhu domestikace (Cieslak, Michael, et al., 2011). Seřazení domestikovaných zvířat začíná jejich divokými předky (nalevo), a pokračuje až po současné typy zbarvení.



Změny zbarvení u koní (Ludwig et al., 2009). Časová osa demonstruje rychlý růst počtu barevných variací u koní v době bronzové.

3.1.2 Domestikací postupy.

Charles Darwin říkal, že domestikace není jenom zkrocení divokých zvířat, která se dostala do zajetí člověka. Není to jenom chov zvířat v zajetí, doprovázený záměrnou prací a spontánním výběrem, ale proces, ve kterém velmi často dochází ke zvýšení plodnosti zvířat a ke změnám tvaru a velikosti jejich těla. U domácích zvířat vznikají velmi složité modely chování, díky kterým zvířata bezpodmínečně poslouchají člověka a slouží mu. A proto všechna zvířata, co vidíme v chovech nebo na statcích jsou zvířata domácí, včetně včel.

V dlouhodobém experimentu Belyaeva i Truta (1974), kteří šlechtili černostříbrné lišky vyložené na projevy domestikovaného chování, byl vypracován model evoluce, která se uskutečnila v průběhu domestikace původně divokých zvířat. Byly zaznamenány zvláštnosti komunikačního chování, zvyšující schopnost se přizpůsobovat k antropogenním vlivům prostředí, a vznik morfologických a fyziologických změn, charakteristických pro domácí psy. Trut ve svých studiích v roce 1980 a 1999 stanovil, že zpomalení vývoje embryonálních předchůdců melanocytů nebo prvních melanoblastů, vedoucích k depigmentaci některých úseků srsti a pokožky je jedním z nejvíce výrazných morfologických projevů domestikace.

V roce 1991 Trapezov provedl experiment, ve kterém prováděl výběr norka amerického na chování domestikované a chování agresivní vůči člověku. První odpovědí ve výběru norků pro domestikované chování, stejně jako v experimentu s liškami, se stala změna původně jednobarevné srsti na srst s tzv. „de novo“ příznakem - velkým počtem bílých nebo šedých skvrn (obr. č. 2). A přesně takové barevné variace příznaků jsou považovány za nejvíce významné při posuzování dědičných změn (Vavilov, 2013).



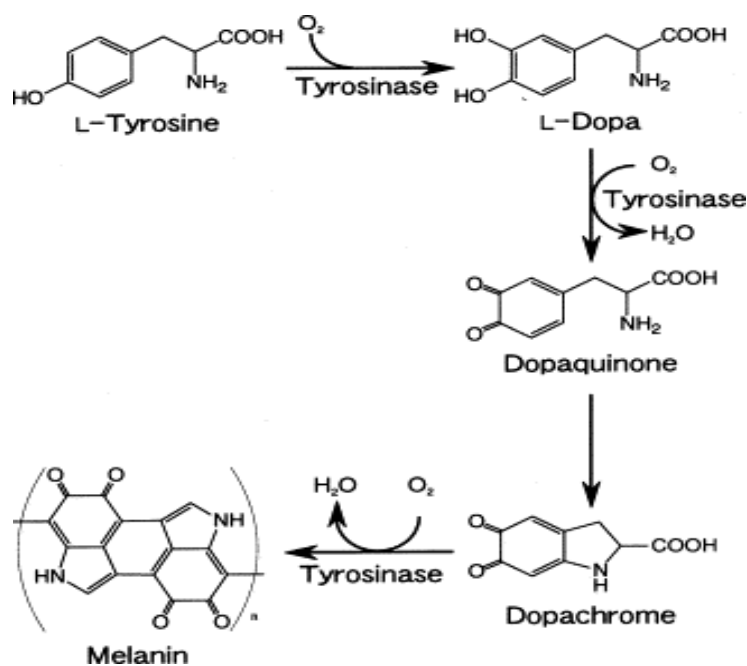
Obr. Č. 2: vznik bílých skvrn u norka amerického v porovnání s dříve domestikovanými zvířaty (Vavilov, 2013).

A ne jenom že můžeme pozorovat vznik nového strakatého zbarvení, ale taky si můžeme všimnout překvapující podobnosti vzniku dalšího znaku, který se objevil u zvířat, domestikovaných dříve, jako například králíků, siamských koček, morčat atd. A tím znakem je vznik částečného albinizmu, nebo taky himálajského zbarvení (obr. č. 3) (Trapezov, 2007).



Obr. č. 3 - himálajské zbarvení

Na obrázku číslo 4 je schematicky znázorněno, jak se na molekulární úrovni mění zbarvení pokožky a srsti zvířat. Je to způsobeno pigmentem melaninem, který je lokalizován u obratlovců v epiteliálních melanocytech a dendritních melanoblastech. Sled biochemických transformací z fenilalaninu do melaninu, mechanismus transportu pigmentů, a taky způsoby jeho lokalizace jsou prakticky stejné nejen u obratlovců, ale u všech organismů na zemi.



Obr. č. 4 (Trapezov, 2007).

Samozřejmě, porušení tohoto řetězce v jakémkoliv místě vede k úplné nebo částečné depigmentaci. Nejvíce prostudované jsou avšak mutace tyrosinázy, katalyzující přechod mezi druhým a třetím článkem řetězce. Tady musíme mluvit o homologii podobných metabolických drah, které jsou kódovány společným a postupným fungováním velkého množství genů. Právě homologii metabolických drah je určen částečný nebo úplný albinismus, a taky sezónní zbarvení srsti některých zvířat (např. zajíce, hranostaje nebo koroptví).

Vavilov (2013) sformuloval nový metodologický princip studií v biologii - chápání proměnlivosti pomocí znaků- markéru genotypu. Samozřejmě věděl i o potížích, spojených s využitím principu genetické proměnlivosti. "Stejně fenotypové změny mohou být způsobeny různými geny..." (Vavilov, 2013). Takové příklady jsou velmi rozšířené mezi specialisty, zabývajícími se chovem kožešinových zvířat. Například, fenotypově stejné hnědé zbarvení u norka amerického může být způsobeno alelami úplně jiných lokusů:

pastel (b/b), švédské palomino (tp/tp), jantarové (r/r), kávové (j/j) atd. To znamená, že úplně odlišné mutace DNA mohou způsobit stejnou morfologickou nebo fyzickou změnu.

D. K. Belyaev vysvětloval homogní charakter proměnlivosti, vznikající v průběhu domestikace různých druhů zvířat tím, že na ně působil stejný systém výběru na domestikované chování (Beliaev, D. K., et al., 1974).

Jestli budeme vycházet z podobnosti ve fenotypové proměnlivosti, podmíněné stejným procesem domestikace mezi biologicky vzdálenými druhy, můžeme tím mínit přítomnost specifického genetického komponentu, spadajícího pod tlak stejného výběrového vektoru (obr. č. 5). Můžeme mluvit o přítomnosti společného genetického komponentu u vzdálených druhů zvířat - " genu domestikace", nebo spíše "genu, odpovídajícího za odolnost vůči stresu", zajišťujícího v průběhu domestikace snášenlivost vůči psychoemocionálnímu stresu a odolnost vůči antropogennímu prostředí velkochovu.



Obr. č. 5 – domestikační projevy u různých druhů zvířat (Trapezov, 2013).

3.1.3 Genetická determinace zbarvení.

Melanocyt čili pigmentová buňka je typ živočišných buněk roztroušených ve svrchní vrstvě pokožky a ve vlasových folikulech, mimo to však také v oční duhovce, vnitřním uchu, mozkových plenách, kostech i v srdci. Melanocyty produkují pigment melanin a jsou neuroektodermálního původu.

Melanogeneze neboli syntéza melaninu je jedinečný a velmi komplexní metabolický proces, kontrolovaný řadou genů, hormonů a proteinů. Hlavními hormony jsou: MSH, ACTH a gonadotropní hormony.

Melanin je označení pro hnědý až černý pigment, který se vyskytuje v tělech rostlin, živočichů i prvků. Z chemického hlediska je odvozen z aminokyselin tyrosinu či tryptofanu, jež jsou oxidovány a zpolymerovány. Nejběžnější formou je hnědočerný polymer eumelanin. Další běžná forma je červenohnědý polymer feomelanin, který je zodpovědný u člověka za zrzavé vlasy a pihy. Oba mají mírně odlišnou chemickou strukturu (Mintz, B., 1971).

V současné době bylo identifikováno 150 genů, které v různé míře ovlivňují pigmentaci a působí přímo na zbarvení srsti. Každý z těchto lokusů je zodpovědný za jeden nebo více barevných znaků buď samostatně, nebo v kombinaci s jiným doplňkovým lokusem. Spousta identifikovaných genů je zodpovědná buď za produkci dvou pigmentů - feomelaninu a eumelaninu, anebo za jejich distribuci (Hubbard et al., 2010).

Fenotypy zbarvení srsti jsou stanoveny poměrem těchto dvou pigmentů (eumelaninu a feomelaninu). Jejich poměr je primárně ovlivněn agouti signálním proteinem (ASIP) a melanokortin 1 receptorem (MC1R), které určují podíl mezi dvěma typy melaninu. A proto klasické zbarvení se může měnit od černé barvy (dominuje eumelanin) až po červenou (dominuje feomelanin), a zahrnuje celé spektrum jiných barev, určených poměrem eumelaninu a feomelaninu, a taky modifikačními geny a z toho plynoucími rozmanitostmi fenotypu.

Genotyp se dlouho považoval za něco, co nemá žádný vliv na vnější projevy zbarvení. Ale nebylo to zcela správné z několika důvodů:

- 1) různé alely jednoho genu mohou způsobit jiné fenotypové projevy a budou zařazeny do různých fenotypových skupin
- 2) stejné fenotypy mohou být dosaženy kombinacemi alel různých genů.

Například, bílý fenotyp může být způsoben 4 různými geny. Proto můžeme posoudit, že genotypová klasifikace není zcela přesná z genetického a molekulárního hlediska.

Za účelem poskytnutí přesnější klasifikace byly geny seskupeny do kategorií vzhledem k jejich aktivitě během vývoje a buněčných procesů. Za použití této klasifikace teď můžeme geny rozdělit do následujících kategorií: a) vývoj melanocytů, b) melanogeneze, c) přenos pigmentů, d) přežití pigmentů v buňce (Cieslak, Michael, et al., 2011).

3.1.3.1 Vývoj melanocytů.

Mutace, které narušují vývoj melanocytů mezi indukci a diferenciací neurální lišty může vést ke vzniku bílé barvy kvůli absenci melanocytů, produkujících pigmenty pro kůži a srst (leucismus). Například EDNRB v kombinaci s EDN3 reguluje vývoj několika typů buněk neurální lišty. Mutace EDNRB genu vedou k hypopigmentaci, která je spojena s různými fyziologickými problémy jako například hluchota, Hirschprungova choroba aj. u myší, lidí a koní.

U koní vznik některých dinukleových mutací EDNRB genu u heterozygotů způsobuje tzv. frame-overo zbarvení, což je bílý stakatý fenotyp. V homozygotní sestavě jedinci mají růžovou kůži a úplně bílý fenotyp. Bohužel homozygotní sestava je pro koně letální, a během velmi krátké doby po narození hynou (Metallinos, Bowling & Rine 1998). U japonských křepelek (*Coturnix japonica*), mutace receptoru endotelinu typu B2 (EDNRB2) je spojena s barvou opeření jako u pandy.

Bílé zbarvení může být způsobeno taky mutacemi KIT. KIT hraje velmi důležitou roli v melanogenezi, v transportu a šíření melanoblastu. Pleotropní účinky, ovlivňující gametogenezi a krvetvorbu, byly pozorovány u myší (Besmer et al., 1993).

U koní je zatím popsáno 12 mutací, které způsobují leucistickou bílou nebo bílou strakatou barvu.

V poslední době byla objevena dodatečná, tzv. „de novo“ KIT mutace, která způsobuje bílou barvu srsti, která se ale nepřenáší na potomky. Navíc inverze chromozómů umístěných vedle KIT vede ke vniku tzv. tobiano strakatosti. Tento fenotyp, který je kombinací barevných a bílých chlupů u koní je pravděpodobně způsoben mutací v oblasti KIT.

U prasat byly taky popsány mutace alel KIT, způsobující vznik bílého pásu nebo celkového bílého zbarvení štetin.

Ještě jedním genem, jehož mutace může způsobovat bílé zbarvení, je MITF. MITF je klíčovým regulátorem pigmentace. Hraje nejdůležitější roli v diferenciaci melanocytů a regulaci projevu některých melanosomatických proteinů, a taky aktivuje schopnost melanocytů přežít. Mutace v MITF jsou zodpovědné za velké množství bílých strakatých a čistě bílých fenotypů. Některé z nich mají pleotropní efekt, jako například vrozené vady oka, nedostatečná pigmentace oka, hluchota, osteoparóza a jiné abnormality (Cieslak, Michael, et al., 2011).

3.1.3.2 Melanogeneze.

1) Syntéza pigmentů.

Důležitou skupinou úzce příbuzných genů, regulujících melanogenezi, je tyrosinazová skupina. Skládá se z genů TYR, TYRP1 a DCT. TYR je hlavním enzymem pro regulaci melanogeneze. Mutace tohoto genu vedou k absenci pigmentů na kůži nebo srsti - albinismu. Na rozdíl od leucismu, kde bílé zbarvení je způsobeno absencí melanocytů v buňkách kůže a chlupů, albinismus je způsoben narušením syntézy pigmentů. TYR-negativní albinismus byl popsán u spousty domestikovaných zvířat, jako například u koček, skotu, kuřat, fretek, norků, králíků a ovcí.

Ve srovnání s TYR, TYRP1 je důležitým enzymem při syntéze eumelaninu. Mutace tohoto genu vedou k neschopnosti předělat nahnědlý 5,6-dihydroxyindol na načernalý eumelanin. Následkem toho je vznik hnědého fenotypu u psů, skotu, ovcí, koček a křepelek.

Mutace třetího genu z této skupiny, DCT, jsou v současné době známy pouze u myší (Besmer et al., 1993).

2) Změna typu pigmentů.

Obecně, jak už jsem psala výše, standardní zbarvení srsti je definováno poměrem a distribucí eumelaninu a feomelaninu. Rozdíly v kvalitě a kvantitě obou melaninů způsobuje spoustu "přechodných" typů zbarvení, jako například černé zvíře se žlutou srstí nebo červené zvíře s černou srstí. Poslední studie naznačují, že syntéza pigmentů se skládá ze tří kroků, vedoucích ke smíšené melanogenezi (Ito and Wakamatsu, 2008).

Jedním z klíčových genů, regulujících tento proces, je MC1R, což je G-protein, který se primárně nachází na povrchu melanocytů. Prostřednictvím aktivace TYR, MC1R donutí melanocyty syntézovat převážně eumelanin, a je taky hlavně zodpovědný za typ produkovaného melaninu. Působení MC1R obecně je vyvoláno derivováním peptidů (např. α MSH, β MSH, ACTH) odvozených od propiomelanokortinu (POMC).

Mutace, způsobující ztrátu funkčnosti MC1R vedou k tomu, že začne převládat syntéza feomelaninu. A přesně tyto mutace jsou příčinou vzniku velkého počtu barevných odstínů u různých domestikovaných druhů, a také u zvířat divokých, jako například medvědů, myší, lišek, divokých koček, mamutů a některých ptáků (Cieslak, Michael, et al. 2011).

Nedávno bylo nalezeno několik mutací, zapříčiňujících vznik spousty fenotypů u některých druhů zvířat. U prasat je objeveno 7 mutací, způsobujících velké spektrum zbarvení od černé přes černě pruhovanou až po červenou. U skotu byly popsány následující tři alely: dominantní černá, divoká a červená. Kromě standardních pigmentačních typů můžou MC1R mutace také vést ke vzniku melanistické masky nebo grizzly zbarvení u psů. Zbarvení japonských křepelek u králíků je taky způsobeno mutací tohoto genu (Fontanesi et al., 2010).

Asi nejdůležitějším pomocníkem MC1R genů je gen ASIP. Oba mají vliv spíše na zvláštnosti v pigmentaci, způsobené mutací na jednom z nich. Oba můžou částečně ovlivňovat zbarvení srsti pomocí distribuce eumelaninu a feomelaninu do různých částí těla.

V současné době se předpokládá, že právě ASIP hraje nejdůležitější roli v blokaci MC1R, což způsobuje snížení hladiny eumelaninu a zvýšení hladiny feomelaninu.

Proto můžeme posoudit, že produkce obou melaninů je ovlivněna poměrem mezi α MSH a jeho antagonistou ASIP, působícími na MC1R.

Mutace, způsobující ztrátu funkčnosti ASIP byly zjištěny u některých domácích zvířat, jako například u koček, koní, ovcí, stříbrných lišek a japonských křepelek, stejně jako u zvířat divokých: některých hrabošovitých, u divokých koní a ovcí.

Dominantní ASIP alely jsou spojeny s jednotlivým aktivním proteinem a způsobují nažloutlou až načervenalou barvu srsti, zatímco homozygotní sestava prázdných alel způsobuje zbarvení tmavé. Fenotypový projev ASIP genu se může objevit na různých částech těla a v jinou dobu. Například rozdíly v dorzo-ventrální pigmentaci jsou regulovány odlišnými lokálními projevy, zatímco různé barevné skvrny ve vlasech nebo srsti jsou výsledkem časových projevů (Cieslak, Michael, et al. 2011).

3). Přenos pigmentů.

RAB27A, MYO5A a MLPH geny (které jsou známy kvůli jejich standardním mutacím, způsobující různé odstíny šedé barvy u myší) jsou součástí dobře prostudovaného motoru proteinového komplexu. Tento komplex odpovídá za transport melanosomu uvnitř melanocytů (Hume et al., 2007). Kvůli tomu, že RAB27A, MYO5A a MLPH geny jsou zapojeny do intracelulárního transportu pigmentů, začínají působit po syntéze melaninu, a proto ovlivňují oba jeho typy.

Mutace těchto genů může narušit organizaci esenciálních melanosomů na špičkách dendritu, čímž ovlivní transport melanosomů do okolních oblastí, jako například kůže, vlasy nebo srst. Výsledkem nepárového periferního rozmístění melanosomů uvnitř melanocytů je zředěné zbarvení, nedávno nalezené u psů (modrá, Isabella fawn), koček (různé varianty, jako např. Chatreux nebo Ruska modrá), slepic (lavender) a koní (lavender) (Schmutz, S. M., and T. G. Berryere., 2007).

4). Přežití kmenových buněk pigmentů.

Kromě vysoce pigmentovaných fenotypů (leucismus nebo poruchy syntézy pigmentů), bílé nebo skoro bílé zbarvení zvířat může být způsobeno šedivěním v důsledku stárnutí. Důležité však je, že šedá zvířata jsou charakterizována pigmentovanou kůží.

Obvykle se šedí jedinci narodí barevní, a v důsledku stárnutí se jejich fenotyp mění na bílo-šedý. Melanocyty, odpovídající za zbarvení srsti jsou znovu nabírány z kmenových buněk pro každý životní cyklus srsti.

Vadné samoudržovací a proliferační mechanismy kmenových buněk folikulů mohou nést zodpovědnost za šedivění neboli vybělování. Např. když alely snižují životaschopnost kmenových buněk pigmentů, velký počet rostoucích melanoplastů ve folikulech nestíhá dokončit svůj vývoj, což vede k nedostatku produkce pigmentů a postupnému šedivění.

Takovou mutaci nejlépe můžeme pozorovat u koní. Jedná se o progresivní vybělování, kdy se v genu STX17 vyskytuje duplikace asi 4600 bází a způsobuje částečnou ztrátu pigmentace, v důsledku čehož vzniká zbarvení „grey“ - vybělující bělouš. U žádného tmavě zbarveného koně tuto mutaci neobjevili. Usuzuje se proto, že duplikace pochází od společného předka všech bílých koní, kterého kvůli unikátnímu zbarvení lidé hojně využívali v chovu (Pielberg et al., 2008). Taky je progresivní šedivění popsáno u psů, ale mechanismy jeho vzniku nejsou zatím zcela jasné (Schmutz & Berryere, 2007).

3.1.4 Domestikace činčily obecné.

S domestikací činčily obecné (*Chinchilla laniger*) se začalo v Polsku před 90 lety, a za tuto dobu bylo odchováno více než 70 generací. A přestože tento proces zatím není zcela ukončen, stále můžeme pozorovat velké změny oproti dřívějším divokým formám zvířete. Značné změny proběhly v oblasti rozmnožování (vznik polygamie, zaniknutí sezónního rozmnožování, zvýšení početnosti vrhu), v rychlosti růstu mladých zvířat a dosahování větší tělesné hmotnosti, a taky vzniku velkého počtu barevných kombinací, které neexistovaly u divokých forem.

Divoké zbarvení činčil je charakterizováno modro-šedou srstí se stříbrnými odstíny různé intenzity a světlejší srstí na bocích. Břicho může být úplně dipigmentováno nebo mít na sobě jen bílou čáru. Podle intenzity pigmentace kůže se činčily dělí na světlé, střední a tmavé. Oči a oblast kolem nosu jsou vždycky tmavé.

V průběhu domestikace činčily bylo zaregistrováno 12 mutací, týkajících se zbarvení jejich srsti (9 recesivních a 3 dominantních), při kombinaci kterých bylo dosaženo vzniku 200 variací zbarvení. Liší se buď fenotypově anebo jen genotypově (Barabasz, 2001). Získání a šlechtění tak velkého počtu různě zbarvených zvířat se stalo možným jenom pomocí jejich klecového ustájení (Barabasz, 2001).



Obr. č. 6 – nejpopulárnější barevné fenotypy činčily.

Při chovu "barevných" činčil se doporučuje mít v populaci část plemenných činčil standardní kvalitní šedé barvy. Používají se ve zvláštních kříženích pro zpevnění konstituce barevných typů, vzniklých působením mutací, protože zvířata se standardní barvou obvykle mají konstituci lepší, než zvířata, jejichž barevný odstín vznikl relativně nedávno.

V průběhu domestikace se také objevilo několik letálních mutací, které vedou k úhynu zvířat. Jednou z nich je dominantní mutace (Blbl) – „Black velvet“ (černý manšestr). Její nositelé jsou životaschopní jen při heterozygotní sestavě, homozygoti odumírají ještě během embryonálního vývoje.

Podobný výsledek má ještě jedna, podobná mutace, týkající se zbarvení kůže: (Ww) – „Dominant white“, „Wilson white“ (dominantní bílá, Wilsnova bílá). Stejně jako u předchozí mutace, homozygotní formy hynou už v průběhu embryonálního vývoje.

3.1.5 Domestikace losa evropského.

Dalším potvrzením práce Belyaeva může sloužit domestikace losa evropského (*Alces alces L.*), probíhající na "Sumarokovské losí farmě" v Rusku. V důsledku provádějí se zootechnické práce vznikli "domácí" losi, kteří se od svých divokých předků lišili větším stupněm oddanosti člověku, formováním stád, větším tělesným rámcem, rychlejším dospíváním, zvýšenou produkcí, rychlostí růstu a vývinu a stabilní multiparitou.

Ale bohužel z různých důvodů chovatelé nevyužili poznatků pana profesora Belyaeva v oblasti domestikace zvířat, a zaměřili se na praktické využití produktů chovu losů. A právě proto to můžeme považovat za jeden z nejlepších důkazů toho, že proces domestikace se vždycky projevuje stejně, a nezáleží na druhu zvířat a způsobu chovu. Kdybychom začali tento proces rozebírat z pohledu studií Belyaeva, tak hned pochopíme, proč v průběhu chovu vznikala zvířata s atypickým zbarvením srsti.

První odpovědí na selekci losa evropského k domestikačním účelům se stala, stejně jako v důsledku domestikace lišek (Belyaev, 1951) a norků (Trapezov, 1997) ztráta homogenity zbarvení a vznik strakatosti, bílých skvrn na čele a tmavých skvrn na končetinách, a někdy i změn pigmentace kopyt (obr. č. 7).

Proces domestikace losa evropského ještě není dokončen, ale i přesto může sloužit jako jedno z potvrzení poznatků, týkajících se domestikace zvířat a změny jejich zbarvení v průběhu tohoto procesu.



Obr. č. 7 – vznik strakatosti, bílých skvrn na končetinách losa evropského (Knorre, 1961).

3.1.6 Změny zbarvení v důsledku domestikace a selekce psů.

Pes je první zvíře zkrocené a domestikované člověkem. Jeho zdomácnění začalo v době, kdy lidé ještě nevěděli o zemědělství a chovu zvířat, a všechny svoje potřeby zabezpečovali pomocí lovu.

Kostra pravěkých psů byla nalezena v Dánsku a Švýcarsku, a je stará přibližně tisíc let. Podobně nálezy, svědčící o domestikaci psů, byly zaregistrovány v Anglii, Íránu, a Severní Americe. V roce 1862 ve Švýcarsku byla nalezena kostra psa. Bylo to zvíře malého vzrůstu, připomínající jezevčíka. Podobné pozůstatky byly nalezeny v Německu, Belgii, Egyptě a v Rusku. Některé z nich byly i větších rozměrů (Sokolov, 2011).

V důsledku toho, že společnost se neustále vyvíjela, zvyšovaly se i požadavky, kladené na psy. A právě to donutilo člověka k tvoření nových, specializovaných plemen. Prováděla se striktní selekce psů na znaky pro člověka užitečné.

Ale využívalo se i jiných způsobů: například v starobylém Římě lidé nechávali své feny v lese, aby se pářily s divokými vlky. Tím se jejich potomci stávali méně náchylní na podmínky prostředí, vytrvalejší a hrubší.

V důsledku aktivních zásahů člověka a plemenářské práce, prováděné nezávisle po celém světě, vznikla spousta různorodých plemen, určených pro lov, hlídání různých objektů nebo zvířat, převážení těžkých věcí, k vojenským účelům atd.

Výsledky dlouhotrvající šlechtitelské práce můžeme pozorovat například na různých památkách po celém světě.

V Egyptských kresbách, pocházejících z roku 3200-2400 př. n. l. jsou nákresy různých plemen psů. Většina z nich je podobná chrtům. Na pozdějších památkách jsou nákresy psů, podobných loveckým psům a jezevčíkům. Na asyrských památkách jsou zobrazeni psi, kteří jsou velice podobní velkým mastifům. To všechno svědčí o tom, že různá plemena psů existovala už před několika tisíci lety, i když pravděpodobně jich nebylo takové množství.

Existuje hodně různých teorií o vzniku psů a jejich divokých předcích. V poslední době věda v této oblasti udělala velký krok vpřed. Pomocí současných poznatků, obzvláště genetiky, můžeme tvrdit, že psi pocházejí od jednoho divokého předka, podobného vlku. A z toho samého předka pocházejí i současní divocí vlci. Důkazem toho je stejný počet chromosomů u vlků i psů - 78, kdežto šakali, dříve považováni za jednoho z možných předků psů, mají počet chromosomů jiný.

V důsledku domestikace se u psů, stejně jako u ostatních zvířat, změnila barva srsti a stavba těla, postavení uší a ocasu. Stejně tak proběhly i změny v chování a fyziologických procesech, které probíhají v jejich organismu. Rozvinula se schopnost štěkat a kroutit ocasem. Psi získali taky i nové povahové vlastnosti - oddanost a věrnost člověku, poslušnost a schopnost k výcviku (Schmutz, 2007).

Proto se nedivíme, že dnes máme tolik různých plemen, jež vypadají úplně jinak. Rozdíly ve zbarvení psů, stejně jako ostatních zvířat, jsou už dlouho předmětem studií genetiky. V současné době se u většiny plemen podle standardu povoluje jenom několik barevných variant. U jiných plemen jsou povolené jen určité kresby. Některé barvy vedly až k vyřazení psů z plemenitby u některých ras, protože byly považovány buď za důkaz křížení s jiným plemenem, nebo za příznak toho, že toto zbarvení má za následek vznik nějakých škodlivých vedlejších účinků.

3.1.6.1 Gen MC1R

MC1R byl prvním geneticky prostudovaným genem u psů. Newton et al. (2000) vydali publikaci o mutaci ztráty funkčnosti, 914C>T, která způsobila čistě červené zbarvení u psů. Tato mutace, v důsledku které se arginin předčasně zamění na stop kodon (R306tér), je přítomna u velkého množství současných plemen. (Schmutz et al. 2002). Tato alela byla pojmenována "e", a alela u divokých typu "E".

Třetí alela Em je způsobena jednoduchou nuklotidovou substitucí (799A>G), což vede k zařazení jiné aminokyseliny do vznikajícího proteinu. (Schmutz et al. 2003a). Vznikající maska, způsobená jednou replikací této alely, je zřejmá jenom u psů světle zbarvených.

Psi, kteří mají černé, hnědé nebo modré zbarvení, nemají masku, která by u nich byla rozpoznatelná. I když u některých psů se v důsledku šedivění jejich maska stává patrná. Podobně psi, kteří mají bílé čumáky, a neprodukují v této oblasti melanin nemůžou tuto masku mít, i když mají pro to příslušnou alelu.

3.1.6.2 Gen TYRP1

TYRP1 je genem způsobující hnědé zbarvení psů (Schmutz et al. 2002). Byly popsány tři nové alely uvnitř tohoto genu.

Vzájemná kombinace jakýchkoliv dvou z těchto tří alel způsobí hnědé zbarvení srsti. První varianta obsahuje předčasný stop kodon v exonu 5(Q331tér). Druhá varianta má vymazán zbytek v exonu 5(345delP). Třetí varianta je výměna bázi na exonu 2, v důsledku čehož se serin přeměňuje na cystin (S41C) (Schmutz et al. 2002).

Všechny tři alely byly detekovány u některých z 28 plemen s potřebným fenotypem. Někteří psi, kteří mají hnědé zbarvení, ale nemají přítomnu ani jednu ze tří známých alel.

Je možné, že existují i další alely, schopné vyvolat hnědé zbarvení. Tyto alely dosud nebyly detekovány, ale pravděpodobně budou i zcela vzácné. U myši existují také tři alely, které vyvolávají hnědé zbarvení. Každá z nich způsobuje jiný odstín (Schmutz et al. 2002).

TYRP1 a MC1R alely na sebe vzájemně působí (Schmutz et al. 2002). Pes, který je recesivní pro gen MC1R, bude mít béžové, žluté nebo zrzavé zbarvení, ale jeho kůže kolem nosu, očí a na poduškách bude v důsledku karotenizovaného epidermisu buď černá nebo hnědá, a nebo něco v rozmezí mezi těmito odstíny, v závislosti na mutaci TYRP1. Podobně fungující mechanismy dvougenové interakce způsobují jinou barvu kůže a srsti. Zatím však nejsou zcela objasněné, i když geny a mutace, které je způsobují, již byly identifikovány. Nejspíš je to způsobeno tím, že recesivní homozygotní sestava ovlivňuje melanocyty v kůži jinak, než ty, co se nacházejí ve vlasových folikulech.

Všichni psi, kteří mají černé, hnědé nebo šedé zbarvení srsti, ať jsou strakatí nebo ne, mají v sobě alespoň jednu dominantní MC1R alelu (Newton et al., 2000).

3.1.6.3 Gen ASIP

Gen ASIP taky má několik alel, které můžou ovlivňovat zbarvení srsti psů. Jsou to čtyři alely, dominantně uspořádané takto: $a^y > a^w > a^t > a$. Alela pro divoký typ zbarvení (a^w) způsobuje vznik střídání skupin eumelaninu a feomelaninu po celé délce chlupu. Takové chlupy se většinou nacházejí na dorzální části trupu. Pořadí těchto ASIP alel u psů je úplně stejné, jako u divokých vlků (Berryere et al. 2002), stejně jako i pořadí aminokyselin u kojotů (Schmutz et al. 2007).

Stejně jako u koní (Pielberg et al. 2008), jsou u psů i recesivní alely, způsobující černé zbarvení. Tahle R96C alela se většinou, ale ne vždy vyskytuje u pasteveckých psů. Tohle je jediná příčina vzniku černého zbarvení u německých a skotských ovčáků (Berryere et al. 2002), ale objevuje se taky u siperek, groenendaelu a půli.

Ty samé alely byly taky nalezeny u plemen jako samojed a americký eskymácký pes, kteří jsou úplně bílí. Výskyt této alely u samojedů byl docela matoucí, ale po studování historie vzniku a vývoje tohoto plemene se zjistilo, že se samojedi byli dřív využíváni jako pastevečtí psi pro jeleny. Později byli využíváni už jen jako tažní psi. Nález této alely u amerických eskymáckých psů může znamenat, že jejich předci byli právě samojedi. Ale někteří šlechtitelé tohoto plemene na to mají jiný názor.

Jedna z nejčastějších alel, ovlivňujících zbarvení psů, je alela a^y , zděděná jako dominantní alela v této sérii. V důsledku mutace dochází v přítomnosti této alely aminokyselin - A82S a R83H (Berryere et al. 2002). Toto zbarvení se u většiny plemen nazývá světle hnědé, u některých ale tomu říkají sobolí. Přítomnost této alely byla prokázána u 22 různých plemen.

Čtvrtá alela, známá jako a^t je pravděpodobně typická pro psy, kteří mají zbarvení pálené (angl. Black and tan). Toto zbarvení je způsobeno kombinací obou pigmentu – eumelaninu a feomelaninu. Nebyly nalezeny žádné rozdíly v kódování mezi psy s tímto fenotypem a psy s fenotypem divokého zbarvení, které nese alela a^t . Což znamená, že se tato alela má pravděpodobně lišit od ostatních umístěním jedné z oblastí promotoru.

3.1.6.4 Gen BEFB103A

Pro pojmenování lokusu, způsobujícího dominantní černé zbarvení bylo zvoleno písmeno K. Předpokládá se, že existuje nějaká alela "A" v lokusu ASIP, způsobující stejnoměrnost zbarvení, ale ukázalo se, že tato alela pravděpodobně u psů není přítomna.

U převládající většiny plemen se zjistilo, že pro dosažení rovnoměrného eumelaninového zbarvení (černého, hnědého nebo šedého) je potřebná alespoň jedna E nebo E^m alela v lokusu MC1R, a alespoň jedna dominantní alela v lokusu K.

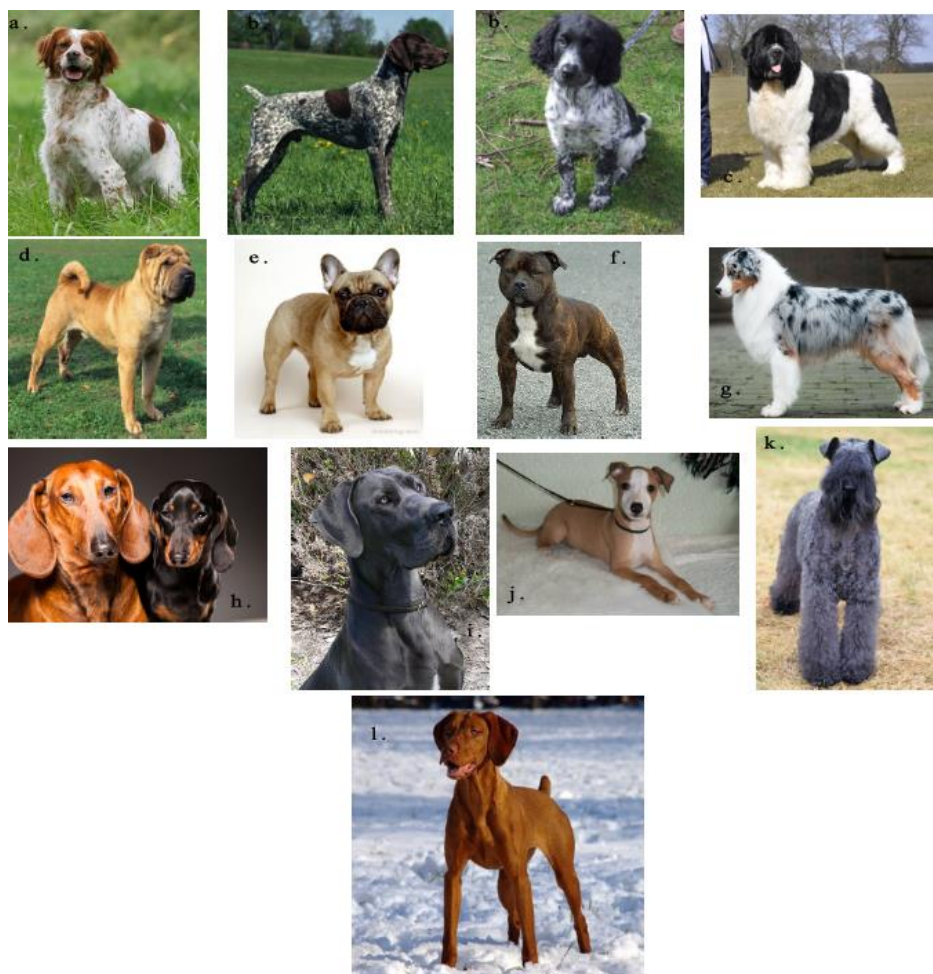
Studie tohoto genu byly prováděny Gregem Barshem a jeho kolektivem (Newton et al. 2000).

Gen K je beta-defensin 103, který je lokalizován na 16. chromozomu a má vztah k pigmentaci. Tento gen K nebyl nikdy předtím popsán jako gen, který má nějaký vliv na vyvolávání změn zbarvení, a mechanismy jeho působení proto nebyly předmětem zájmu.

V tomto lokusu jsou ještě přítomny dvě další alely. Jedna kopie alely k^{br} v přítomnosti alely k^y je dostačující, aby zapříčinila u psů projev fenotypu známým jako žihání (brindle) (Schmutz, 2007).

Žihání u psů představuje střídající pruhy pheomelaninu a eumelaninu různých odstínů. U některých psů je taková převaha eumelaninu, že se pes jeví jako černý, zatímco u jiných jedinců jsou eumelaninové pruhy velmi úzké.

Skvrnitost se projevuje po celém těle u psů s alelou a^y , ale jen na břišní straně u psů s genotypem a^t/a^t (Berryere et al.2002). Psi s genotypem k^y/k^y mají světlejší barvu, vlčí a sobolí zbarvení nebo eumelanin-a-světle hnědé zbarvení závisující na genotypu lokusu ASIP. DNA testováním je úspěšně předpovídána pigmentace eumelaninu vs. pheomelaninu, u některých plemen, jako Labrador Retriever, s použitím jen genotypování lokusu MC1R. Důvodem je, že genotyp K^b/K^b je fixován v rámci plemene a genotyp e/e je epistatický k alelám K^b a k^{br} . Ale u ostatních plemen, jako Great Danes, pigmentace eumelanin vs. pheomelanin je kontrolován $K^b/-$ vs. k^y/k^y , a jeví se, že tento genotyp a^y/a^y je fixován v rámci plemene při přítomnosti E nebo E^m .



Obr. 8: Fotografie a vybrané genotypy různých plemen psů, které zobrazují varianty zbarvení srsti a interakcí genů (Dostupné z < <http://hobby.idnes.cz/atlas-psu.aspx>>).

(a) světle hnědý French Brittany k^y/k^y , E/E , b/b , a^y/a^y ; (b) (vlevo) hnědý German Shorthaired Pointer K^B/K^B , E/E , b/b a (vpravo) černý Large Munsterlander K^B/K^B , E/E , B/b ; (c) Landseer Newfoundland K^B/K^B , E/E , B/B , s/s ; (d) světle maskovaný Chinese Shar-Pei k^y/k^y , E^M/E , B/B , a^y/a^y ; (e) světlý French Bulldog k^{br}/k^y , e/e , B/B , a^y/a^y ; (f) skvrnitý Staffordshire Bull Terrier k^{br}/k^y , E/E , B/B , a^y/a^y ; (g) merle Australian Shepherd k^y/k^y , E/E , B/B , a^y/a^y , M/m ; (h) (vlevo) jasně červený Miniature Dachshund k^y/k^y , e/e , B/B a (vpravo) černý – světle hnědý Miniature Dachshund k^y/k^y , $E/-$, B/B , a^y/a^y ; (i) modrý Great Dane $K^B/-$, E/E , B/B , a^y/a^y , d/d ; (j) zředěně světlý Italian Greyhound k^y/k^y , E^M/E , B/B , a^y/a^y , d/d ; (k) mladý Kerry Blue Terrier K^B/K^B , E^M/E , B/B , D/D , G/G ; (l) zlatý maďarský ohař - Viszla K^B/K^B , e/e , b/b .

Tabulka 1: Geny a lokusy, které jsou zahrnuty do pigmentace u psů (Schmutz, 2007).

A(aguti) = agouti signalling protein(ASIP) CFA24	
a ^y	plavá/sobolí (krémová k žluté a červené s tmavšími konečky chlupů) (celobarevné černé chlupy promíchány mezi načervenalými chlupy u některých plemen)
a ^w	Zbarvení vlka-sobola – divoký typ barvy (mnoho pruhovaných chlupů – černá načervenalá-černá)
a ^t	Černá-a-světle hnědá nebo hnědá-a-světle hnědá
a	Recesivní blaft
B(hnědá) = tyrosinase related protein 1(TYRP1) CFA11	
B	Černý eumelanin
b(b ^s , b ^d , b ^c)	Hnědý eumelanin
E (extension) = melanocortin receptor 1(MC1R) CFA5	
E ^m	Melanistická překrytí
E	Eumelanin (černá, hnědá, modrá) může být tvořen
e	Pouze feomelanin (červená, žlutá, krémová) je tvořen
K(z ‘dominantní černé - black’) = (CBD103) CFA16	
K ^B	Černá, hnědá nebo modrá (pouze pigmentace eumelanin)
K ^{br}	Strakatost (Bridle) (na určitých oblastech těla, které by mohly jinak být pigmentovány phaeomelaninem)
K ^y	Exprese alel aguti, že se může exprimovat phaeomelanin

4. Závěr.

Je pozoruhodné, jak velké fyziologické, anatomické a psychologické změny proběhly u všech domestikovaných druhů zvířat. Vznik takové rozmanitosti barevného rázu zvířat je výsledkem jak jejich evolučních změn, v průběhu kterých postupně ztrácela potřebu schovávat se nebo lovit, tak i záměrného šlechtění člověkem pro získání barevných variant s lepšími vizuálními a užitkovými vlastnostmi.

Soužití s člověkem mělo za následek nejen ztrátu divokosti zvířete, ale také schopnosti adaptovat se na přirozené prostředí, totiž přežívat samostatně bez pomoci člověka. Spojením s člověkem zvíře získalo pohodlnější život, bylo méně vystaveno vlivům prostředí, neohrožovali je predátoři, a zároveň se nepotřebovalo sdružovat do větších skupin, protože člověk nahradil to, co zvíře muselo na počátku evolučního řetězce těžce dobývat. Tím ale u zvířat postupně zakrněly nebo zcela zmizely některé původní vlastnosti a schopnosti: například zbarvení, tvar a velikost těla, postavení uší a ocasu, počet prstů, zubů atd.

Avšak tyto změny nebyly vyvolány pouze náhodnou evolucí. Vznik takového množství barevných variant domestikovaných zvířat je rovněž způsoben i záměrným zásahem člověka, který chtěl zvířata přeměnit podle svých potřeb a přání. Pomocí šlechtění chtěli lidé zvířata maximálně přizpůsobit, aby je mohli využívat jako pracovní sílu místo sebe. Dále se tu promítla i touha člověka chovat zvířata jako domácí mazlíčky. Jistý vliv tu sehrála i touha člověka po prestiži v lidském společenství. To člověka vedlo k tomu, aby zvířata šlechtil v jejich fenotypové rozmanitosti.

Ale ať je příčina jakákoliv, důsledek tohoto procesu zdomácnění je jedním z nejdůležitějších biologických úspěchů lidské populace.

5. Seznam literatury.

1. Barabaš, B. "Domestikace činčily (*Chinchilla laniger*)." *Vestník VOGiS* 11.1 (2007): 115-121. (V ruštině.)
2. Beliaev, D. K., et al. "Polymorphism and mosaicism for additional chromosomes in silver foxes." *Genetika* (1974).
3. Besmer, P., Manova, K., et al. "The expression pattern of the c-kit ligand in gonads of mice supports a role for the c-kit receptor in oocyte growth and in proliferation of spermatogonia." *Developmental biology* 157.1 (1993): 85-99.
4. Cieslak, Michael, et al. "Colours of domestication." *Biological Reviews* 86.4 (2011): 885-899.
5. Drake, Abby Grace, Coquerelle, Michael et al. " 3D morphometric analysis of fossil canid skulls contradicts the suggested domestication of dogs during the late Paleolithic " *Scientific Reports* (2015).
6. Fontanesi, Luca, Emilio Scotti, and Vincenzo Russo. "Analysis of SNPs in the KIT gene of cattle with different coat colour patterns and perspectives to use these markers for breed traceability and authentication of beef and dairy products." *Italian Journal of Animal Science* 9.2 (2010): 42.
7. Hubbard, Phil, and Rob Kitchin, eds. *Key thinkers on space and place*. Sage, 2010.
8. Hume, A.N., Ushakov, D. S., Tarafder, A. K., Ferenczi, M. A. & Seabra, M. C. (2007). Rab27a and MyoVa are the primary Mlph interactors regulating melanosome transport in melanocytes. *Journal of Cell Science* **120**, 3111–3122.
9. Ito, Shosuke, and Kazumasa Wakamatsu. "Chemistry of mixed melanogenesis—pivotal roles of dopaquinone." *Photochemistry and photobiology* 84.3 (2008): 582-592.
10. Kijas, J.M., et al. "Genetic diversity present within the near-complete mtDNA genome of 17 breeds of indigenous Chinese pigs." *Journal of Heredity* 94.5 (2003): 381-385.
11. Knorre, E. P. "Vysledky a perspektivy domestikace losa. " *Prace z Pečoro-Ilyčské státní přírodní rezervace, Syktyvkar* 9 (1961): 5-113. (V ruštině.)
12. Metallinos, D. L., A. T. Bowling, and J. Rine. "A missense mutation in the endothelin-B receptor gene is associated with Lethal White Foal Syndrome: an equine version of Hirschsprung disease." *Mammalian Genome* 9.6 (1998): 426-431.
13. Mintz, B. (1971). "Clonal basis of mammalian differentiation". *Symposia of the Society for Experimental Biology* 25: 345–370.
14. Newton, J.M., Wilkie, A. L., He, L., Jordan, S. A., Metallinos, D. L., Holmes, N. G., Jackson, I. J. & Barsh, G. S. (2000). *Melanocortin 1 receptor* variation in the domestic dog. *Mammalian Genome* **11**, 24–30.

15. Pielberg, G. R., et al. "A cis-acting regulatory mutation causes premature hair graying and susceptibility to melanoma in the horse." *Nature genetics* 40.8 (2008): 1004-1009.
16. Pralesova, L. A., and Trapezov, O. V. "Vliv genů, řídících zbarvení srsti, na morfologii pigmentace srsti norka (*Mustela vison* Schr. L.)." *Genetika* 43.7 (2007): 982-986. (V ruštině.)
17. Schmutz, S.M., Berryere, T.G. & Goldfinch, A. D. (2002). *TYRP1* and *MC1R* genotypes and their effects on coat color in dogs, *Mammalian Genome* **13**, 380–387.
18. Schmutz, S.M., Berryere, T.G., Ellinwood, N.M., Kerns, J. A. & Barsh, G. S. (2003). *MC1R* studies in dogs with melanistic mask or Brindle patterns. *Journal of Heredity* **94**, 69–73.
19. Schmutz, S. M., and T. G. Berryere. "Genes affecting coat colour and pattern in domestic dogs: a review." *Animal genetics* 38.6 (2007): 539-549.
20. Sokolov, N. V., and Sokolov A. N. " Co je vlastně domestikace a." *Vestník Kostromské státní vysoké školy jm. N. A. Nekrasova* 17.3 (2011). (V ruštině.)
21. Trapezov, O. V. "Homologní řády proměnlivosti zbarvení srstí u norka amerického (*Mustela vison* Schreber, 1777) během procesu domestikace." *Vestník VOGiS* 11.3/4 (2007). (V ruštině.)
22. Trapezov, O.V. "Domestikace jako nejčasnější úspěch lidstva." *Vavilov. časopis genetiky a selekce* 17.4/2 (2013). (V ruštině.)

Internetové zdroje:

23. Drake, A. G. Vědci změnili názor ohledně domestikace psů [online]. 9. 2. 2015. Dostupné z <<http://www.vesti.ru/doc.html?id=2340678>>.

