

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra obecné zootechniky a etologie



Nové poznatky fylogenie koně

Bakalářská práce

Autor práce: Kristína Kardošová

Vedoucí práce: doc. Ing. Mgr. Ivan Majzlík, CSc.

© 2015 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Nové poznatky fylogenie koně" 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 autorka uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušila autorská práva třetích osob.

V Praze dne _____

Poděkování

Ďakujem vedúcemu práce doc. Ing. Mgr. Ivanovi Majzlíkovi, CSc. hlavne za jeho ochotu, trpezlivosť, rady a spoluprácu.

Nové poznatky fylogenie koně

Souhrn

Tato práce se zabývá fylogenetickým vývojem koně od jeho vzniku až po současnost. Popisuje fosilie koní, procesy jejich vzniku a zachování. Představuje nejznámější paleontologické lokality, kde byly nalezeny fosilní kosti nebo fragmenty. Vysvětluje metody jejich zkoumání, jako je určování věku radiokarbonovým datováním nebo elektronovou spinovou rezonancí a analýzou starobylé DNA.

Čeď koňovitých je taxonomicky klasifikována podle jejich vývojové řady. Vztahy mezi taxony jsou znázorněny i v diagramech – fylogenetické stromy nebo kladogramy, které jsou sestaveny podle morfologických a molekulárních údajů.

Zmiňuje také řád lichopytníků, jejich vývoj, radiaci i nové taxonomické členění.

Hlavní část práce se věnuje fylogenii equidae. Popisuje morfologické změny v důsledku adaptačních specializací, které zahrnují hlavně končetiny (prodloužení jejich částí a redukce prstů), chrup (zvyšování korunek, molarizace premolárů, postupné pokrytí cementem) a lebku (prodloužení a zvětšování mozku). Jsou popsány jednotlivé rody a několik významných druhů od rodu *Hyracotherium* po *Equus*, jejich morfologie a způsob života. Předchozí studie fosilních koní, metodami srovnávací anatomie, jsou konfrontovány s novými analýzami molekulární biologie. Výsledky přináší nový pohled na taxonomii a fylogenii koně.

Další část se zabývá plemennými skupinami koně domácího. Charakterizuje koně západního, severského, tarpána a kertaka. Zjišťuje taxonomické zařazení koně Převalského, vzhledem k tomu, že dodnes se vedou spory o jeho vývojový vztah s koněm domácím. Zdůrazňuje důležitost reintrodukci koní Převalského, posledního divokého koně, do mongolských stepí, místa jeho původního rozšíření.

Poslední část obsahuje teorii domestikace koně. Popisuje naleziště lidských obydlí, kde archeologické artefakty a koňské kosti naznačují chov zvířat.

Klíčová slova: koně, čeď koňovitých, fylogenie, fosilie, kosti, DNA, analýza, hypotéza

New findings in horse phylogeny

Summary

This thesis deals phylogenetic development of the horse since its origin until the present. Describes fossil horses, formation processes and conservation. Shows the most famous paleontological localities, where they were found fossil bones or fragments. Explains methods of investigation, such as determining the age of radiocarbon dating or electron spin resonance and analysis ancient DNA.

Family equidae is taxonomically classified based on their evolutionary series. Relations between taxa are also shown in the diagrams - phylogenetic trees or cladogram, which are structured according to morphological and molecular data.

It also mentions order Perissodactyla, their evolution, radiation and new taxonomic classification.

The main part is devoted to phylogeny equidae. It describes morphological changes due to adaptive specializations, including mainly limbs (extension their parts and reduction fingers), dentition (increasing crowns, molarization of premolars, gradual coverage cement) and skull (extension and enlargement of the brain). It describes individual genera and several important species from the genus *Hyracotherium* after *Equus*, their morphology and way of life. Previous studies of fossil horses, methods of comparative anatomy, are confronted with new molecular biology analysis. The results bring a new perspective on the taxonomy and phylogeny of the horse.

Next part is devoted breeding groups of domestic horse. Characterized *Equus robustus*, *Equus gracilis*, *Equus gmelini* and *Equus przewalskii*. Detects the taxonomic status of the Przewalski horse, relative to fact that today there are disputes about its evolutionary relationship with the domestic horse. Highlights the importance of reintroduction of Przewalski horses, the last wild horse, in the Mongolian steppes, the place of his original expansion.

The last part includes the theory of horse domestication. Describes the site of human habitation, where archaeological artifacts and horse bones indicate keeping animals.

Keywords: horses, family equidae, phylogeny, fossils, bones, DNA, analysis, hypothesis

Obsah

1	Úvod	8
2	Cíl práce	10
3	Literární rešerše	11
3.1	Fosilie koní	11
3.2	Metody zkoumání	17
3.2.1	Určení věku	17
3.2.2	Starobylá DNA	18
3.3	Fylogenetické stromy	20
3.4	Lichokopytníci (Perissodactyla)	21
3.4.1	Radiace lichokopytníků	21
3.4.2	Taxonomie	22
3.4.3	Ceratomorpha	24
3.4.4	Hippomorpha	24
3.4.5	Archaičtí koňovití lichokopytníci	24
3.5	FYLOGENIE KONĚ	26
3.6	Taxonomie	29
3.7	<i>Hyracotherium</i>	31
3.7.1	Palaeotheriidae	33
3.7.2	Fylogenetická pozice <i>Hyracotheria</i>	33
3.8	<i>Xenicohippus</i>	35
3.9	<i>Orohippus</i>	35
3.10	<i>Eurohippus</i>	37
3.11	<i>Epihippus</i>	37
3.12	<i>Haplohippus</i>	37
3.13	<i>Mesohippus</i> a <i>Miohippus</i>	38
3.14	<i>Parahippus</i>	39
3.15	<i>Archaeohippus</i>	40
3.16	<i>Anchitherium</i>	41
3.17	<i>Hypohippus</i> a <i>Megahippus</i>	43
3.18	<i>Sinohippus</i>	44
3.19	<i>Merychippus</i>	45
3.20	<i>Protohippus</i>	46

3.21	<i>Pliohippus</i>	46
3.22	<i>Calippus</i>	47
3.23	<i>Cormohipparion</i>	47
3.24	<i>Hipparion</i>	48
3.25	<i>Pseudhipparion</i>	49
3.26	<i>Neohipparion</i>	49
3.27	<i>Nannippus</i>	50
3.28	<i>Dinohippus</i>	50
3.29	<i>Astrohippus</i>	50
3.30	<i>Plesippus</i>	50
3.31	<i>Hippidion</i> a <i>Onohippidium</i>	51
3.32	<i>Equus</i>	52
3.32.1	<i>Equus caballus</i>	59
3.33	Koně a člověk.....	62
3.34	PLEMENNÉ SKUPINY KONĚ DOMÁCÍHO	64
3.34.1	Kůň západní (<i>Equus robustus</i>).....	67
3.34.2	Kůň severský (<i>Equus gracilis</i>).....	68
3.34.3	Tarpan (<i>Equus ferus</i>).....	70
3.34.4	Kertak (<i>Equus przewalskii</i>)	75
3.34.4.1	Reintrodukce koní Převalského	77
3.34.4.2	Kůň Převalského na fylogenetickém stromu.....	85
3.35	DOMESTIKACE	87
4	Závěr.....	94
5	Seznam literatury.....	96
6	Přílohy	112

1 Úvod

Kůň má mezi zvířaty, a to nejen domácími, výjimečné postavení. Jeho fylogenetický vývoj je doložen snad nejbohatším fosilním záznamem. Dnes je známo víc jak 350 druhů fosilních koní a ještě stále se nalézají nové. Kůň proto bývá často v literatuře uveden jako klasický příklad evoluce savců. Fosilie koní nám ukazují celou vývojovou řadu. Díky početné fosilní dokumentaci můžeme pozorovat i ty nejmenší morfologické změny.

Vykopávky fosilních zvířat začaly ve viktoriánském období, kdy rovněž nastal rozvoj přírodních věd. Významné objevy tehdy uskutečnil Darwin (1839) na cestě lodí Beagle. Získal kolekci různých živočichů a důkazy, které nasvědčovaly tomu, že žijící druhy zvířat se vyvinuly ze společných předků. Na jejich podkladě Darwin (1859) vydal zásadní spis, i pro dnešní biologii, O původu druhů. Zoologové začali zvířata studovat metodami srovnávací anatomie. Podle morfologických znaků, jako např. struktura chrupu, stavba lebky a končetin, je začali třídit do skupin.

V současnosti poskytuje nové poznatky hlavně molekulární biologie. Genetické údaje podávají přesnější informace než morfologické znaky. Proto mnohdy ukazují jiné výsledky než předchozí studie. Vzniká tak nový pohled na fylogenetický vývoj i taxonomické vztahy.

Historie koní je velmi dlouhá a zajímavá. Jejich vývoj začal v období třetihor a trvá přibližně 55 milionů let. Tehdy začaly vznikat různé druhy kopytníků, které se dále vyvíjely a rozšiřovaly, mezi nimi se objevili první koně. Jejich vzhled i způsob života byl od těch dnešních poněkud odlišný.

Úspěšné jsou ty druhy, které se nejlépe dokážou přizpůsobit podmínkám, v kterých žijí. Kone se v průběhu dlouhé doby museli adaptovat na různé přírodní podmínky a změny prostředí.

Kůň, jak ho známe dnes je tady téměř 4 miliony let. Pozorovat koně v přírodě začal už pravěký člověk v době ledové. Pak je lidi začali lovit a koně se stali zdrojem jejich obživy. Tyto divoké koně byli předky dnešních plemen. Později stali centrem zájmu mnohých badatelů a přírodovědců, kteří je zkoumali.

V současnosti existuje přes 170 plemen koní a poníků. Malé pony falabella, ušlechtilí arabi, mohutné shirské koně... Jsou hodně rozdílné, morfologicky i vlastnostmi (Vilà et al., 2006).

Geny předků koní zůstaly konzervované a mohou se ještě občas manifestovat i v současnosti (Benton and Harper, 2009). Už Darwin (1859) si všiml, že některé domácí plemena koní a pony mají různé variace tmavých proužků na nohách a ramenech. Tyto morfologické znaky považoval za důkaz dědičnosti koňovitých. Uvažoval, že by to mohli být potomci některých divokých koní, které vyhynuli.

Konzervované geny se projevují jako některé vývojové abnormality – fylogenetické atavismy. Někdy se může stát, že se hříbě narodí s více prsty na končetinách, jako měli původně koně (Benton and Harper, 2009).

Domácí koně představují genetický paradox. Ze všech druhů domácích zvířat mají největší počet mateřských linií (mtDNA), jenže jejich otcovské linie na Y chromozomu jsou značně homogenní (Cieslak et al., 2010).

Kdy a kde byli poprvé koně domestikováni? Kdy a kde byl poprvé kůň obsednutý? A jak rozlišit divoké plemena od těch zdomácněných? Na tyto základní otázky se dosud neshodli v odpovědi archeologové, historici, ani hipologové (Olsen, 2003).

Ještě donedávna obývali naše území původní divoké koně. Všechny už ale vyhynuly a dnes existuje jenom jediný, kůň Převalského. Během minulých let v přírodě vyhynul a zůstal jenom v chovech. V současnosti je snaha vrátit koně Převalského do jejich původních míst rozšíření. Koně z evropských chovů se vrací do asijských stepí. Tam dnes žijí v chráněných oblastech. Obyvatelé Mongolska je považují za posvátné zvíře. Současné technologie umožňují sledovat koně satelitními přístroji. Tyto postupy vedou k důležitému záměru – aby poslední divoké koně mohli zase žít na našem kontinentu.

2 Cíl práce

Cílem této práce je zpracovat přehled dosavadních poznatků o původu a fylogonii koně s ohledem na recentní informace literatury.

Dále uvést a rozpracovat znalosti o evoluci koňovitých s ohledem na současné poznatky molekulární biologie ve spojitosti s archeologickými nálezy.

3 Literární rešerše

3.1 Fosilie koní

Fosilie nebo zkameněliny jsou pozůstatky a otisky těl vyhynulých živočichů, případně jejich stopy, zachované z minulých geologických dob. Za zkamenělinu se považuje organizmus s typickou morfologickou stavbou těla, který byl pohřben v sedimentu a fosilizován přirozenou cestou (Špinar, 1986). Jejich věk by měl být minimálně 12 000 let (Košťák, 2004).

Pravé fosilie jsou spíš vzácností. Vznikají jako nepřeměněné nebo jen velmi málo přeměněné zbytky těl nebo jejich částí (kosti, zuby). Patří sem též známky činnosti zvířat, které dokazují jejich existenci a vypovídají o způsobu života. Nejrozšířenějšími jsou zkameněliny v širším slova smyslu, u kterých došlo k ztrátě celého původního těla, a v hornině se zachoval jenom jeho otisk. Kostra bývá většinou rozpuštěna a nahrazena fosilizačními minerály (kalcit, pyrit, aragonit), nicméně její původní vzhled ostává zachován (Prokop, 1989). Tyto minerály postupně vytvoří tzv. výlitek. V případě, že vnitřní dutinu vyplní i měkký sediment, ztvrdnutím výplně vzniká kamenné jádro, na které se otiskne vnitřní povrch těla (Ivanov a kol., 2001).

Proces fosilizace vyžaduje řadu příznivých podmínek. Organismus musí uhynout ve vhodném prostředí a rozkladné procesy musí probíhat velmi pomalu (Košťák, 2004). Odumřelé tělo je potřeba brzy zakrýt sedimentem, který je chrání před rozložením, vlivy atmosféry a hydrosféry a zabrání mechanickému poškození. Odolnost mrtvého živočicha závisí od jeho proporcí, nejvíce rezistentní jsou pevné masívní kosti. Ochranná vrstva se tvoří lépe ve vodním prostředí, než na souši. Na souši jsou zvláště příznivé vulkanické oblasti. Velmi důležitá je petrografická charakteristika hornin. Jemnozrnné sedimenty dokonale pokryjí ostatky a nepropouští vodu. Chemické složení prostředí musí být v souladu s chemismem organického zbytku. Pokud má vápnitou strukturu, jsou pro něj příznivé podmínky vápnité sedimentace a v bahně obsahujícím sirovodík nebo v kyselých vodách se bude rozpouštět (Špinar, 1986; Prokop, 1989). Značný význam má klima, klimatická pásma, mikroklima, srážky, reliéf nebo hloubka moře (Košťák, 2004). Dalšími faktory jsou tlak (hmotnost nadložních usazenin) a vhodné minerální roztoky cirkulující v horninách, které postupně nahrazují prvotní tkáň. Mohou je produkovat i těla organismů při svém rozkladu. Nejvhodnější a rovněž nejobvyklejší jsou vodné roztoky uhličitanu vápenatého a kyseliny křemičité (Prokop, 1989). Mrtvý organizmus ve vrstvách zemské kůry podléhá změnám

způsobenými rozkládáním uhlíkatých látek a vlivem okolí. Vnitřní přeměny způsobují rozklad měkkých tkání tlením nebo hnitím. Degradací organické hmoty a činností saprofytů vznikají enzymy, které fungují jako katalyzátory. Tlení je aerobní děj, jehož výsledkem je úplný rozklad organických látek na jednoduché sloučeniny prvků. Vzniká oxid uhličitý, dusík a jeho oxidy, oxid siřičitý, fosfátové ionty. Hnití je děj anaerobní, jehož podstatou je enzymatická redukce organického zbytku. Převládá pod mohutnou vrstvou zeminy, kde je zamezen přístup kyslíku. Hnilobným procesům zabraňují především vyšší koncentrace solí, rychlé vysychání, nadměrný obsah huminových kyselin v rašelině, antibiotika. Oba děje urychluje vyšší teplota a vlhkost (Špinar, 1986). Dále je ovlivňuje pH půdy, ideální podmínky mikrobiální respirace tvoří neutrální pH, proto fosilie přetrvávají v rašelině nebo v lignitu a na těchto místech se mohou konzervovat i měkké tkáně (Benton and Harper, 2009).

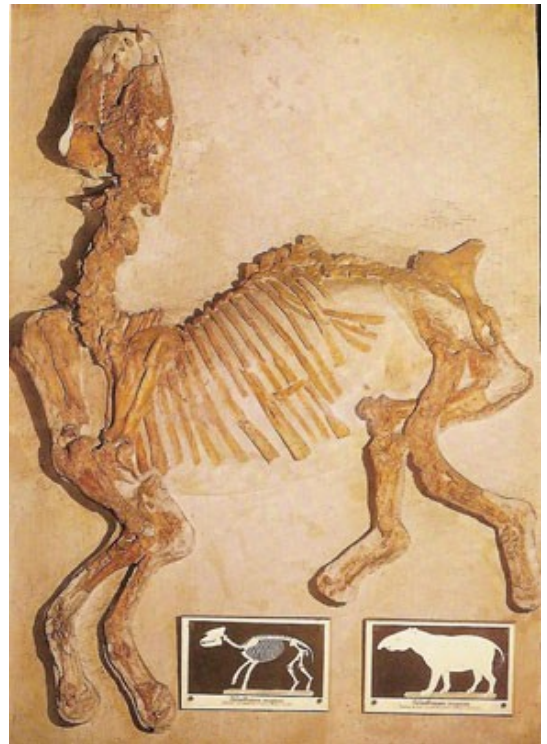
Vlastní destrukcí tkání začíná proces bitumenizace. Bílkoviny jsou hydrolyzovány proteázami bakterií na aminokyseliny, ty se dále štěpí na plynné složky: oxid uhličitý, sirovodík, amoniak, aminy, oxokyseliny, deriváty indolu a uhlovodíky (hlavně metan). Postupně vznikají živice - bitumeny a z nich nato alifatické i aromatické makromolekulární uhlíkaté sloučeniny (asfalt, parafin, oleje a vosky). Uvedené procedury způsobují deformaci původního tvaru a zbarvení hmoty do tmavých odstínů sivohnědé, hnědé až černé (Špinar, 1986).

Základní podmínkou utvoření fosilie je mineralizace. Soubor přeměn způsobených vlivem okolí se označuje jako diagenese (Špinar, 1986). Tento proces závisí na schopnosti minerálů prostupovat a akumulovat se v ostatecích. Nejčastěji dochází k fosilizaci fosforečnanem vápenatým - fosfatizaci. (Košťák, 2004). Typickou složku kostí obratlovců tvoří fosfát, obvykle ve formě apatitu. Mineralizací se mohou zachovat pevné tkáně jako kolagen a keratin, mimořádně také svaly. Pasáže mineralizované vody svými molekulami nahradí dřívější molekuly buněk, anebo je zničí. Sedimenty se tak postupně transformují v kompaktní tvrdou hmotu a zkamení (Benton and Harper, 2009).



Obr. 1 Vzácná fosilie *Hyracotherium*, plně zachované kosti i klouby, Národní park Green River, Wyoming (<http://geology.com/>)

První koňské fosilie byly objeveny v sádrovcových ložiskách v Paříži, poblíž Montmartre. Studoval je Georges Cuvier, který je považován za zakladatele paleontologie (Bennett, 1992). V roce 1804 je popsal a dal jim název *Palaeotherium*. Tyto kostry patří mezi první fosilie savců, které byly popsány (Prothero and Schoch, 2002). Pojmenování *Palaeotherium* znamená „Velké pravěké zvíře“ (Cuvier and Jameson, 1817). Cuvier (1822) rozlišil několik různých druhů. Nejmenší z nich, *P. minus*, s lehkými a štíhlými končetinami bylo velikosti ovce a největší, *P. magnum*, mělo rozměry dnešního koně. Každý z nich se ovšem podobal tapírovi.

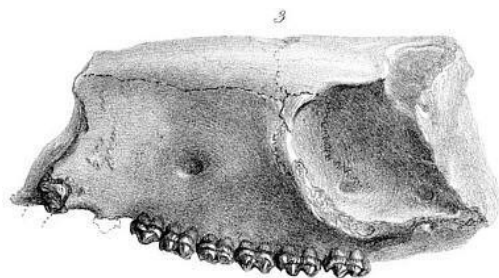


Obr. 2 *Palaeotherium*

Muséum national d'Histoire naturelle, Paříž
(<http://www.amnh.org/>)

Další členové koňské linie byli nalezeni na několika místech Evropy. Cuvier v roce 1825 popsal *Anchitherium* a de Christol v roce 1832 rod *Hipparion* (Bennett, 2008).

Následujícím významným objevem bylo *Hyracotherium* Owen, 1841. Zpočátku nikdo předpokládal, že jeho kosti by mohli patřit předku koně. Jeho pozůstatky pocházejí z London Clay v Anglii, naleziště obrovského množství fosilií, kde se našlo víc jako 700 různých druhů živočichů a rostlin (Lyell, 1841). Tento rod popsal a pojmenoval v roce 1839 Richard Owen (Bennett, 1992). Byl to přední zoolog té doby, proslaven tím, že popsal prvního dinosaura a mnohé jiné fosilie, včetně těch, které přinesl Darwin ze své cesty lodí Beagle. Owenovi byla poslána malá lebka k posouzení. Její tvar mu připomínal současného damana (*Hyrax*), proto mu říkal „hyrax beast“ - zvíře podobné damanovi (Prothero and Schoch, 2002). Owen (1841) ho popisuje podle tvaru lebky jako něco „mezi prasetem a damany (Hyracoidea)“, podle velkého formátu oka se domníval, že „musí být podobní s něčím mezi zajícem a ostatními plachými hlodavci (Rodentia)“. Nový rod pojmenoval *Hyracotherium* s druhovým názvem *leporinum* Owen, 1841.



Obr. 3 Owenova (1846) ilustrace lebky
Hyracotherium leporinum

Pojmenování *Hyracotherium* bych se tedy dalo přeložit jako „podobní zajícovi“ (Matthew, 1913; Bennett, 1992).

Několik jeho zubů se našlo v také Suffolku, ty byly zpočátku považovány za ostatek primáta (Lyell, 1865). Owen (1842) je nakonec přiřadil k dalšímu druhu, *Hyracotherium cuniculus* Owen, 1842.

Owen *Hyracotherium* za předchůdce koně nikdy neuznal. V té době ještě nebyla přijata myšlenka, že linie vznikaly postupně (Bennett, 1992) a kromě toho ani nebyly zatím nalezeny jeho končetiny. Tehdy už ale francouzští zoologové začali třídit zvířata do skupin podle počtu prstů na nohou, co převzal Owen a vytvořil skupinu *Perissodactyla* Owen, 1848, kde zařadil koně, tapíry a nosorožce (Prothero and Schoch, 2002).

V roce 1872 Huxley seřadil evropské fosilie podle věku: *Palaeotherium* z eocénu, *Anchitherium* z oligocénu, *Hipparion* z miocénu. Protože jejich kosti ležely v postupných stratigrafických vrstvách, usoudil, že představují linii, která směřuje k dnešnímu koni a morfologické rozdíly znamenají postupné vývojové změny (Bennett, 1992). S tímto názorem souhlasil také ruský paleontolog Kovalevsky, který o rok později ty samé fosilie zkoumal. Byl přesvědčen o tom, že reprezentují evoluční řadu (Prothero and Schoch, 2002). Kovalevsky v roce 1876 jako první uznal za možné, že *Hyracotherium* je příbuzným koňovitých (Bennett, 1992). Byly teda známy 4 formy a oba věděli, že tato řada má dost velké mezery a není ještě úplná. Avšak dospěli k závěru, že předchůdci koně byli zvířata podobná tapírovi, která měla 3 prsty na nohou a chrup s velmi nízkými korunkami (Prothero and Schoch, 2002).

Mezi tím se v Severní Americe se začaly objevovat nové, v Evropě neznámé, formy (Prothero and Schoch, 2002). První fosilní koně na tomto kontinentu byli nalezeni ve vykopávkách Big Badlands v Jižní Dakotě. V roce 1854 Leidy popsal první koňský rod jako *Hippodon* (dnes se tento název nepoužívá) a později rod *Merychippus* Leidy, 1856 (MacFadden, 1994). Následně byly popsány další: *Protohippus* Leidy, 1869, *Parahippus* Leidy, 1869, *Hypohippus* Leidy, 1869 (Bennett, 1992). Další krok udělal Marsh (1874), když začal nalézat koně z eocénu v Rocky Mountains. Tak kompletní kostry ještě nikdy předtím odkryty nebyly (Prothero and Schoch, 2002). Popsal rody *Pliohippus* Marsh, 1874 a *Mesohippus* Marsh, 1875. Tyto podoby koní připomínaly evropského *Hippariona*. Většina

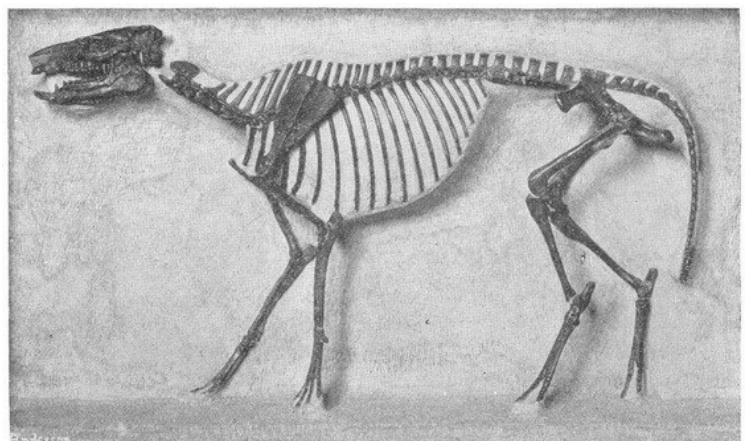
jejich pozůstatků pochází z bohatého naleziště třetihorních fosilií Great Plains, ležícího západně od řeky Mississippi v USA (Bennett, 1992).

White River Group v Badlands National park v Jižní Dakotě je nejbohatší světová sbírka oligocenních savců. Rozsáhlé depozity se rozšiřují do oblastí Severní Dakoty, Wyomingu a Nebrasky. Mezi koňskými fosiliemi tady má největší zastoupení *Mesohippus* (Selden and Nudds, 2012), početný je také *Miohippus* Hay, 1902, našlo se velké množství téměř celých lebek a koster (Hulbert, 2003).

Noví koně vyplnili mezeru ve vývojové řadě. Podle znaků na končetinách vytvořili postupnou vývojovou linii. Marsh měl za to, že tato kolekce obsahuje už všechny důležité formy (Prothero and Schoch, 2002).

V roce 1873 získal Cope kosti koně z ložisek spodního eocénu ve Wyomingu. Nový rod byl pojmenován **Eohippus**, co znamená „Kůň z úsvitu dějin“. O pár let později Cope zjistil, že Eohippus je to samé zvíře jako evropské *Hyracotherium* (Prothero and Schoch, 2002). Dnes se Eohippus používá spíše jako hovorový název (píše se bez kurzívy). Správný taxonomický termín je *Hyracotherium* (Bennett, 1992). Eohippus byl svého času v Americe populární a spousta lidí ho poznala jako „malého čtyřprstého koníka“. Inspirovali se ním někteří autoři beletrie a poezie, bylo o něm napsáno i hodně humorných příběhů. V časopisu *The Saturday Evening Post* vycházely série *The little Eohippus* (Matthew, 1928). Spisovatelka Gilman (1935) ho zobrazila v jejích klasických verších:

„ There was once a little animal,
No bigger than a fox,
And on five toes he scampered
Over Tertiary rocks.
They called him Eohippus,
And they called him very small,
... Said the little Eohippus,
'I am going to be a horse! “



Její verše *Similar Cases* jsou ve skutečnosti satirickou recenzí lidí (Gilman, 1935).

Obr. 4 **EOHIPPIUS VENTICOLUS**
“*The little Eohippus no bigger than a Fox.*”
In the American Museum of Natural History

(<http://www.copyrightexpired.com/>)

Na území Řecka se nachází známá evropská paleontologická lokalita, Pikermi. Kostry patří převážně emigrované africké stepní fauně ze svrchního miocénu. Vyznačuje se hromadným výskytem koní rodu *Hipparion*. Koně a jiné velké zvířata jsou nakupeny v červených jílech. Pravděpodobně je to následek přírodních katastrof zapříčiněných suchem. V období sucha docházelo k úhynu velkých savců, kteří se neobešli bez množství vody. Zvířata se shromažďovala v okolí vodních zdrojů, a když vyschly i ty, uhynula žízni. Jejich mrtvoly požíraly šelmy, co vysvětluje nepřítomnost žeber a poškození mnohých kostí. Když ho vystřídalo období dešťů, v plochých pánvích jezer se začali hromadit červené jíly. Ty zase potom rychle vysychávaly, a to ještě dřív, než se stačily rozmnožit obvyklé vodní organismy. Jezerní pánve se po čase znova naplnily vodou, která kosti roznesla. Následně je pokryl jíl, který na nich vytvořil ochrannou vrstvu a umožnil tak dokonalou fosilizaci (Špinar, 1986).

Nejhezčí fosilní kolekci lichokopytníků v současnosti poskytuje německý Messel. Seskupení suchozemských živočichů a rostlin z období spodního eocénu se nachází na



Obr. 5 *Propalaeotherium hassiacum*

(<http://www.geo.de/>)

zvláštním stanovišti, na dně kráterového jezera. Nejznámějšími savci z této oblasti jsou primitivní koně. Messelský prakoník *Propalaeotherium* Gervais, 1849 je zastoupen dvěma druhy, které dosahují kohoutkové výšky 30 – 35 cm (*Propalaeotherium parvulum* Laurillard, 1849) a 55 – 60 cm (*Propalaeotherium hassiacum* Haupt, 1925). Je známo víc než 70 exemplářů různého stupně vývoje, od hříbat po dospělé jedince (Selden and Nudds, 2012).

Tyto fosilie jsou velmi cenné. Kvalitní konzervace je udržela v mimořádném stavu, zachovalé jsou kosti s klouby, srst, kousky ušních boltců, tkáň vnitřních orgánů, dokonce i pozůstatky potravy uvnitř gastrointestinálního traktu. Naleziště v Messelu umožňuje poznat život ekosystémů z období přibližně před 49 mil. let. Od roku 1995 je zapsán do Seznamu světového dědictví UNESCO (Franzen, 2001).

3.2 Metody zkoumání

3.2.1 Určení věku

Radiokarbonové datování

Pro zjištění věku biologického materiálu se používá radiokarbonová metoda datování, která je založena na výpočtu z poklesu počtu atomů radioaktivního izotopu uhlíku ^{14}C . Z kostí se využívá organická část, extrahují se z nich proteinové frakce (kolagen).

Uhlík se v přírodě vyskytuje v 3 izotopech: ^{12}C (99 %), ^{13}C (1 %), ^{14}C (0, 000 001 %). Izotop ^{14}C je nestabilní (slabě radioaktivní). Vytváří se v atmosféře interakcí neutronů produkovaných kosmickým zářením s atomy dusíku. Vzniká oxid uhličitý, který neustále koluje v biosféře. Po smrti organismu je jeho příjem z okolí zastaven a začne se rozpadat. Poločas rozpadu je 5730 let. Z poměru k stabilnímu ^{12}C lze vypočítat dobu, kdy zvíře uhynulo. Vycházíme přitom z předpokladu, že koncentrace ^{14}C v atmosféře je konstantní. Novější metoda datování je urychlovačová hmotnostní analýza (AMS - Accelerator Mass Spectrometry), kdy se izotopy porovnají přímým měřením v hmotnostním spektrometru. Její výhodou je, že materiálu stačí velmi malé množství, méně než 1 g. To umožňuje datovat i vzácné fosilie, aniž by se poškodily. Výsledky se uvádí v letech před současností – BP (before present), co je definováno jako rok 1950 (Bowman, 1990).

Elektronová spinová resonance

Elektronovou spinovou resonancí (ESR) se datují kosti a zuby mladšího věku (z období čtvrtohor). Je to mikrovlnná absorpční spektroskopie, která detekuje magnetický moment rotace negativně nabytých elektronů. Její princip spočívá v tom, že využívá elektronové spiny, které se vytvořily v přírodě zářením v důsledku rozpadu uranu (eventuálně potassium, thorium). Uran se pro výpočet používá nejčastěji. Tato metoda z kostí nebo zubů používá anorganickou strukturu, které základem jsou mikrokrystaly hydroxyapatitu. Když kosti zůstanou ležet v hornině, kyseliny rozpustí apatitovou strukturu a zastaví proces fluorace. Z prostředí se do nich začne akumulovat uran (Ikeya, 1986).

3.2.2 Starobylá DNA

Definice starobylé DNA (ancient DNA, aDNA, paleoDNA) není jednoznačná. Je to deoxyribonukleová kyselina z historicky zajímavých pozůstatků zvířete, ve které lze předpokládat rozkladné změny vlivem času. Biologické vzorky pochází z archeologických vykopávek, muzejních exponátů nebo permafrostu (Borková a kol., 2011).

Poprvé se jí podařilo úspěšně extrahovat a analyzovat v roce 1984 ze 140 let starého muzejního exponátu vyhynulé **zebrý kvagy** (*Equus quagga* Boddaert, 1785) (Hall, 2011). Higuchi et al. (1984) ji extrahovali z vysušené svalové tkáně a naklonovali. Z vícera klonů se povedlo sekvenovat 2 kusy mtDNA. Tyto sekvence, obsahující 229 párů nukleotidů, se liší od 12 substitucí bází z odpovídajících sekvencí mtDNA **zebrý horské** (*Equus zebra* Linnaeus, 1758). Tím se potvrdilo, že kvaga patří do čeledě koňovitých a měli společního předka (Hall, 2011). Vyplývá to z čísla, povahy a umístění substitucí, podle kterých došlo jenom k malé nebo žádné modifikaci post mortem (Higuchi et al., 1984). Toto zjištění bylo i v souladu s fosilními důkazy, vztahující se věku rodu *Equus* Linnaeus, 1758 podle kterých jejich předchůdce žil v období 3 – 4 mil. let BC (Savage and Russell, 1983).

Polymorfismus nukleotidů umožňuje identifikovat zvíře, určit druh a zařadit ho do fylogenetického stromu. Polymorfizmy jsou sekvenční a délkové. Sekvenční, nebo bodový (SNP – Single Nucleotide Polymorphism) představuje záměna jednotlivých nukleotidů. Délkový polymorfismus vzniká jako delece nebo adice jednoho respektive více nukleotidů anebo jde o rozdíl v počtu tandemových repetací (VNTR – Variable Number of Tandem Repeats). V současnosti se používá jediný délkový polymorfismus a to mikrosatelity (STR – Short Tandem Repeats). Jsou to krátké tandemové repetice o jednotce 2 - 6 bází, které mají vysokou informativní hodnotu (Borková a kol., 2011).

Získat určitý úsek DNA umožňuje polymerázová řetězová reakce (PCR - Polymerase Chain Reaction), která je dnes preferovanou technikou většiny molekulárních metod. PCR umožňuje namnožení specifické sekvence DNA *in vitro* na principu replikace nukleových kyselin (Hummel, 2003). Její podstatou je enzymová reakce závisající na teplotě prostředí, zprostředkovaná polymerázou, která je termostabilní. Reakce samotná je založená na cyklickém opakování 3 kroků: denaturace templátů (90 °C) - rozpojí se vodíkové můstky mezi řetězci, anelace primerů (50 – 60 °C) - primery se připojí ke komplementárním vláknům, elongace fáze (70 °C) - prostřednictvím DNA-polymerázy vznikají nové řetězce (Clark and Pazdernik, 2012).

Tyto metody však mají svá omezení a ne vždy se aDNA nachází v analyzovatelném stavu. Její degradace probíhá spontánně, nebo enzymy bakterií a plísní. Znehodnocení může nastat především přenosem moderní DNA do vzorku. Proto při těchto procesech se musí dodržovat přísné protikontaminační podmínky. Ve vzorku samotném se mohou vyskytnout inhibitory PCR, které snižují účinnost reakce (vápenaté ionty, kolagen, fosfát v kosti), nebo mohou pocházet z prostředí (humínové kyseliny, polysacharidy, těžké kovy, fenoly). Některé inhibitory lze odstranit, jiné analýzu ukončí (Borková a kol., 2011).

Jaká nejstarší aDNA byla dosud přečtena? Austin (2013) uvádí, že nejstarší autentická DNA pochází z 50 000 – 100 000 let starých mamutů ze sibiřského permafrostu.

Nedávno byla přečtena nejstarší zvířecí aDNA. Patří koni (Telis, 2013) a představuje zcela nejstarší genom všech obratlovců. Jeho věk se odhaduje na 700 000 let (Marshall, 2013). Pozůstatky pochází z permafrostu kanadského Yukonu. Tým geologů zkoumal v teritoriu horninu, která zachovává led a vulkanický popel. Ze zmrzlé půdy vyčníval kus kosti. Fosilní fragment končetiny byl ale příliš starý pro radiokarbonové datování. Ale podle jeho umístění v permafrostu se dalo odhadnout, že žil před 560 000 až 780 000 lety. Předběžné analýzy pak naznačily, že vzorek obsahuje stopy kolagenu a krve (Telis, 2013).

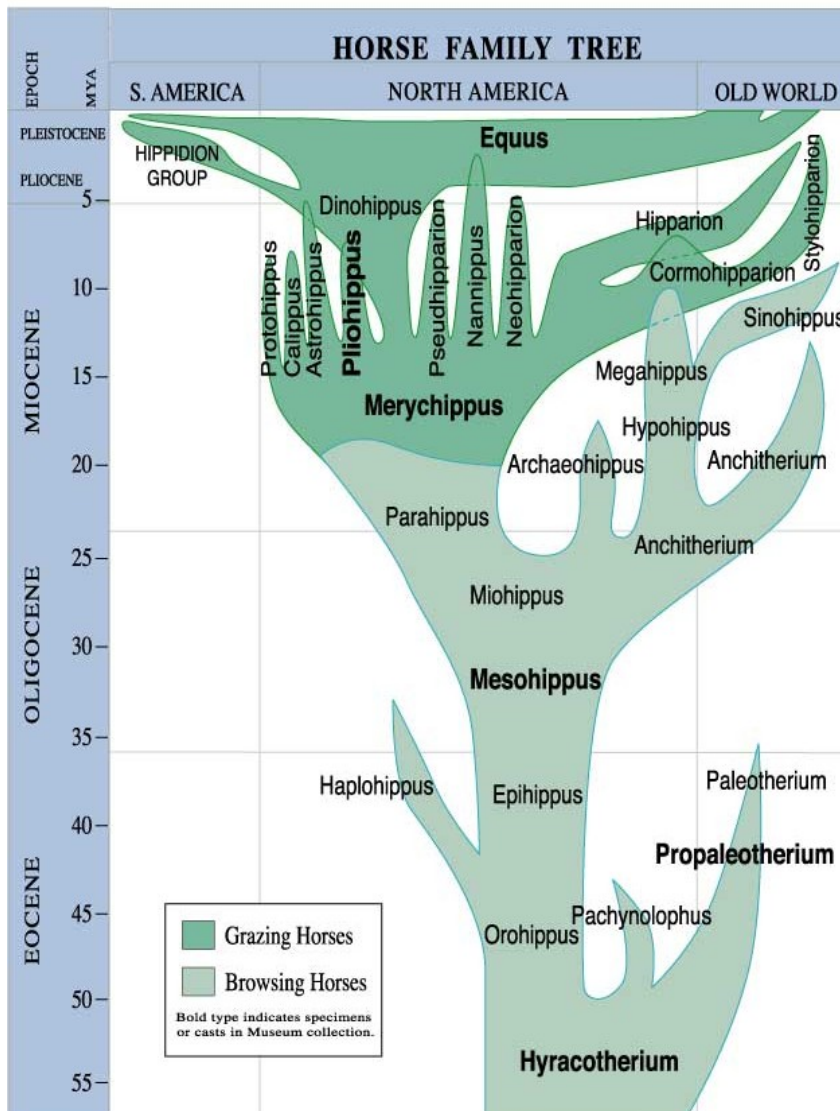
Orlando et al. (2013) publikovali novou studii, z které je zřejmé, že je možné získávat stále více starobyklých sekvencí. Genom koně z permafrostu se datuje na 560 – 780 000 let BP. Tyto data představují nejstarší sekvenci genomu determinovanou téměř v celém rozsahu. Byly srovnány sekvence genomu tohoto koně a 5 plemen dnešních koní (*Equus ferus caballus* Linnaeus, 1758), koně Převalského (*E. f. przewalskii* Poliakov, 1881) a osla (*E. asinus* Linnaeus, 1758). Analýzy naznačují, že linie *Equus* vznikla v době 4 – 4,5 milion let BP.

Je to přibližně o 2 miliony let dříve, než byly poslední obecně uznávané odhady věku společného předka koňovitých (Eisenmann, 1992; Forsten, 1992).

Koňská kost z permafrostu nasvědčuje tomu, že materiál v zmražené formě by mohl pomoci rozluštit genom vyhynulých polárních zvířat i hominidů a blízké době mohou být sekvenována taky (Marshall, 2013). Tento objev nabízí nový pohled na evoluci koní a zvyšuje šance na získávání a zkoumání DNA starší, než se dříve mínilo (Telis, 2013).

3.3 Fylogenetické stromy

Fylogenetické vztahy mezi taxony znázorňuje stromový diagram nazývaný kladogram a skupiny taxonů, které mají společného předka, značíme jako klady. Fylogenetické stromy se sestavují podle morfologických a molekulárních údajů. Konstrukce fylogenetického stromu na základě molekulárních dat určuje příbuzenské vztahy nezávisle na morfologii. Vychází z toho, že vývojové odlišnosti mezi organizmy souvisí s odlišnostmi mezi geny. Obecně čím jsou molekulárních rozdíly četnější, tím je vývojová vzdálenost mezi nimi větší. Jako časové měřítko na odhad vývojové vzdálenosti mezi druhy se používají mutace v DNA nebo proteinu. Tato metoda je založena na tom, že mutace jsou v průběhu času zafixovány na



poměrně pravidelných úsecích a proto mohou být použity na výpočet vývojového časového měřítka známého jako **molekulární hodiny**. Základním předpokladem je, že mohou být kalibrovány pro všechny bílkoviny nebo geny, kterých nukleotidové data jsou k dispozici. Jenomže není možné je pro všechny geny nebo proteiny spustit stejnou rychlostí. Molekulární hodiny proto neměří čas všem taxonům stejně (Hall, 2011).

Obr. 6 Rodokmen koňovitých

(<http://www.humboldt.edu/>)

3.4 Lichokopytníci (Perissodactyla)

Všechny taxony patřící do tohoto řádu definují následující morfologické znaky:

- kraniodentální specializace pro herbivorii (velké žvýkácí svaly, prodloužené *rostrum*, lofodontní chrup, molarizované lícni zuby (hypsodontní u spásačů jako koně, u okusovačů jako tapír brachyodontní)
- potravní specializace trávicí soustavy pro potravu obsahující celulózu (jednoduchý žaludek a dlouhé slepé střevo, kde dochází k bakteriální fermentaci)

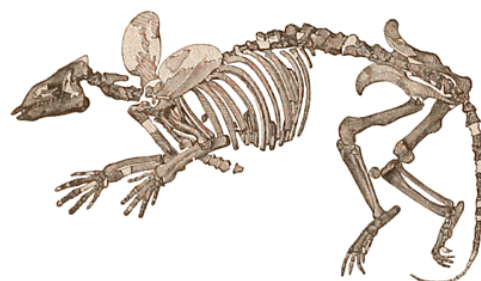
Všichni současní lichokopytníci mají stejnou fyziologii fermentace v zadním trávicím traktu a Janis (2007) předpokládá, že tento systém měl už společný předchůdce lichokopytníků ze spodního eocénu.

- pohybové specializace (osa souměrnosti končetiny prochází přes prostřední prst, což má za důsledek, že třetí prst nese většinu váhy, prodloužení distálních částí končetin, redukce nebo ztráta prstů). Nejvíce uzpůsobené k pohybu z lichokopytníků jsou koně (Janis, 2007).

3.4.1 Radiace lichokopytníků

Radiace – větvení z původního společného předka je základním mechanismem evoluce (Zicháček, 2012). Lichokopytníci se vyvinuli ze skupiny Condylarthra Cope, 1881, dominantní skupiny archaických kopytníků, z období asi před 65 mil. let. Sem patřili společně předchůdci různých býložravců paleocénu, zahrnující sudokopytníky (*Artiodactyla* Owen, 1848), chobotnatce (*Proboscidea* Illiger, 1811), sirény (*Sirenia* Illiger, 1811), kytovce (*Cetacea* Brisson, 1762) (Feldhamer et al., 2007).

První lichokopytníci se objevili zároveň se sudokopytníky ve spodním eocénu. Postupně se rozšířili se po severní polokouli (Janis, 2007). Odkud přesně lichokopytníci pochází? Teorie jejich geografického původu jsou různé. Podle Janis (2007) vznikli v Severní Americe a Euroasii, (Vaughan et al., 2011) považují za jejich místo vzniku Asii, odkud se dále rozšířili. Hooker (2005) uvádí 4 hlavní geografické centra, kde bychom jejich původ měli hledat: Střední Amerika, Asie, Indie a Afrika.



Obr. 7 *Phenacodus* Cope, 1873
ze skupiny Condylarthra
(<http://www.planetopia.cz/>)

Lichokopytníci tvořili kdysi významnou a rozmanitou skupinu, na začátku třetihor byli mezi kopytníky nejvíce rozšíření (Vaughan et al., 2011). V období kenozoika existovalo 8 čeledí s přibližně 50 rody, přičemž dodnes se zachovali jen 3 čeledě (Fejfar, 2005). Nejstarší lichokopytníci měli lofodontní chrup, co svědčí o folivorii, teda živili se rostlinami obsahujícími celulózu. Patřily sem druhy s rozmanitou stavbou těla i velikostí. Drobní equidi vážili kolem 5 - 10 kg, velké brontotéira a tapiroidi dosahovali hmotnosti až několik tisíc kilogramů (Janis, 2007). Existoval s nimi i největší známý savec, *Paraceratherium* Cooper, 1911, s kohoutkovou výškou 5 m a váhou asi 11 tun (Vaughan et al., 2011).

Naproti tomu sudokopytníci měli všichni malý vzrůst a bunodontní lícni chrup, co znamená, že byli hlavně omnivoři. Na konci eocénu mnoho druhů lichokopytníků, jako třeba hyracotérni equidi, zaniklo. Zároveň se objevily nové druhy, jako anchitérni equidi, tapíři a nosorožci (Janis, 2007). Důvodem byla pravděpodobně klimatická změna a rozšíření sudokopytníků (Vaughan et al., 2011). Předpokládá se, že to mohla být také jejich rozdílná fyziologie trávení a schopnost vyrovnat se s vegetačními změnami (Janis, 2007).

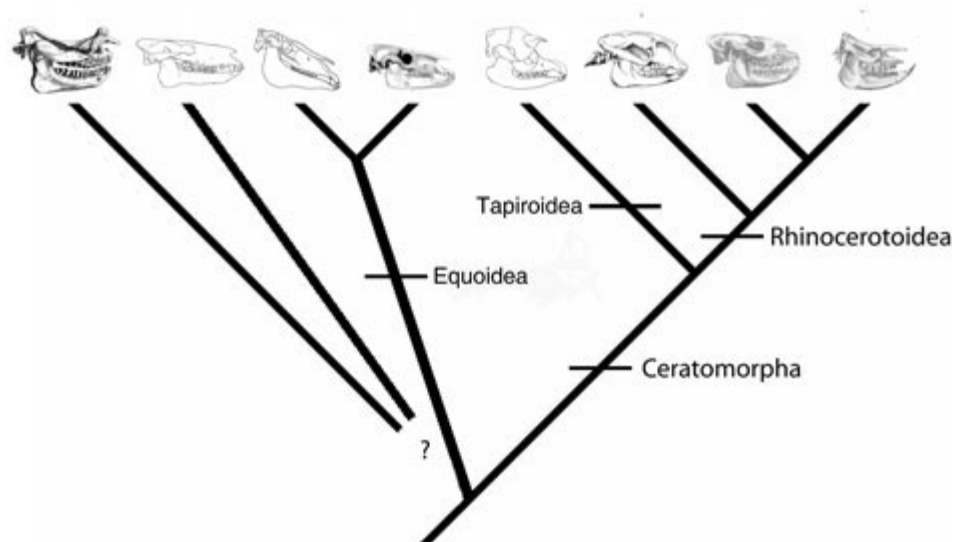
3.4.2 Taxonomie

Lichokopytníci se považují se za monofyletickou skupinu. Patří do nadřádu **Laurasiatheria** Waddell, Okada and Hasegawa, 1999, kde se řadí také šelmy (*Carnivora* Bowdich, 1821), sudokopytníci Owen, 1841 + velryby Brisson, 1762 (*Cetartiodactyla* Montgelard, Catzeflis and Douzery, 1997), letouni (*Chiroptera* Blumenbach, 1779), luskouni (*Pholidota* Weber, 1904), ježci (*Erinaceomorpha* Gregory, 1910) a rejsci (*Soricomorpha* Gregory, 1910) (Vaughan and Czaplewski, 2011).

Lichokopytníci a sudokopytníci jsou blízce příbuzní, ale nejsou sesterskými skupinami, jak se dlouho předpokládalo. Bylo zjištěno, že lichokopytníci mají blíže k šelmám + luskounovitým a sudokopytníci se dnes řadí s velrybami do skupiny *Cetartiodactyla*. Označení kladu spojující tyto rozmanité kategorie je **Ferungulata** (Janis, 2008).

Dnes řád lichokopytníků zahrnuje 3 čeledě (považují se za monofyletické), 6 rodů a 16 druhů. Podle současných dat DNA se dělí do 2 podřádů:

- **Hippomorpha** Wood, 1937
 - čeleď koňovití (Equidae Gray, 1821)
- **Ceratomorpha** Wood, 1937
 - čeleď tapírovití (Tapiridae Gray, 1821)
 - čeleď nosorožcovití (Rhinocerotidae Gray, 1821) (Ryder, 2009).



Obr. 8 Kladogram lichokopytníků
(<http://www.amnh.org/>)

Waddell et al. (1999) odhadují (z mtDNA), že se koně oddělili spolu s nosorožci 55 mil. let BP. Ryder (2009) uvádí, že k oddělení všech 3 čeledí došlo před 56 mil. let a existující druhy koňovitých se z nich diverzifikovaly naposledy.

3.4.3 Ceratomorpha

Dnes sem patří tapíři a nosorožci. Předpokládá se, že jejich předchůdcem byl *Hyrachius*. Podobně jako u Hippomorpha došlo k jejich výrazné radiaci a později vymírání. Tapíři se redukovali na jeden rod, naproti tomu u nosorožců zůstaly zachované 4 (Ryder, 2009). Nosorožci se stali jednou z neúspěšnějších savčích skupin, protože se dokázali dobře přizpůsobit měnícímu se prostředí, zejména podmínkám ledových dob ve čtvrtohorách (vznikaly chlupaté formy podobně jako u chobotnatců). Recentní tapíři a nosorožci svou morfologií kostry a zubů reprezentují typického lichokopytníka z počátku třetihor a dnes představují živé fosilie mezi savci (Fejfar, 2005).

3.4.4 Hippomorpha

Za jejich předchůdce se považuje *Hyracotherium*, z kterého se vyvinuly všechny současné druhy koňovitých. Ačkoli došlo k pozoruhodné radiaci této skupiny, Hippomorpha byla rozšířená na všech kontinentech (kromě Austrálie a Antarktidy), dodnes existuje jenom jediný monofyletický rod – *Equus* (Ryder, 2009).

3.4.5 Archaičtí koňovití lichokopytníci

Do této skupiny patří vyhynulí lichokopytní příbuzní koňovitých. Reprezentují je 2 čeledě – Brontotheriidae Marsh, 1873 a Chalicotheriidae Gill, 1872 (Fejfar, 2005). Navzájem jsou tyto čeledě docela odlišné, ale mají jeden společný znak a to bunoselodontní chrup, který je mezi savci unikátní a vyskytuje se pouze u nich (Fejfar, 2005). Tento typ chrupu má nízkokorunkové horní moláry, s kuželovitými vnitřními hrboly a vnějšími v tvaru půlměsíce (Fejfar, 2011).



Obr. 9 Chrup mandibuly chalicotheria (Hooker and Dashzeveg, 2004)

Brontotheriidae

Bronotéria tvořila zvláštní větev lichokopytníků. Vznikli v eocénu v Eurasii a rozšířili se přes Beringovu úžinu do Severní Ameriky. Jejich vývoj probíhal převážně v Americe, kde byly jejich ostatky nazývané jako „hromové koně“. Stavbou těla a způsobem života se podobali nosorožcům, avšak nebyli s nimi příbuzní. Bližší fylogenetický vztah mají ke koňovitým, proto se řadí do Hippomorpha (Fejfar, 2005; 2011).

Chalicotheriidae

Někteří autoři je řadí do podřádu Ancylopoda (Hooker and Dashzeveg, 2004). Z okruhu brontotérii se v eocénu vyvinula větev chalikotérii. Vznikli zřejmě v Asii, odkud se rozšířili do Severní Ameriky, Evropy a Afriky. Byla to úspěšná skupina, která vytrvala do čtvrtohor. Chalikotéria byla velmi podivná skupina kopytníků s nezvykle utvářenými končetinami. Na nohách neměli kopyta, ale mohutné srpovité drápy a žili stromovým způsobem života. Taková stavba těla tvoří mezi kopytníky naprostou výjimku a jejich drápaté končetiny se staly předmětem mnoha diskusí. Zajímavý je rod *Chalicotherium* Kaup, 1833, který byl taky nejvíc rozšířeným. Má dlouhé přední končetiny v poměru k zadním. Pohybovali se způsobem tzv. knuckle walking (při chůzi se opírali o vnější stranu dvou prstů). Chalikotéria patřila k nejpodivnějším lichokopytním býložravcům třetihor. Jejich bohaté naleziště se nachází v Devínské Nové Vsi u Bratislavy, kde se našly úplné kostry v středomiocenních jeskynných výplních. Její nálezy jsou velmi vzácné. Existují však místa, kde se vyskytují mezi druhy v nejhojnějším počtu. Nedávno byly objeveny ve větším počtu v severočeských hnědouhelných pánvích v Skyřicích u Mostu. Tyto rody pocházejí ze spodního miocénu a byly dosud téměř neznámé. Jde o geologicky nejstarší výskyt chalikotéria v Evropě (z koňovitých s nimi tady bylo ještě *Anchitherium* von Meyer, 1844) (Fejfar, 2011).

Obr. 10 Rekonstrukce způsobu života chalikotéria *Metaschizotherium* von Koenigswald, 1932 vytvořena podle úplných koster a kosterních pozůstatků geologicky mladšího druhu *Chalicotherium grande* z krasové výplně v Devínské Nové Vsi u Bratislavy. (podle Zapfe, H., orig. Major, P.)



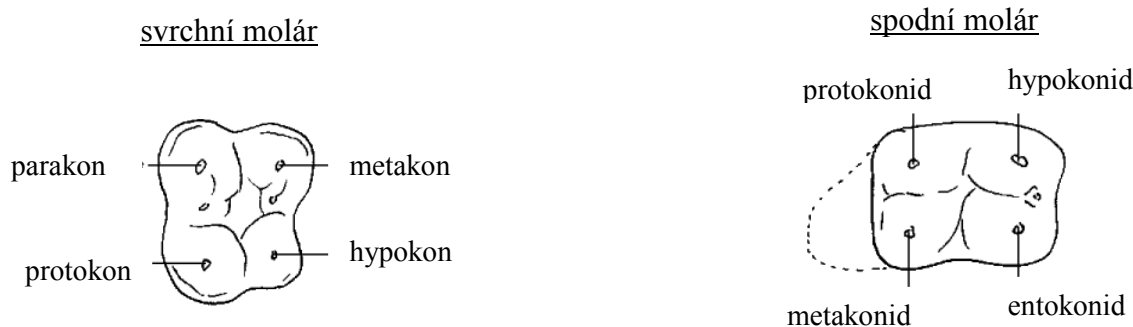
(<http://ziva.avcr.cz/>)

3.5 FYLOGENIE KONĚ

U koní dochází v průběhu času k několika adaptačním specializacím. Hlavními změnami byly redukce končetin a vývoj dentice v závislosti na postupné orientaci k určitému typu potravy.

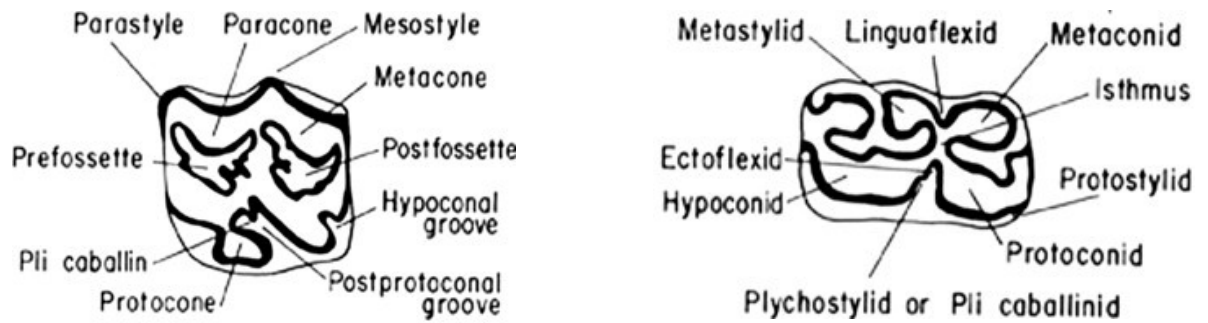
Počátečním typem pohybu, stejně jako jiných suchozemských obratlovců, byla plantigrádní chůze. Končetina po celé délce prstů, metakarpu, metatarsu, a částečně i karpu a tarsu, se ve všech fázích kroku dotýkala země. Z hlediska rychlosti pohybu bylo prospěšné, aby byl krok co nejdelší. Části končetin se postupně prodlužovaly a následně se celá končetina vzpřímila. Nejdřív dochází k prodloužení metakarpů a metatarsů, což způsobilo, že koně našlapovali jenom na spodní stranu prstu. Chůze se tak změnila na semiplantigrádní (tento typ je např. u šelem). Postupně se vzpřímily prsty a koně se dotýkali země už jen jejich koncem - digitigrádní typ chůze. Zpočátku končetinu podpíraly všechny prsty. Centrální prst byl vždy nejdelší a nejkratší byli krajní, následkem čeho se musel úhel celé končetiny (minimálně aspoň metakarpu) regulovat podle délky nejkratších prstů. Postupně se metakarpy a metatarsy vzpřímily a boční prsty ztratily kontakt se zemí. Ztrátou funkce se redukovaly a potom zanikly. Zároveň atrofovaly i příslušné metakarpy a metatarsy. Končetiny procházejí na tridaktylní stádium. Postupem času 2. a 4. prst úplně ztratí kontakt se zemí a končetinu nese jenom prostřední, třetí prst. Rudimenty postranních prstů se postupně ztratily a zůstaly zachovány jenom jejich metakarpy a metatarsy. Jednotlivé články třetího prstu se začnou prodlužovat, terminální rohová část se zvětší a vzniká kopyto. Monodaktylní končetina se stává unguligrádní (Roček, 1985).

Všichni savci měli původně chrup se 44 zuby. Morfologická systematika je založena na morfologii zubů, především molárů. Chrup byl brachydontní - stoličky mají nízkou korunku, s několika oblými a nízkými hrbolky. Stoličky jsou menší a jednodušší, jak třenové zuby (Vaughan, et al. 2011).

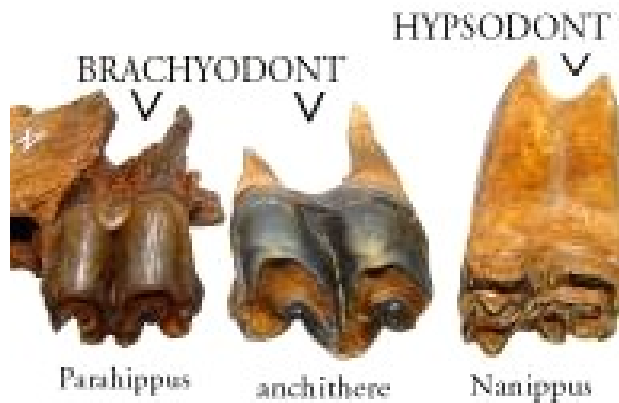


Obr. 11 Brachydontní chrup (<http://museum2.utep.edu/mammalogy/>)

Postupem času se dochází k zvyšování korunek – molarizaci premolárů. Vzniká jako adaptace na prostředí, kde začínají dominovat travnaté porosty. V jejich potravě začne převažovat tvrdá tráva s obsahem oxidu křemičitého a postupně zuby pokryje cement (Vaughan, et al., 2011).

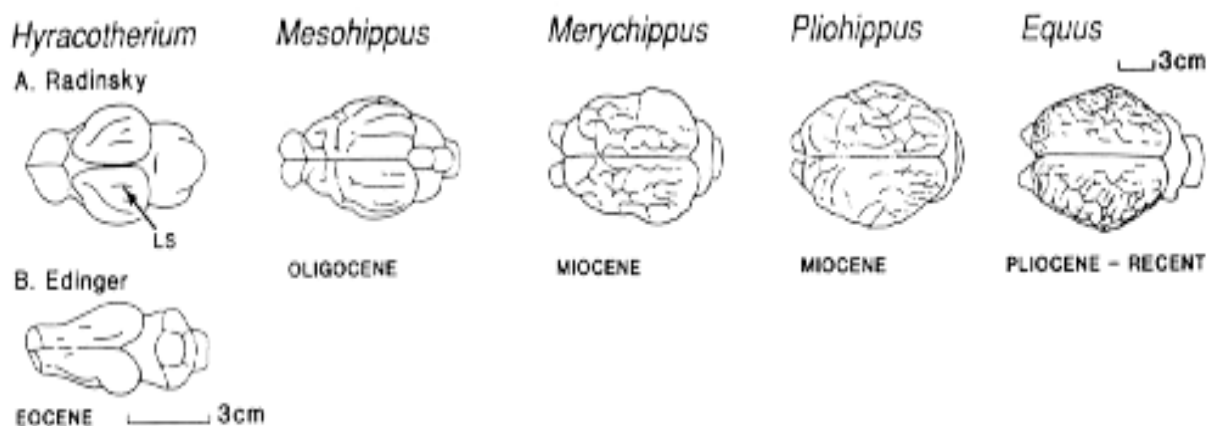


Obr. 12 Pokročilý chrup (<http://www.sciencedirect.com/>)



Obr. 13 Brachyodontní (nízkokorunkový)
a hypsodontní (vysokokorunkový) chrup
(www.thefossilforum.com)

Ve vývoji koňovitých nastal ještě jeden významný trend, který spočíval ve změnách lebky a velikosti mozku. Dochází k změně poměru mezi délkou vodorovné a svislé části mandibuly. Původně při žvýkání potravy svaly pohybující dolní částí lebky musely vynakládat větší sílu. Postupně přechodem na spásání potravy se horizontální ozubená část lebky ve srovnání s koronoidním výběžkem mandibuly prodloužila. Síla na žvýkání travnaté potravy nemusí být tak velká. To vedlo k prodloužení nosní oblasti neurocrania a tím i prodloužení celé lebky. Významným trendem bylo zvětšování mozku a některých jeho oblastí. Reakce na podněty z prostředí se staly účinnější a komplikovanější. Tato změna se neprojevila jenom zvětšováním velikosti a objemu, ale postupně se více specializovaly i jeho jednotlivé oddíly (Roček, 1985). Edinger (1948) studovala evoluci mozku koně. Z odlišností lebek sledovala vzrůstající komplexnost mozku fosilních koní od *Hyracotheria* po rod *Equus*. Velký podíl objemu mozku k objemu těla znamená vysokou úroveň evolučního vývoje. Dominantním rysem je expanze neokortexu zahrnující zvětšení hemisfér. Radinsky (1976) došel k závěru, že mozek *Hyracotheria* byl mnohem složitější. Její interpretace byla založena na odlišnosti z jiné fosilie – condylarth. První koně měli relativně velký mozek s větší expanzí neokortexu, přítomností laterálních rýh, avšak frontální lalok ještě nebyl vyvinutý.



Obr. 14 Vývoj mozku koně

(<https://www.flmnh.ufl.edu/>)

3.6 Taxonomie

Řád: LICHOKOPYTNÍCI Owen, 1848

Nadčeleď: EQUOIDEA Hay, 1902

Čeleď: EQUIDAE Gray, 1821

● Podčeleď: HYRACOTHERIINAE Cope, 1881

• Tribus: Hyracotheriini

○ Rod: *Hyracotherium* Owen, 1841

Xenicohippus Bown and Kihm, 1981

Orohippus Marsh, 1872

Eurohippus Franzen, Jens and Lorenz, 2006

Epihippus Marsh, 1878

Haplohippus McGrew, 1953

• Tribus: Palaeotheriini

○ Rod: *Propalaeotherium* Gervais, 1849

Palaeotherium Cuvier, 1804

● Podčeleď: ANCHITHERIINAE Osborn, 1910

• Tribus: Chalicomorphiini

○ Rod: *Chalicotherium* Kaup, 1833

Moropus Marsh, 1877

Metaschizotherium von Koenigswald, 1932

• Tribus: Anchitheriini

○ Rod: *Mesohippus* Marsh, 1875

Miohippus Hay, 1902

Parahippus Leidy, 1869

Archaeohippus Gidley, 1906

Anchitherium von Meyer, 1844

Hypohippus Leidy, 1858

Megahippus McGrew, 1938

Kalobatippus Osborn, 1915

Sinohippus Zhai, 1962

● Podčeleď: EQUINAE Gray, 1821

• Tribus: Hipparionini Quinn, 1955

○ Rod: *Cormohipparion* Skinner and MacFadden, 1977

Hipparion deChristol, 1832

Pseudhipparion Ameghino, 1904

Neohipparion Gidley, 1903

Hippotherium Kaup, 1832

Sivalhippus Lydekker, 1877

Eurygnathohippus Van Hoepen, 1930

Nannippus Matthew, 1926

• Tribus: Equini Gray, 1821

○ Rod: *Merychippus* Leidy, 1856

Protohippus Leidy, 1858

Pliohippus Marsh, 1874

Calippus Matthew and Stirton, 1930

Dinohippus Quinn, 1955

Astrohippus Stirton, 1940

Plesippus Matthew and Stirton, 1930

Hippidion Owen, 1869

Onohippidium Moreno, 1891

Equus Linnaeus, 1758

(MacFadden, 1994)

3.7 *Hyracotherium*

(spodní eocén, 55 – 49 mil. BC)

Za prvního předchůdce koní se považuje *Hyracotherium*. Vzniklo v období spodního eocénu. V té době byly velmi teplé klimatické podmínky s vlhkým tropickým podnebím, které se označují jako termální maximum (MacFadden, 1994). Teplé podnebí dokládají i pozůstatky rostlin i živočichů nalezené v Londýně: kosti želv a krokodýlů, palmy, borovice, tropické ovoce (kokosové ořechy, papája, tykvovité druhy melounů) (Lyell, 1841). Eocenní koně byli drobného vzrůstu, jejich velikost je v rozmezí 25 - 50 cm kohoutkové výšky (Vaughan et al., 2011) a hmotnost se pohybovala kolem 35 kg, nejmenší druhy byly přibližně stejně velké jak dnešní kočky (Cowen, 2009).

Mathew (1913) *Hyracotherium* popisuje jako tvora, který svými poměry lebky, krátkým krkem, klenutým hřbetem a délkou končetin jen málo připomíná koně. Více se spíše podobá na nějakou soudobou šelmu, Mathew (1913) ho přirovnává k cibetce (*Viverridae* Gray, 1821).

Na předních končetinách jsou 4 kompletní prsty, na zadních 3. Na přední se nachází rudiment prvního prstu, na zadní rudiment pátého a zbytek prvního. To znamená, že se musel spolu s ostatními savci vyvinout z předchůdce, který měl na obou končetinách 5 prstů (Mathew, 1913). Prsty jsou na konci opatřeny malým kopýtkem. Karpální a tarsální klouby jsou umístěny dost blízko u země (Bílek, 1957) a loketní a vřetenní kost jsou odděleny. Loketní a lýtková kost tvoří dvě zcela samostatné kosti (Mathew, 1913). Končetiny byly funkčně tridaktylní. Jejich struktura odráží schopnost k pohybu, jsou již poměrně dlouhé, což znamená, že se zřejmě začínají přizpůsobovat rychlejšímu běhu. Klenutý hřbet je značně flexibilní (Bílek, 1957; Vaughan et al., 2011). Má primitivní savčí chrup s 44 zuby (jeho zubní vzorec je 3143 pro horní i spodní čelist). Zuby jsou bunodontní (korunka je čtvercového tvaru, moláry mají hrbolky) a nejsou pokryty cementem. Za špičáky se začíná utvářet diastema. Premoláry nejsou molarizovány (jsou menší a jednodušší než moláry). Moláry jsou brachydontní (mají nízké korunky). Na vrchních ještě přetrvává protokon a metakon, ale parakonid na spodních je redukován (Mathew, 1913; Vaughan et al., 2011).



Obr. 15 *Hyracotherium*
(www.atlantisforschung.de/)

Copyright Joe Tucciarone 1997

Gingerich (1981) popsal jejich pohlavní dimorfismus. Rozdíly najdeme ve velikosti těla (samci jsou větší) a v charakteristikách kostry (u samců je zvětšena kraniální část). Obě pohlaví mají špičáky, ale u samic jsou o dost menší.

Většina literatury uvádí, že předchůdci koní se živili rostlinnou potravou a podle chrupu to byli okusovači. Někteří autoři je ale zařazují k všežravcům. Například podle Stock (1947) byl *Eohippus* malé lesní zvíře, které se živilo jako omnivor. Čím se krmili první koně, dnes ukazují nálezy z Messelu. V zažívacím traktu *Propalaeotheria* se našli zbytky listů a semena vinné révy. Koně se už od počátku živili listím a ovocem, tedy byli okusovači (Franzen, 2010).



Dále se většinou má za to, že *Hyracotherium* pravděpodobně obývalo lesy. Bílek (1957) podle jeho chrupu usuzuje, že žilo v tropickém a subtropickém pralese, kde se živilo měkkou potravou, listy stromů a některými bylinami rostoucími na okrajích lesa. Cowen (2009) je toho názoru, že koně od počátku žili v otevřené krajině, čemu začínají nasvědčovat paleobotanické stopy.

Obr. 16 „Eohippus Eating Tree Leaves“

(podle Balke, 1995) (<http://www.unicover.com/>)

Hyracotherium bylo ve fauně severoamerických savců hojně rozšířené. Velké množství jeho kostí se našlo ve Wyomingu, Coloradu a Novém Mexiku (MacFadden, 1994).

Gingerlich (1981) předpokládá, že jejich evoluční úspěch souvisel se sociální strukturou. Byla to společenská zvířata, žijící v polygammích harémech. Při hledání potravy v otevřeném prostředí se samice sdružovaly do skupin, aby se vzájemně chránily před predátory. MacFadden (1994) uvádí, že se dožívali věku přibližně jednoho roku, co se později bude postupně prodlužovat.

3.7.1 Palaeotheriidae

(spodní eocén – spodní oligocén, 55 – 29 mil. BC)

Z *Hyracotheria* vznikla v Evropě malá skupina lichokopytníků – Palaeotheriidae Bonaparte, 1850. Zevnějškem se podobali více tapírům než koním (Roček, 2002). Patřilo sem ***Propalaeotherium*** a ***Palaeotherium***. Spolu s dalšími drobnými lichokopytníky žijícími v eocénu tvořili skupinu **Pachynolophoidea** Pavlow, 1888. Měli primitivní chrup, ale lící zuby se začínají vyvíjet k složitějším znakům, charakteristickým pro equidy. Především premoláry se do určité míry podobají molárům (Groves and Ryder, 2000).

Různí potomci *Hyracotheria* v Starém světě koncem oligocénu vyhynuli. Jejich vývoj pokračuje už jen v Americe. Avšak v oligocenních horninách z oblasti interkontinentálního spojení mezi Aljaškou a Asií, které v tom čase existovalo, se překvapivě nenašly už žádné koňské pozůstatky (Bennett, 1992). V Severní Americe se koně dále úspěšně vyvíjeli a stali se nejrozšířenější skupinou mezi savci (Roček, 2002).



Obr. 17 Rekonstrukce ***Propalaeotherium***
(podle Hellmund, M. 2005)
(<http://www.amnh.org/>)

3.7.2 Fylogenetická pozice *Hyracotheria*

Hyracotherium je považováno za prvního předchůdce koně a umístěno na začátek vývojové řady koňovitých. Podle současných názorů je historie koní mnohem složitější, než se předpokládalo (Froehlich, 2002).

Čeď koňovitých (Equidae) a jejich blízcí příbuzní, vyhynulá čeď Palaeotheriidae, se spolu řadí do nadčeďe Equoidea a označují se názvem equoid (MacFadden, 1994).

Lebka prvních lichokopytníků je charakteristická přítomností *foramen ovale* (otvor na základně lebky uzavírající kořene mandibulárních nervů). Tato struktura je dnes přítomna u sudokopytníků a lichokopytníků chybí anebo splývá s *foramen lacerum medium*. *Foramen ovale* se evidentně ztratilo v průběhu vývoje nezávisle u mnoho skupin savců. Ztráta *foramen*

ovale je charakteristickým znakem začleňujícím *Hyracotherium* do čeledě koňovitých (Gingerich, 1991).

Rod *Hyracotherium* zahrnoval různé druhy, které jsou dnes považovány za předchůdce Pachynolophoidea, Palaeotheriidae a také koňovitých (Groves and Ryder, 2000). Do skupiny *Hyracotherium* vlastně patří více taxonů, které jsou morfologicky podobné. Za nejprimitivnějšího známého koně se považuje *Sifrhippus* Froehlich, 2002 a *Arenahippus* Froehlich, 2002 (MacFadden, 1994).

Obr. 18 *Hyracotherium sandrae*

Gingerich, 1989

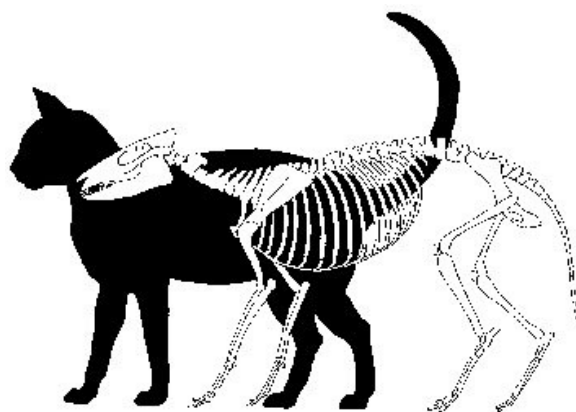
nejmenší známa fosilie koně

z Wyomingu

rekonstrukce kostry, ve srovnání

s dnešní kočkou domácí

(MacFadden, 1994)



Hyracotherium je považováno za nejstaršího lichokopytníka, ale současné nálezy naznačují, že některé formy by mohly být ještě primitivnější (MacFadden, 1994). Premoláry evropského *Hyracotheria* ve srovnání s americkým jsou menší a jednodušší. To znamená, že to evropské bylo primitivnější (Tomar and Singh, 2003).

Podle MacFadden (1994) nejsou všechny druhy patřící do *Hyracotherium* předchůdci koně. *Hyracotherium leporinum* je spíš předchůdce Palaeotheidae. Předchůdcem koňovitých je jenom *Hyracotherium cuniculum*, které nově patří do rodu *Cymbalophus* Hooker, 1984.

Hyracotherium byla spíš skupina lichokopytníků s velmi podobnými morfologickými znaky. Podle molekulárních dat je většina ostatních členů rodu *Hyracotherium* stále považována za koňovité, ale byla umístěna do dalších samostatných rodů – *Sifrhippus*, *Arenahippus*, *Minippus* Froehlich, 2002, *Pliolophus* Owen, 1858, *Protorohippus* Wortman, 1896. Kladogram koňovitých tedy začíná parafyletickou skupinou taxonů *Hyracotherium*, ale dnes ještě není známa fosilie, která by podle morfologie patřila na první místo (Froehlich, 2002).

3.8 *Xenicohippus*

(spdní – střední eocén, 50 – 48 mil. BC)

Bown and Kihm (1981) ho popsali jako nové neobvyklé Hyracotheriiane. Jeho fragmenty kostry byly nalezeny v eocenních horninách ve Wyomingu, Coloradu a Novém Mexiku. Popsaný je jenom jeho chrup. Na rozdíl od *Hyracotheria* má zvětšený druhý a třetí premolár, P3 je premolariformní (není molarizován). Mezi P1 a P2 je malá mezera. Mladší druhy jsou větší, na P3 mají metakonid a redukovaný poměr P2/P3 (Bown and Kihm, 1981). Podle uvedených morfologických znaků tento rod Bown and Kihm (1981) zařadili mezi *Hyracotherium* a *Orohippa*. Jeho lebka se zatím nenašla a postkraniální části nejsou popsány. Na rozdíl od *Hyracotheria*, které bylo velmi rozšířené, *Xenicohippus* byl ve fauně spodního eocénu spíše vzácností (MacFadden, 1998).

3.9 *Orohippus*

(spodní – střední eocén, 50 – 40 mil. BC)

Orohippus je v literatuře rovněž popsán méně, protože bylo nalezeno jen malé množství kraniálního a postkraniálního materiálu. Podobně jako *Xenicohippus*, *Orohippus* a pozdější koně eocénu tvořili mezi savci vzácné prvky (MacFadden, 1998). Jeho ostatky se našly na území Severní Ameriky a Mexika (Tomar and Singh, 2003).

Orohippus je hodně podobný *Hyracotheriu*. Má téměř stejnou velikost těla, jen o trochu štíhlejší postavu a o něco prodlouženější hlavu. Podle štíhlých předních a dlouhých zadních končetin to byl dobrý skokan (Bílek, 1957). Přední končetina má 4 funkční prsty a zadní 3. Vřetenní a loketní kost jsou od sebe oddělené a loketní kost je ještě kompletní. Počet zubů je 44, obě pohlaví mají špičáky. Zuby mají velmi nízké korunky a nejsou pokryty cementem. Na horní i dolní čelisti je dobře vyvinutá diastema (Marsh, 1874).

Ve všech anatomických charakteristikách se shoduje s *Hyracotheriem*. Výjimku tvoří docela jiný chrup. Zuby jednotlivých druhů jsou vzájemně rozdílné, ale všechny mají několik společných znaků, kterými se odlišují od *Hyracotheria*: P3 a P4 se začínají podobat molárům, nachází se na nich 4 větší hrbolky přibližně stejné velikosti, mezi parakonem a metakonem horních M je mesostyl uspořádan do tvaru V. P3 a P4 mají entokonid (na P4 je stejně veliký jako ostatní hrbolky) (Kitts, 1957). První ze 4 třenových zubů se začíná redukovat (Bílek, 1957). Další drobné rozdíly najdeme v postkraniálních oblastech. Liší se basikraniální oblast

lebky, u *Orohippa* nejsou zachované otvory v orbitální oblasti. *Foramen ovale* splývá s *foramen lacerum*. Přední i zadní končetiny mají centrální prst relativně větší. Vzadu úplně chybí 1. a 5. prst a nejsou po nich ani žádné stopy (Kitts, 1957).

Z funkčního hlediska jsou rozdíly mezi *Orohippem* a jeho předchůdci poměrně zanedbatelné. Snad nejvýznamnější odlišnost ve srovnání s *Hyracotheriem* je v struktuře kloubních drážek kosti holenní a trochleárních hřebenů kosti hlezenní. U *Hyracotheria* trochleární žlábký kosti hlezenní jsou přibližně rovnoběžné s podélnou osou chodidla a kloubní drážky kosti holenní jsou orientovány s jejich osou rovnoběžně k sagitální rovině. U *Orohippa* a všech pozdějších koní jsou trochleární žlábký skloněny v úhlu k podélné ose končetiny. Distální konce žlábků směřují více do strany a osy kloubních drážek kosti holenní jsou orientovány šikmo k sagitální rovině. Úhel posunutí končetiny *Orohippa* byl možný jenom o 6 - 8 stupňů (příčemž u rodu *Equus* je to až 35 stupňů). Funkčním důsledkem tohoto uspořádání je, že se celá končetina pohybuje mediálně během flexe a příčně během prodloužení. Tento pohyb ale nemá na končetinu vliv během fáze posunu a je téměř úplně prodloužena při všech dobách, kdy je v kontaktu se zemí (Kitts, 1957).

Ve Wyomingu byly nalezeny novější rody *Orohippa*, které jsou morfologicky podobné *Hyracotheriu*. Že jsou to pokročilí příbuzní *Hyracotheria* naznačují fragmenty horní čelisti, kde se nachází drobný hypokon (Korth and Evander, 1982) Podle MacFadden (1998) je možné, že tyto druhy jsou jen morfologicky dokonalejší formy pocházející z populací *Hyracotheria*, ale můžou být také přechodem mezi těmito rody.

U *Orohippa* začínají procesy významných změn. Nastává postupná redukce končetin. Hlava a krk se začínají prodlužovat. Na zubech se podstatně zvyšují korunky. Počet zubů zůstal stejný až do pliocénu. Tehdy se první premoláry v dolní čelisti vytratí a následně odpovídající horní zuby přestanou být funkčně vyvinuty. Potom chrup víceméně pokryje cement (Marsh, 1874).



Obr. 19 *Orohippus*
(podle Knight, R. C.)
(<http://www.amnh.org/>)

3.10 *Eurohippus*

(svrchní eocén, 49 – 40 mil. BC)

Eurohippus je nový rod koňovitých. Datuje se do období středního až svrchního eocénu. Jedná se o monotypický rod. Druh *Eurohippus parvulus* Laurillard, 1849 byl objeven ve Francii (Les Prunes poblíž Argenton-sur-Creuse). Součástí jsou 2 poddruhy: *E. parvulus parvulus* a *E. parvulus messelensis*. Předtím byl zaměňován s jinými rody, od kterých se výrazně odlišuje: *Propalaeotherium* a *Lophiotherium* Marsh, 1871. Fylogeneticky je *Eurohippus* odvozen od skupiny Pachynolophus Pomel, 1847 z evropského spodního miocénu (Franzen, 2006).

3.11 *Epihippus*

(střední eocén, 40 – 37 mil. BC)

Tento rod je popsán jen částečně. Jelikož jeho výskyt byl velmi ojedinělý, našlo se jenom málo ostatků. Nejvíce chrup, který je zase o něco pokročilejší. Na obou čelistech je P2 zdokonalený - submolariformní (z 3 stejně velkými hrbolky a 4. menším). P3 a P4 jsou molariformní. Spodní P1 je upevněn v čelisti kořeny. Na zubech těchto koní se poprvé objevují samostatné kořeny. Pozdější koně (v skupině Anchitheriinae a Equinae) je už budou mít všichni. Postkraniálních exemplářů existuje velmi málo a popsané nebyli (MacFadden, 1998). Z *Epihippa* se později vyvinuly všechny koně oligocénu (Tomar and Singh, 2003).

Koně středního až svrchního eocénu byli rozšíření na západě Severní Ameriky zahrnující Wyoming, Utah, Nové Mexiko a západní část Texasu. Na začátku svrchního eocénu se v Americe objevují nové typy koní. Vznikli rody *Haplohippus*, *Mesohippus* a *Miohippus* (Hulbert, 2003).

3.12 *Haplohippus*

(svrchní eocén, 40 – 37 mil. BC)

Tento rod představuje mezi ostatními odchylku, protože jeho premolary jsou na stejném stupni jako u *Orohippa*. V rozmezí 10 milionů let nenastala žádná morfologická změna. *Haplohippus* je zvláštní tím, že na rozdíl od ostatních má za špičáky velmi dlouhou diastemu. Zuby mají nízké korunky. P2 je velmi primitivní, P3 submolariformní a P4 už plně

molarizován. Tito koně byli ještě malého věku. Jejich lebka, horní chrup a postkranální části nejsou známy (McFadden, 1998).

3.13 *Mesohippus* a *Miohippus*

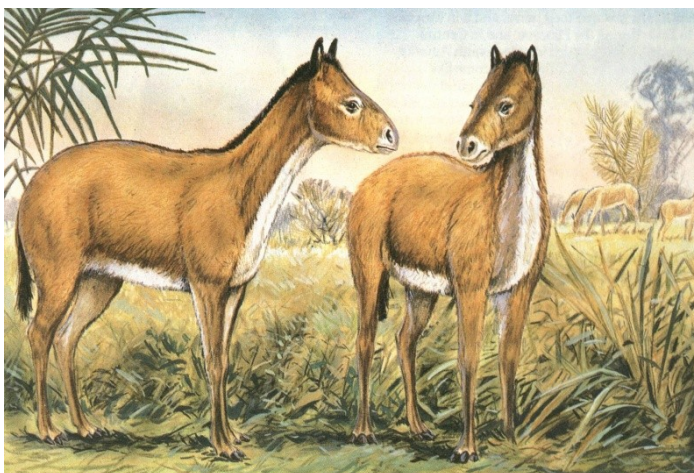
Začátkem oligocénu dochází k velké vývojové radiaci koní. V tom období žily jenom dva rody, *Mesohippus* a *Miohippus* (Prothero and Schoch, 2002). Tyto dva rody jsou mezi fosilními koňmi nejznámější. Kromě jejich početného rozšíření v Jižní Dakotě, se vyskytovaly i v západním Texasu, Floridě, Oregonu a několik jejich ostatků pochází z Great Plains v USA a Kanady (Hulbert, 2003).

Nové rody se stavbou těla a tvarem hlavy začínají více podobat dnešním koním. *Mesohippus* a *Miohippus* si byli dost podobní. Jejich menší formy byly přibližně tak velké jako pokročilejší formy *Ephippa*. Ty větší měly kolem 75 cm v kohoutku a váhu asi 55 kg. Lebka se prodloužila. Za okem se nachází jamka (*facial fossa*). *Facial fossa* u dnešního koně už přítomná není, ale má ji hodně druhů fosilních koní a na její funkci jsou různé názory. Mezi řezáky a lícními zuby je dobře vyvinutá diastema. Řezáky se zvětšily a hrbolky na horních zubech zanikají. Horní P2 jsou molarizovány. Hrbolky na zubech spájí struktura hřebenů, které jsou už plně vyvinuty. Zvýšením hřebenů na zubech tak mohli efektivněji rozmělnovat potravu při žvýkání (Hulbert, 2003).

Mesohippus

(střední eocén – spodní oligocén, 40 – 31 mil. BC)

Mesohippus se začíná přizpůsobovat rychlejšímu pohybu. Končetiny jsou dlouhé a štíhlé. Jako adaptace rychlejšímu běhu se zvláště prodloužily části pod loktem a kolenem. Dlouhý a štíhlý je také trup, ale krk je ještě krátký a málo flexibilní a hřbet poněkud klenutý. Jsou to okusovači, zuby mají nízké kokorunky. P2 – P4 jsou molariformní (Tomar and Singh, 2003).



Obr. 20 *Mesohippus* v prostředí savany
(podle Long, M. R.) (<http://www.nd.gov/>)

Miohippus

(svrchní eocén – spodní miocén, 40 – 16 mil. BC)

Miohippus je o trochu větší a částečně víc specializovaný s pokročilejšími končetinami a zuby (Prothero and Schoch, 2002). Na rozdíl od *Mesohippa*, má delší lebku a hlubší *facial fossa*. Na přední končetině se zvětšil střední prst na úkor bočních (Hulbert, 2003). Boční prsty se redukovaly a hmotnost spočívá už jen na prostředním. Tuto změnu následuje přetvoření dalších částí končetin. Zápěstní a hlezenní kosti změnily svůj tvar. U starších koní je metatarsus v kontaktu s hleznem, u *Miohippa* vzniká z hlezenní kosti kuboid. Kuboidní tvar hlezenní kosti způsobuje, že se dotýká jen druhého prstu a je v spojení s rozšířeným třetím prstem. U pokročilejších koní se střední prst zvětšil do té míry, že jsou všechny zápěstní a hlezenní kosti v kontaktu jenom s prostředním prstem (Prothero and Schoch, 2002).

Většina literatury uvádí, že se *Miohippus* vyvinul z *Mesohippa* a tak bývá i zobrazený na vývojovém diagramu. Prothero and Schoch (2002) zjistili, že tomu tak není. Když studovali kolekce jejich fosilií, rozeznali, že existují mezi nimi i přechodné formy. Tyto rody ve skutečnosti tvořily bohatě rozvětvený fylogenetický strom. Vznikaly z nich rozmanité druhy, které určitou dobu spolu žily. *Miohippus* teda nevznikl postupně z *Mesohippa*, jak tradičně grafy znázorňují. *Miohippus* vznikl mnohem dříve, jak se předpokládalo. Ve Wyomingu byly nalezeny jejich společné pozůstatky z konce eocénu (3 druhy *Mesohippa* a dva druhy *Miohippa*). Tyto dva rody žily vedle sebe téměř 5 milionů let.

Během svrchního oligocénu existoval už jen *Miohippus* jako jediný rod koní, ale ještě stále je zastoupen velkým počtem různých druhů (Prothero and Schoch, 2002).

Na konci oligocénu se z *Miohippa* vytvořily dvě hlavní linie – *Parahippus* a *Anchitherium* (Hulbert, 2003). Koně následující *Miohippa* budou mít stále zachované 3 prsty na obou končetinách, na zubech ještě relativně nízké korunky a okusovací způsob potravy (Tomar and Singh, 2003).

3.14 *Parahippus*

(spodní oligocén – střední miocén, 25 – 14 mil. BC)

Z *Miohippa* vzniká v spodním oligocénu *Parahippus*. Končetiny jsou stále tříprsté (Tomar and Singh, 2003), ale výrazně se prodloužil proximální 3. článek prstu. Je to jedna

z nejvýznamnějších změn morfologického vývoje, která znamená evoluční přechod mezi tridaktylními koňmi k redukovanému chodidlu směřujícímu k větší rychlosti. Jejich morfologie končetin ukazuje, že žili v otevřené krajině (O'Sullivan, 2008). Zuby jsou nízkokorunkové, okusovacího typu. Lícni chrup se začíná více přizpůsobovat obrušování, podobnému, k jakému dochází u dnešních koní při žvýkání potravy. U pokročilých druhů *Parahippa* poprvé pokrývá sklovinu cement (Tomar and Singh, 2003). Jeho lebka má prodlouženou čelist. Začíná se přizpůsobovat jiné potravě. Na zadní straně oční jamky vzniká kompletní kostní lišta, která lépe absorbuje síly vznikající při silnějším žvýkání. Pokročilé druhy *Parahippa* byli pravděpodobně první koně, kteří přidali do své potravy značné množství trávy, ale její hlavní složku tvořily stále listy (býložravci toho typu se označují jako mixed - feeders) (Hulbert, 2003).

Podobný rodu *Parahippus*, s nepatrně primitivnější stavbou těla je rod *Desmatippus* (O'Sullivan, 2008).

3.15 *Archaeohippus*

(spodní – svrchní miocén, 20 – 14 mil. BC)

Mezi Anchitheriinae v miocénu existovala jedna trpasličí forma. Stavbou těla se podobají na *Mesohippa* (Prothero and Schoch, 2002). Vznikly buď z *Miohippa* nebo z prvních forem *Parahippa* (Tomar and Singh, 2003). Nebyly velmi rozšířené, žily jenom na území Severní Ameriky, které nikdy neopustily. Jejich kostry pocházejí z oblastí od Kalifornie po Floridu (Prothero and Schoch, 2002). Odhaduje se, že tito drobní koně vážili asi 20 kg, což je přibližně polovina hmotnosti *Miohippa* (O'Sullivan, 2008). Jsou příkladem fyletického dwarfismu (Gould and MacFadden, 2004).

Koně rodu *Archaeohippus* ukazují zajímavou mozaiku složenou z vyspělých a primitivních forem. Končetiny a lebka jsou podobné jako u *Parahippa*, ale adaptace končetin je pokročilejší. Mezi Anchitheriinae mají unikátní morfologii tváře zahrnující prodlouženou preorbitální oblast lebky s hluboce uloženou *malar fossa* splývající s hlubokou *lacrimal fossa*. Primitivní brachyodontní chrup je poněkud komplexnější, podobně jako u ostatních forem (O'Sullivan, 2008). Byli to lesní tvorové žijící v teplém až mírně teplém klimatu (Moncrief, 2000). Pravděpodobně jejich životní v prostředí bylo ekologicky odlišné od prostředí jiných Anchitheriinae, avšak žili v otevřené krajině, podobně jako *Parahippus* (O'Sullivan, 2008).



Obr. 21 *Archaeohippus*
(<http://www.flmnh.ufl.edu/>)

Moncrief (2000) odhaduje jejich zbarvení. Barva srsti je jako u většiny předchůdců koní hypotetická. Mohli by mít hnědou srst se světlejším odstínem podbřišku. Je to základní savčí barevní vzor a dnes je často vidět u některých koní, oslů a zeber (kvaga a zebra Chapmanova). *Archaeohippus* mohl být pestře tečkovaný nebo pruhovaný jako dnešní lesní zvěř.

Během miocénu se rozšířila skupina **Anchitheriidae sensu stricto** (v užším smyslu slova). V Novém světě se rozšířily rody *Hypohippus*, *Megahippus* a *Kalobatippus* a v Starém světě rody *Sinohippus* a *Anchitherium* (Salesa et al., 2004). Podle MacFadden (1994) je to *Anchitherium sensu stricto*. Tato skupina je zřejmě monofyletický taxon. Spojují je společné znaky chrupu a zvětšení tělesné velikosti.

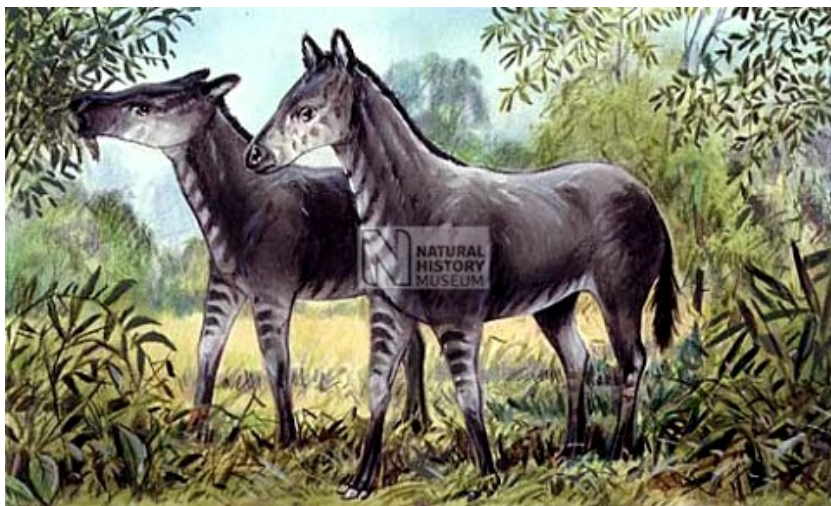
3.16 *Anchitherium*

(spodní - svrchní miocén, 23 – 11 mil. BC)

V Severní Americe vzniklo z *Miohippa* *Anchitherium*. Je to **hlavní vývojová větev koní**. Tento rod je jenom o něco pokročilejší než *Miohippus*, avšak některé druhy mají jeho dvojnásobnou velikost (Prothero and Schoch, 2002). Jejich průměrná hmotnost byla kolem 300 kg (Hulbert, 2003). Jednoduchý nízkokorunkový chrup zatím nemá žádnou specializaci pro tvrdou vegetaci. *Anchitherium* se od jeho předchůdců odlišuje jenom strukturou zubů. Hřebeny na zubech jsou blíž k sobě a okusování potravy je ostřejší. Okusovali listy na stromech, semena a ovoce. Končetiny mají zachované 3 prsty, které indikují, že nebyly specializované na rychlý běh v otevřené krajině. Pravděpodobně žili v lesních porostech. V teplejším období miocénu, který vystřídal chladnější oligocén, se začala měnit vegetace a nastaly příznivé podmínky pro savce, kteří se rozšířili. *Anchitherium* se stalo velmi úspěšným (Prothero and Schoch, 2002).

Anchitherium krátce po svém vzniku migrovalo do Evropy a Asie, kde se značně rozšířilo. Množství pozůstatků bylo nalezeno ve Francii (Prothero and Schoch, 2002). Tyto koně byli typickou složkou fauny savců na Pyrenejském poloostrově, kde ve svrchním miocénu zanikli (Salesa et al., 2004).

Druhy *Anchitheria* žijící lesním způsobem života se navzájem odlišovaly velikostí těla. Pravděpodobně jejich velikost závisela od typu potravy. Obývali místa s rozličnými typy lesní vegetace, proto jejich potrava byla v různém rozsahu od nízkých listů, ovoce, vrcholy keřů, po nižší větve stromů (Prothero and Schoch, 2002).



Obr. 22 *Anchitherium*

(<http://www.nhm.ac.uk/>)

Nové nálezy z Pyrenejského poloostrova svědčí o tom, že žili v relativně uzavřených a vlhkých lesních stanovištích, podobně jako *Anchitherium* z francouzských lokalit (Rotgers, et al. 2011).

Miyata and Tomida (2010) popsali kosti objevené v Japonsku. V Asii byli rozšíření méně, našlo se tam jenom několik druhů. Od evropských se odlišují chrupem, to znamená, že druhy ve východní Asii se časně diversifikovaly. Před vznikem japonského souostroví se jim naskytly vhodné podmínky během klimatického optima středního miocénu v teplém a vlhkém podnebí.

Anchitherium je výjimečné tím, že existovalo téměř 15 milionů let bez jakékoliv změny. Je to jeden z nejdelších rekordů pro savce a velice pozoruhodná doba pro koně (Prothero and Schoch, 2002)

3.17 *Hypohippus* a *Megahippus*

Anchitherium, které zůstalo v Americe, vytvořilo dva rody - *Megahippus* a *Hypohippus*. Měly velikost dnešních koní. Tyto rody se velice rychle vyvinuly z obvyklých velikostí jejich předchůdců až do koní, kteří dosahovali hmotnosti kolem 400 kg (Prothero and Schoch, 2002).

Hypohippus

(spodní – svrchní miocén, 16 – 10 mil. BC)

Stavba těla je podobná *Anchitheriu*. Kohoutková výška je přibližně 1 m. Chrup má výrazně nízké korunky. Živilo se okusováním šťavnatých rostlinných porostů. *Hypohippus* migroval do Eurasie a později, v období pliocénu, se dostal do Číny (Tomar and Singh, 2003).



Obr. 23 *Hypohippus* (<http://www.scientificamerican.com/>)

Megahippus

(střední miocén, 13 – 10 mil. BC)

Megahippus („Obrovský kůň“) je větší jak *Hypohippus*. Podobá se taky na *Anchitherium*. Jeho charakteristickým znakem jsou spodní řezáky, které mají tvar lžice (Tomar and Singh, 2003).

Rody *Hypohippus* a *Megahippus* byly úspěšnou skupinou, která existovala do konce miocénu, kdy žila spolu s různými koňmi skupiny Equinae. Jejich pozůstatky byly společně nalezeny v Nebrasce (Prothero and Schoch, 2002). *Anchitherium*, *Hypohippus* a *Megahippus* v pliocénu zanikli (Tomar and Singh, 2003).

3.18 *Sinohippus*

(střední – svrchní miocén, 10 – 4 mil. BC)

Sinohippus („Čínský kůň“) byl nalezen ve svrchnomiocenních depozitech v Číně, žil na území Asie (Prothero and Schoch, 2002). Několik jeho ostatků se našlo v Mongolsku. Fossilního záznamu je velmi málo. Velikost těla je podobná jako u *Hypohippa* a *Megahippa*. Spolu tvořili největší rody Anchitérií. Jsou si podobní také morfologií a chrupem. *Sinohippus* má ale odlišnou lebku. Od *Hypohippa* se zřetelně odlišuje ve vývoji *preorbital fossa* bez ostrých frontálních hranic. Tímto znakem se podobá více na evropské *Anchitherium* (Salesa et al., 2004)

Podle některých názorů reprezentoval linii potomků *Hypohippa* migrujících z Ameriky (Prothero and Schoch, 2002). Jejich původ ale nebyl úplně objasněn. Podle Salesa et al. (2004) je možné, že *Sinohippus* má blíže k *Anchitheriu*, než k rodům *Megahippus* a *Hypohippus*. Navzdory své velikosti, je více příbuzný eurasijskému *Anchitheriu* a tvořil obrovitý rod Anchitheriinae Starého světa, který tak zvětšil svou biologickou rozmanitost. Pravděpodobně žil taky v lesích.

Sinohippus se rozšířil dále do Evropy. V Evropě během miocénu proběhly dvě koňské migrace. Nejdříve to bylo ve spodním miocénu *Anchitherium* později ve svrchním *Hipparion*. Náhlé objevení *Sinohippa* v evropské fauně podporuje hypotézu, že byl součástí imigrační vlny ze západní Asie, které součástí byl *Hipparion* (Salesa et al., 2004).

Koncem spodního miocénu poklesla diverzita *Parahippa*. Ve vývoji pokračuje další 4 miliony let, ale do centra pozornosti se dostává jiná skupina. V severoamerické fauně equidů se stává dominantním rod *Merychippus* pro další 3 miliony let (Hulbert, 2003).

3.19 *Merychippus*

(spodní – střední miocén, 16 – 10 mil. BC)

Merychippus je většinou považován za samostatný rod. V současnosti tento názor neplatí. Hulbert (2003) uvádí, že sem nepatří jenom jeden rod, ale skupina koní, které reprezentují více samostatných oddělených linií. Jejich fylogenetická historie ale není úplně objasněna. MacFadden (1994) definuje *Merychippa* jako polyfyletické seskupení koní se subhypsodontním až hypsodontním chrupem. Rod *Merychippus* není jednoduché určit, protože jeho druhy tvoří nepatrné mezistupně mezi rodem *Parahippus* na jedné straně a rody *Pliohippus*, *Calippus*, *Nanippus*, *Hipparion* a *Neohipparion* na straně druhé. V užší interpretaci *Merychippus* zahrnuje tyto uvedené druhy. Někteří autoři sem zahrnují také *Protohippus sensu lato* (v širším smyslu slova), ale tato interpretace už dnes není preferovaná. Recentní systematické studie se pokouší jejich taxonomické začlenění objasnit. Druhy dříve přidělené k *Merychippovi* budou nejspíše roztrženy do jiných rodů Equinae nebo zařazeny k *Hipparionovi*.

U *Merychippa* nastávají významné změny. Velikost těla roste, kohoutková výška je kolem 1 m. Začíná se výrazně měnit chrup (Tomar and Singh, 2003). Špičáky se zmenšily a diastema prodloužila. Premoláry jsou už plně molarizovány s tvarem stejným jak u dnešního koně (Roček, 2002). Mléčné zuby mají ještě nízké korunky a není na nich téměř žádný cement (u některé druhy bez cementu, jiné slabě pokryty cementem). Trvalé zuby už mají trochu vyšší korunky, které silně pokrývá cement. *Merychippus* prochází k spásacímu typu potravy. Tvarem lebky je dost podobný rodu *Equus* (Tomar and Singh, 2003). Orbita se zezadu oddělila od spánkové jámy a uzavřela (Roček, 2002). Loketní a vřetenní kost srostly, lýtková kost se redukovala. Zastupuje ji už jen nefunkční kost bodcovitá, která vyčnívá směrem dolu od hlavy kosti holenní. Končetiny mají zachované 3 prsty, ale dva boční se



zkrátily a zmenšily. Váha spočívá výlučně na prostředním prstu, ze kterého se vytvořilo velké konvexní kopyto (Tomar and Singh, 2003). Pohyb se zrychlil a koňovití prošli do otevřených travnatých stepí, které během miocénu v Severní Americe postupně nahrazovaly lesy (Roček, 2002).

Obr. 24 *Merychippus*
(podle Zallinger, R. F.) (<http://www.amnh.org/>)

3.20 *Protohippus*

(střední – svrchní miocén, 14 – 2 mil. BC)

Protohippus vznikl ve svrchním miocénu z *Merychippa*. Někdy bývá zařazen jako jeho podrod (Tomar and Singh, 2003), ale, jak je uvedeno výš, dnes se spíš považuje za samostatný rod. *Protohippus* je středního až velkého rámce. Končetiny jsou tridaktylní. Na lebce je zřetelná *dorsal preorbital fossa*, v její zadní části se nachází velké slzní kosti a začínají se tvarovat slzní kanálky. *Malar fossa* zcela chybí (MacFadden, 1998). Mléčný i trvalý chrup je hypsodontní (s prodloženou dobou růstu) a silně pokrytý cementem. Z koní se stávají spásači (Tomar and Singh, 2003).

3.21 *Pliohippus*

(střední – svrchní miocén, 16 – 6 mil. BC)

Pliohippus vznikl z v spodním miocénu z *Merychippa*. Kohoutková výška se pohybuje kolem 1 m. Je to první jednoprstý kůň. Na zubech se značně zvýšily korunky. Na lebce se objevuje před očnicovým obloukem zvláštní jáma (Tomar and Singh, 2003). Někteří autoři tento rod považují za předchůce koní Afriky, zeber (*Hippotigris* Hamilton-Smith, 1841 (Musil, 1987)).



Obr. 25 Rekonstrukce *Pliohippus* „přechodný kůň“
z fosilních ložisek v Nebrasce

(podle Marcuson, M.) (<https://www.flmnh.ufl.edu/>)

3.22 *Calippus*

(střední – svrchní miocén, 16 – 6 mil. BC)

Z *Merychippa* dále vzniká v spodním miocénu trpasličí rod ***Calippus***. Tyto koně byly velmi malého vzrůstu (Tomar and Singh, 2003). Moláry a premoláry mají jednoduchou sklovinu. Na lebce jsou relativně dobře vyvinuté *posterior* a *anterior fossa*. Žili na území Severní Ameriky, kde i zanikli (Johnston, 1937).

Koncem miocénu se koně rozdělili do několika docela odlišných linií. Většinu z nich zůstávají zachovány 3 prsty na končetinách. Vzniká skupina tříprstých spásačů – ***Hipparion***, ***Neohipparion*** a ***Nannippus***. Na rozdíl od *Merychippa* mají všichni hypsodontní chrup s korunkami, které se obrušují. Tyto rody jsou blízce příbuzné a vzájemně dost podobné. Vytrvaly do spodního pliocénu, kdy zanikly (Tomar and Singh, 2003).

3.23 *Cormohipparion*

(střední miocén – svrchní pliocén, 14 – 2 mil BC)

Byli středního až velkého rámce s mírně silnějšími tridaktylními končetinami. Lící chrup je hypsodontní. Horní moláry mají oddělený protokon a spodní začínají mít kabalinní tvar, což je dobře viditelné u mladších druhů. Na lebce jsou dobře rozlišené slzní kanálky. *Malar fossa* chybí. *Preorbital dorsal fossa* je dobře vyvinutá a z přední i zadní strany výrazně ohraničená (MacFadden, 1998). Tento rod má v porovnání s ostatními Hipparionini jinou morfologii lebky. *Nasomaxillary preorbital fossa* je relativně dobře vyvinutá s obvykle kontinuálním předním okrajem. Tato struktura je taxonomickým znakem koní patřících do rodu ***Cormohipparion***. Lebka ***Hippariona*** tento charakteristický znak postrádá, na základě toho bylo několik jeho druhů přearoženo do rodu ***Cormohipparion*** (Skinner and MacFadden, 1977).

Skinner and MacFadden (1977) zjistili, že předchozí hypotézy, podle kterých byla radiace Hipparionini v Starém Světe monofyletická, neplatí. Na základě mimořádného rozvoje *nasomaxillary preorbital fossa* u ***Cormohippariona*** předpokládají, že jejich radiace byla polyfyletická, v Starém i Novém světě. V západní části Starého světa Hipparionini

pravděpodobně představují geologicky synchronní první výskyt polyfyletických taxonů, z nichž jedním byl *Cormohipparion*.

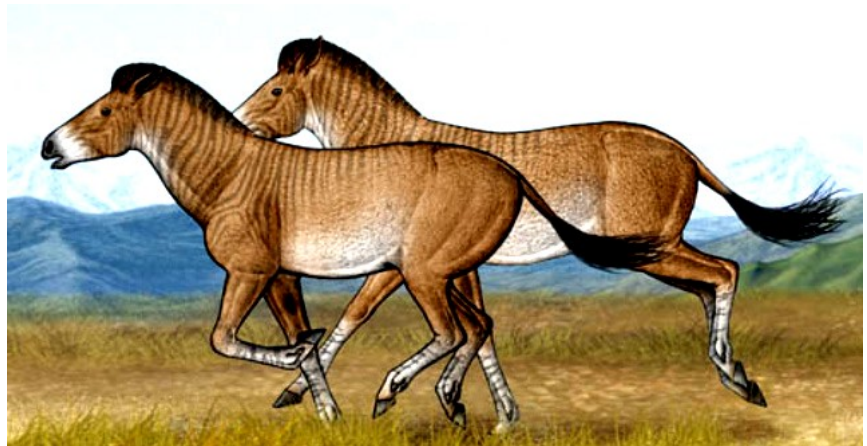
3.24 *Hipparion*

(střední miocén – střední pleistocén, 14 – 1 mil. BC)

Chrup je hypsodontní a končetiny tridaktylní. *Hipparion* byl rozšířený v celém Starém světě. Jeho kostry se vyskytují v pliocenních horninách na mnoha místech, od Číny přes západní Evropu (India, střední Asie, Řecko, Španělsko) po Afriku (Tomar and Singh, 2003).

Deng et al. (2012) popisují lokomoci *Hippariona*. V jihozápadním Tibetu byly nalezeny kostry druhu *H. zandaense*, mají zachovány všechny končetiny, pánev a částečně obratle. Podle morfologických znaků dedukují typ jejich pohybu. Byl to rychlý kůň, který žil v stepních biotopech. Měl schopnost rychlého běhu a dlouhého stání, což bylo prospěšné na otevřených stanovištích.

Obr. 26
Rekonstrukce pohybu
Hipparion zandaense
v otevřeném stepním
stanovišti tibetské
plošiny
(podle Chen, Y.)



(<http://www.sci-news.com/>)

Koně se poprvé dostali do Afriky. Během pliocénu se v Africe vytvořila větev *Stylohipparion*. Koně rodu *Stylohipparion* žili v pleistocénu v Africe spolu s předchůdci zeber (Tomar and Singh, 2003). Africké druhy *Hippariona* se našly i v Evropě. V tom období nastávaly střídavé periody sucha, které souvisely s vysycháním Středozemního moře. Vyschlá středomořská pánev zapříčinila vysychání rozsáhlých okolních oblastí. Zvířata tak

mohla procházet mezi kontinenty v obou směrech. Do Evropy proniklo mnoho afrických druhů, jejichž pozůstatky se tady našly (Špínar, 1986).

Hipparion vymřel před současností (naším letopočtem). Byly to poslední tříprsté koně (Tomar and Singh, 2003).

3.25 *Pseudhipparion*

(střední miocén – spodní pliocén, 16 - 5 mil. BC)

Končetiny jsou tridaktylní. Na lebce je *dorsal preorbital fossa* je jen málo rozvinutá, s nevýraznými hranicemi. *Mallar fossa* chybí. Mezi kostmi nosu a horní čelisti je jen málo zřetelné ohraničení předních zubů. Diastema za špičáky je kratší. Na zubech se během včasného opotřebení izoluje protokon, který je veliký a elipsovitý. Premoláry mají oddělený metakonid a metastylid. Nachází se na nich plochý ektoflexid. Chrup je na různých stupních hypselodontní a začíná být hypselodontní (trvale rostoucí). *Pseudhipparion simpsoni* Webb and Hulbert Jr., 1986 je jediný známý fosilní kůň, který má částečně rostoucí chrup, je to počátek hypselodontního chrupu. Řezáky těchto koní dorůstají a lícni zuby dokončí svůj růst v rané ontogenezi. U pozdějších forem mají zuby velmi vysoké korunky (MacFadden, 1998).

3.26 *Neohipparion*

(střední miocén – spodní pliocén, 14 – 5 mil. BC)

Na končetinách jsou zachovány kompletní postranné prsty podobně jako u *Merychippa*. Zuby jsou v čelisti zahnuté a směřují dovnitř (Tomar and Singh, 2003).

Hipparionini existovalo ve více formách. *Hippotherium*, *Eurygnatohippus* byly jihoafrické formy se štíhlými končetinami. Podle nálezů ze Sahabi v Libyi existovaly ještě další dvě formy s odlišnou stavbou těla. *Cremohipparion* má štíhlé končetiny a žil v otevřené krajině. *Sivalhippus* je mohutnější, s robustními končetinami a obýval lesy (Bernor and Scott, 2003).

3.27 *Nannippus*

(střední miocén – svrchní pliocén, 14 – 4 mil. BC)

Nannippus je další trpasličí forma koní. Končetiny a chrup má stejné jako *Neohipparion* (Tomar and Singh, 2003). Velikostí jsou podobní rodu *Calippus* (Johnston, 1937).

3.28 *Dinohippus*

(svrchní miocén – spodní pliocén, 10 – 4 mil. BC)

Protokon svrchní části korunek je hranatého tvaru a při opotřebení se stávají kulatější. (Dalquest, 1978). Někteří autoři ho považují za časný rod *Equus*, ale spíš se považuje za samostatný rod, jako jeho předchůdce. Ve svrchním miocénu se rychle rozšířil směrem na východ. Jejich nejčasnější známý výskyt byl v Oregonu, krátce poté přišel na Floridu. Tento rod nebyl velmi rozšířený, až do doby, kdy *Hipparion* a ostatní tříprsté koně vyhynuli (Hulbert, 2003).

3.29 *Astrohippus*

(svrchní miocén – spodní pliocén, 10 – 5 mil. BC)

Struktura jeho končetin není popsána, ale nejspíše byly monodaktylní a chrup měl vysoké korunky. Spolu s rody *Dinohippus* a *Equus* (morfologicky je jim obdobný) se stali dominantní složkou fauny Severní Ameriky. V období spodního pliocénu kolem 4, 5 mil. let všechny koně s výjimkou rodu *Equus* vyhynuly (Hulbert, 2003).

3.30 *Plesippus*

(spodní pliocén, 5 – 0 mil. BC)

Rod *Equus* vznikl v Severní Americe koncem pliocénu z *Pliohippa*. První druhy rodu *Equus* mají podobný chrup jako pozdní formy *Pliohippa*, proto byli umístěni do samostatného

podrodu *Plesippus*. Pokročilejší druhy *Plesippa* z Ameriky migrovaly do Starého světa. Jeho pozůstatky z pleistocénu byly nalezeny téměř po celém území (Tomar and Singh, 2003).

Ve svrchním pliocénu některé pokročilejší druhy *Plesippa* migrovaly do Jižní Ameriky přes Panamskou šíji. Tam z nich dost rychle vznikly 3 rozličné rody, které žily v Jižní Americe - *Hippidion*, *Onhippidium* a *Parahipparion* (*Hyperhippidium*) (Tomar and Singh, 2003).

3.31 *Hippidion* a *Onhippidium*

Vznikli ze skupiny jednoprstých koní Severní Ameriky. Tvoří jednu z nejznámějších skupin fosilních koní plio – pleistocenních ložisek Jižní Ameriky. Kdysi se mělo za to, že přežili jenom na území Jižní Ameriky, potom byly nalezeny jejich druhy v Arizoně, Texasu a Kalifornii. Tyto oba rody se vyznačují neobvyklým typem nosní modifikace. Na nosní kosti se retrahovaly zářezy a následně se tím nosní kosti prodloužily. Je to struktura charakteristická pro některé savce. Má ji například tapír, kterému se vytvořila jako adaptace na přítomnost chobotu. U ostatních koní jsou zasunutá nosní kosti raritou. I když tato zvláštnost byla popsána u některých *Hipparionů* z Eurasie, kteří pravděpodobně měli nos podobný tapírovi, tento typ nosu je přítomen jenom u rodů *Hippidion* a *Onhippidium*. Na rozdíl od tapíra se koním nevyvinuly choboty, protože v porovnání s ostatními chobotnatými savci, jejich nosní kosti nejsou retrahované v posteriorním směru. Prodloužení nosní přepážky způsobilo omezení pohybu měkkých anatomických struktur. Kosti tohoto typu musely mít velmi silnou oporu v chrupavce nosní přepážky a okolních tkáních. Tento typ modifikace nejspíš vznikl jako adaptace související s čichem (MacFadden and Skinner, 1979).



Obr. 27 lebka *Hippidiona*
(<https://www.flmnh.ufl.edu/>)

Hippidion (svrchní miocén – holocén, 5 mil. – 10 000 BC)

Zuby, zejména řezáky jsou pokryty cementem. Na rozdíl od primitivních koní jejich pohlavní dimorfismus se projevuje přítomností špičáků jenom u samců. Jeho výrazným zubním znakem je hlavně hluboký ektoflexid (MacFadden and Skinner, 1979). Podle morfologie končetin byl *Hippidion* přizpůsobený vlhkému prostředí s měkkou půdou. Nálezy

těchto koní z Argentiny pocházejí z období 12 – 10 000 let BC, ze stejného období, kdy tyto oblasti začali osídlovat první lidské skupiny. To podporuje hypotézu, že byli loveni prehistorickým člověkem a stali se důležitým zdrojem společenství lovců a sběračů (Alberdi et al., 2001).

Na původ *Hippidiona* Severní Ameriky jsou různé názory. Dříve byli zařazeni všechny hippidiformní koně (podle tvaru lebky) do rodů *Hippidion* nebo *Onohippidium*. V současnosti, na rozdíl od předchozích morfologických studií, molekulární data nasvědčují tomu, že *Hippidion* je dnešním koním mnohem blíž, než se myslelo. Je možné, že taky vznikl mnohem později, jak se obvykle jeho věk datuje. *Hippidion* se objevil v Jižní Americe krátce po vytvoření Panamské šíje, která umožnila zvířatům přecházet mezi kontinenty. Je považován za potomka primitivní skupiny koní miocénu, která se lišila od rodové linie koňovitých (kde patřili kabaloidní koně, osli a zebry). Nové studie naznačují, že *Hippidion* je nejspíše členem současného rodu *Equus*, se zvláštním vztahem k divokému koni (*Equus ferus*) (Weinstock, et al., 2005).

Onohippidium

(svrchní miocén – svrchní pleistocén, 6 – 1 mil. BC)

Stavba těla je podobná jako u *Hippidiona*. Na lebce je dobře rozvinutá dorzální *lacrima fossa*, ventrální *malar fossa* chybí. *Preorbital facial fossa* jsou hluboké. Řezáky mají cement a zaoblený protokon. Vrstva skloviny na zubech je dost jednoduše tvarovaná. Premoláry jsou větší než moláry. Na spodních zubech mezi protokonidem a metakonidem se nachází hluboký ektoflexid (MacFadden and Skinner, 1979).

3.32 *Equus*

(spodní pliocén, 5 – mil. BC – recent)

Chrup je hypselodontní s velmi vysokými korunkami. Na kousací ploše stoliček u dospělých jedinců se nachází soustava vrstev cementu a skloviny. Jejich odolnost je různá a následkem opotřebování vzniká na kousacích plochách nerovný povrch s ostrými hranami, které se neustále obrušují (Roček, 1985). Nejtypičtější charakteristikou rodu *Equus* je chrup na molárech mandibuly. Nachází se na nich ektoflexid (pohloubená oblast mezi protokonidem a hypokonidem). Ektoflexid je průměrně rozložený na sklovině vnějšího okraje spodního

lícniho chrupu. Jednotlivé druhy se vzájemně liší rozdílnou hloubkou ektoflexidy. Další významný rozdíl mezi druhy je v tvaru linguaflexidy (prohlubina mezi metakonidem a metastilidem). U některých druhů je ve tvaru V a u jiných ve tvaru U (Dalquest, 1978). Počet zubů je 40 u hřebce a 36 u klisny a zubní vzorec 3, 0 – 1, 3 – 4, 3. Někdy může být přítomen malý P1, nazývaný vlčí zub, který se dnes u koně vyskytuje jako fylogenetický atavismus. Ostatní premoláry jsou molarizovány, značně velké a čtvercového tvaru. Lícni chrup je morfologicky lofodontní a sklovina je složena ze spletitých smyček a závitů. Vrstva dentinu a cementu tvoří trvanlivé ostré povrchy (Bennett and Hoffmann, 1999). Lebka a chrup koně jsou přizpůsobeny pro pastvu. Lebka je poměrně malá, zatímco orbita dost velká s kompletní postorbitální oblastí. *Maxilla* i *mandibula* jsou dlouhé. Největší drtící síla při žvýkání potravy spočívá na přední části čelisti a pod jejím kloubem. Kořeny horních zubů sahají hluboko do lebky. Horní moláry mají 3 kořeny a spodní 2. Aby kořeny nezasahovaly orbitu, *maxilla* se posunula dopředu před orbitu. Rovněž, aby měly vysoké zuby dostatek místa, čelist se prohloubila. Tři páry řezáků jsou tupé, jednotlivě zakořeněné, umístěna na přední okraj horní a dolní čelisti. Fungují jako prostředek na uchopení krmiva, které kůň pak pohybem hlavy proti chrupu odtrhne. V obou čelistech je přítomna dlouhá diastema. U samců se v ní nachází tupě kuželovité špičáky, které jsou ale ve vztahu k lebce a tlamě malé (Bennett and Hoffmann, 1999). Endokraniální odlitky lebek koní ukazují, že hypofýza rodu *Equus* je mnohem větší, než u jeho fosilních předchůdců. Existuje úzká korelace mezi velikostí těla a hypofýzou. Hormony hypofýzy zprostředkovávají nejen růst těla obecně, ale také velikost některých jeho částí (Edinger, 1948).

Postkraniální kostra jako celek má rozměry typické pro kopytníky. Končetiny rodu *Equus* jsou srovnatelné s dalšími unguligrádními čtyřnožci, proximální části končetin jsou krátké a distální dlouhé. Apendikulární skelet je určen především pro funkci pohybu vpřed a vzad. Hrudní koš je z boku zploštělý a všechny společné distální plochy jsou zakřivené anebo drážkované, následkem čeho inhibují nebo úplně zabraňují bočnímu a rotačnímu pohybu. Postkraniální kostra ukazuje zachování některých primitivních vlastností, jako je například jednoduchá hleznová kost. Společnou charakteristikou s celým řádem lichokopytníků je mohutná šikmá klobní kladka a zachování velké třetí trochleární části na diafýze kosti stehenní. Mezi specializované funkce patří spojení distálních hrotů loketní a vřetenní kosti, rovněž holenní a lýtkové kosti. Dalším znakem je kompletní ztráta čtyř bočních prstů na všech končetinách, takže jsou zachována jen metapodia. Dále ztráta klíční kosti stejně jako u jiných rychle se pohybujících savců, cervikalizace prvního hrudního obratle (Bennett and

Hoffmann, 1999). Monodaktylní končetiny umožňují velmi rychlý pohyb v otevřených stepích (Roček, 1985).

Equus se poprvé objevil před 4 - 4,5 mil. let v Severní Americe (Orlando et al., 2013). Vyvinul se ze svého předchůdce - *Dinohippus Mexicanus* Lance, 1950 (Hulbert, 2003).

Nejprve, než začnu s vývojem rodu *Equus*, vrátím se ještě k jeho vztahu s rodem *Hippidion*. Předtím se předpokládalo, že *Equus* vznikl z rodu *Dinohippus* a *Hippidion* z *Pliohippus* (sensu lato, kde patří i *Astrohippus*). Podle mnohých zubních, kraniálních a postkraniálních znaků byli *Equus* a *Hippidion* považováni za dvě odlišné fylogenetické skupiny s časovým rozdílem asi 10 mil. let. Později se ukázalo, že *Equus* je parafyletická skupina, jejíž součástí je *Hippidion* (byly porovnány mtDNA rodu *Equus*, podrod *Amerhippus* Hoffstetter, 1950 a *Hippidion*). Podle nových poznatků odhad časového rozpětí mezi nimi není správný a bude ještě přehodnocen. Data naznačují, že *Hippidion* není samostatný rod, ale jenom člen druhu *Equus caballus*. *Amerhippus* byl největší equid z Jižní Ameriky. Byl součástí druhu *Equus caballus* a spolu s *Hippidionem* tvořili jeho dvě linie. Z těchto výsledků plynou dva závěry. Buď je současný fylogenetický strom koně nesprávný (pokud jde o časový vývoj) nebo taxonomické zařazení fosilií *Hippidion* je nesprávné a budou se muset přeradit do vyhynulých linií equidů. Takové nové studie jenom potvrzují velkou fenotypovou plasticitu koní a poskytují nový pohled na taxonomii (Orlando et al., 2008).

Equus má polyfyletický původ (Dalquest, 1978). Nejstarší známý druh je *Equus (Dolichohippus) simplicidens* Cope, 1892 (Musil, 1987). Tento druh byl kdysi zařazen do rodu *Plesippus*, ale v současnosti je klasifikován jako *Equus*, podle některých názorů má zvláštní vztah k zebře Grévyho (*Equus grevyi* Oustalet, 1882) (Hulbert, 2003). Eisenmann and Baylac (2000) uvádí, že rod *Equus* lze zcela dobře odlišit od rodu *Plesippus*. Analýza prostřednictvím jednoduché bivariační diskriminace pomocí celkové délky kostry a patrové lebeční délky ukázala, že je umožněno téměř kompletní rozlišení mezi mladšími druhy podrodu *Equus* a starými plesipními a také i stenonnými formami. Tento moderní vzor se pravděpodobně vztahuje k většímu objemu mozku. Podle toho se domnívají, že druhy staré méně než 1,5 mil. let můžou být považované za blízké příbuzné vyhynulé zebry Grévyho, zebry horské, kvagy a moderního koně. Z toho vyplývá, že rod *Equus* netvořil samostatnou větev, která vznikla z *Plesippa*.

Equus simplicidens se během svrchního pliocénu rozšířil po Severní Americe (Hulbert, 2003). Byla to forma equidů střední velikosti, kolem 150 cm kohoutkové výšky, charakterizovaná delší hlavou oproti svým předchůdcům (Bennett, 1998). Tato větev koncem pliocénu migrovala do Starého světa, kde se z ní vyvinuly další druhy. Nejstarší a také dobře zdokumentovaný, *Equus livezovensis*, pochází z Itálie, Španělska a jižního Ruska. Je velmi podobný svému severoamerickému předchůdci, až na prodlouženější kosti končetin. Postupně byl nahrazen druhy podobně velkými, ale s komplexnějším chrupem, méně zřetelnou *facial fossa* a hlubším nosním zářezem (Hulbert, 2003). Nejvíce rozšířený (od západní Evropy po střední Čínu) byl *Equus stenorius* (Musil, 1987). Objevil se asi před 2 miliony lety v Eurasii a Severní Americe. Stenoidní koně byly dentálně primitivní. Žily v Novém světě až do konce pleistocénu. V Eurasii pokračoval jejich vývoj další milion let (Bennett a Hoffmann, 1999). V severní Číně vznikl druh *Equus sanmeniensis* a v Indii *Equus namadicus*. Tyto formy ale ještě nejsou úplně kabaloidní, ty pravděpodobně vznikly až v středním pleistocénu (Musil, 1987). *E. stenorius* byl klíčovým bodem, který odstartoval první velkou diverzifikaci koní rodu *Equus* v Starém světě. Pravděpodobně to byl předchůdce druhů *Equus bressanus* ze západní Evropy (největší kůň Starého světa), *E. namadicus* a jeho příbuzných druhů z indického subkontinentu, dále *Equus numidicus* a *Equus mauritanicus* ze severní Afriky. Ty jsou považovány za možné předchůdce dnešních zeber. Z *E. numidicus* vznikli subsaharské pleistocenní druhy, jako zebra Grévyho a zebra horská. *E. mauritanicus* je příbuzný dnešním stepním zebrám (*Equus burchelli* Gray, 1824) vyhynulé kvage z jižní Afriky, a podle některých názorů taky zebře horské (Hulbert, 2003).

V pliocénu bylo podnebí charakteristické etapami ledových (glaciálů) a meziledových dob (interglaciálů). Jsou typická klimatickými výkyvy a střídáním teplých a chladných období. Během zalednění se měnila vegetace Evropy. Významným faktem je, že stromy v podstatě vymizely z Evropy. Na sever od Pyrenejí, v jižním úpatí Alp a Karpat, s výjimkou pásu zalesněné tundry a stepi v centrálním Rusku, vznikali rozsáhlé bezlesé oblasti. Opadavé druhy stromů byly omezeny na jižní konec Pyrenejského, italských a balkánských poloostrovů, na pobřeží Barbary a Malé Asie. Podmínky ledových dob jsou datovány na dobu trvání asi 70 000 let ve 2 fázích. V 3. fázi se do značné míry vrátily teplejší podmínky, v době asi 25 000 let BC. Po prvním post - glaciálním období nastalo chladné počasí (10 000 let BC). Opět zanikla většina stromů ze severu od Alp. V Evropě nastala čtyři glaciální období oddělená interglaciálami, během kterých bylo klima poněkud podobné současnosti. Na Sibiři

nastala jenom dvě zalednění, východní Sibiř podléhala klimatickým změnám méně, než ostatní palearktické části (Moreau, 1955).

Současní zástupci rodu *Equus*, první praví **kabaloidní koně**, se objevili spolu s osly, oba mají pravděpodobně původ v Severní Americe (Hulbert, 2003). Norman and Ashley (2000) odhadují, že k divergenci současných druhů eqidů došlo před 3 mil. let. Krátce na to se z kabaloidní linie oddělili osli.

Jak už bylo uvedeno, podle nových analýz DNA z koňské kosti, 700 000 let staré, linie *Equus* vznikla v době 4 – 4,5 milion let BP, kdy žil společný předchůdce koní a osů (Orlando et al., 2013).

Původ kabaloidních koní není úplně jasný (Bennett a Hoffmann, 1999). Podle Azzaroli (1992) jejich zdrojem v Severní Americe byl *Equus idahoensis*, boční větev z *E. simplicidens*, ze svrchního pleistocénu. Jejich nálezy pocházejí z období svrchního pleistocénu, z doby kolem 1,5 mil. let BC. V Eurasii se objevili o něco později, kolem 900 000 let BC (Hulbert, 2003). V středním pleistocénu tam migrovali větší formy ze Severní Ameriky. Byly většího nebo středního vzrůstu, avšak objevila se jedna trpasličí forma – *Equus missi*, která byla výjimkou (Forsten, 1988). Byly různě specializované, asijské formy se štíhlejšími končetinami byly přítomny v Evropě během svrchního pleistocénu, ale dnes jsou omezené jenom na horské regiony centrální Asie a Středního východu. Původ afrického osla (*Equus Africanus* Fitzinger, 1857) a jeho domestikovaného potomstva není úplně jasný. Mohou mít též jiné, oddělené severoamerické předky (Hulbert, 2003). Nálezy kabaloidních forem pochází hlavně z období středního pleistocénu, bohaté nálezy má *Equus mosbachensis*. Z kabaloidních forem dále vznikly druhy *Equus abeli* a *Equus taubachensis*. Je možné, že tyto poslední 3 druhy, podle jejich velmi podobné morfologie, jsou jenom *E. mosbachensis*. V střední a západní Evropě koncem pleistocénu vznikl *Equus germanicus* Nehring, 1804. Někteří autoři se domnívali, že jeho pozůstatky patří koni Převalského, ale nálezy nasvědčují tomu, že *Equus przewalskii* žil pouze v Asii (Musil, 1987).

V tom období v Severní Americe existovali taky velmi malé formy *Equus*. Byly nalezeny v pleistocenních depozitech v USA a Mexiku. *Equus conversidens* s krátkými silnými končetinami a *Equus tau* s dlouhými štíhlými končetinami nebyly v severoamerické fauně pleistocénu výjimkou. Jejich taxonomické zařazení bylo zprvu sporné, proto bylo původně klasifikovaných 9 druhů, ale všechny jsou jenom synonymy k dvěma výše uvedeným. Do *E. tau* patří podrod *Hemionus* Pallas, 1775 (Dalquest, 1979).

Původ dalšího podrodů koní, divokých oslů, není úplně objasněn. Někdy se odvozují od malých forem *E. stenorhis*. V pleistocénu a spodním holocénu byl rozšířen po celé Evropě a částečně Asii *Equus (Asinus) hydruntinus* Regalia, 1904. Poloosli pocházejí ze stejné výchozí formy, v pleistocénu byli poměrně hodně rozšířeni (Musil, 1987). *Equus hydruntinus* je stenonidná forma, mnohem menší jako *Equus caballus*. Žil spolu s kabaloidními koňmi až do konce pleistocénu (Forsten and Dimitrijević, 2003). *Equus hydruntinus* obývali Evropu a Blízký východ více než 300 000 let. Paleontologické údaje po dlouhou dobu nedokázaly umístit *Equus hydruntinus* do fylogenetického stromu. Byly konfrontovány s tím, že tento rod sdílí primitivní znaky původu zeber a oslů, a získané znaky s osly a divokými osly. Analýza nedávno objevené lebky však ukazuje jeho vztah s *E. hemionus*. Extrakce DNA z dávných vzorků *E. hydruntinus* z Krymu a Íránu poskytla 134 - 288 párů bází kontrolní oblasti mtDNA a 143 párů bází genu pro cytochrom b. Tato analýza podporuje příbuznost *Equus hydruntinus* a *Equus hemionus* (což vychází stejně z analýz lebky a kostí končetin) a odmítá příbuznost obou s *E. burchelli* (co vyhodnotila zubní morfologie). Morfologie chrupu může mít nízkou taxonomickou hodnotu, pokud byla použita samostatně pro stanovení fylogenetických vztahů equidů. Mezi zkoumanými vzorky byla zjištěna malá genetická vzdálenost, oba vzorky patří ke stejnému druhu. Předpokládaný zeměpisný rozsah *E. hydruntinus* byl omezen na oblast Evropy, Izraele a Turecka. Podle této studie ho lze rozšířit směrem na východ až k Íránu (Orlando et al., 2006).

Druhy *Equus* dominovaly ve fauně spodního pleistocénu v Severní Americe, rozmanitostí, početností a zeměpisným rozšířením (Guthrie, 2003). Moderní koně rodu *Equus* v pleistocénu opět migrovali do Jižní Ameriky, kde nahradili své starší předchůdce (Tomar and Singh, 2003).

Do holocénu už zde však nepřežil žádný druh koně (Guthrie, 2003). Churcher and Stalker (1970) uvádí, že v Kanadě byly nalezeny pozůstatky malého glaciálního koně z doby 8000 let BP. Tehdy žili asi nejmladší domorodé fosilní koně v Americe.

Po období doby ledové koně v Americe záhadně vyhynuly. Jak k tomuto vymírání došlo? Na to dosud neznáme přesnou odpověď (Tomar and Singh, 2003).

Žádná jiná událost, kromě zániku dinosaurů na konci křídy, nebyla předmětem různorodějšího a rozsáhlejšího spekulování. Existuje množství hypotéz (Martin and Neuner, 1978).

Bílek (1957) se domnívá, že vyhynutí koní mohla zapříčinit nějaká hromadná nákaza. Podobně téměř vyhynuli kaferští buvoli v jižní Africe, když domácí skot ze střední Afriky přinesl nemoc nagana.

Jedna z nejatraktivnějších hypotéz předpokládá, že za zánik mnoha druhů savců byly zpočátku zodpovědné severoamerické národy. Získala obecné přijetí a je známa jako „ničivá hypotéza“. Paleontologie obratlovců ale upřednostňuje spíše modely změny životního prostředí. Podle vykopávek v americké jeskyni Trap došlo koncem pleistocénu (12 – 8000 BC) v Severní a Jižní Americe ke klimatickým změnám (Martin and Neuner, 1978).

Načasování jejich regionálního vymírání a doprovodné evoluční změny jsou jen málo známy (Guthrie, 2003). Ve snaze zdokumentovat zánik dvou aljašských koní z pleistocénu, zkoumal Guthrie (2003) množství zkamenělin pro radiokarbonové datování. Ukázalo se, že koně před vyhynutím prošli zásadním snížením velikosti těla. Domnívá se, že tento pokles velikosti a následnou regionální extinkci, která se datuje na 12 500 let BP, lze nejspíš přičíst klimatickým a vegetačním změnám. V pleistocénu reagovali na různé změny klimatu i ostatní velcí savci.

Equus žijící v Starém světě byl během svrchního pleistocénu rozšířen v centrální oblasti Balkánu, v hornaté oblasti Srbska a Černé Hory. Fosilie nalezené v těchto oblastech jsou podobné těm z okolních zemí. Pravděpodobně ukazují význam říčních údolí jako migrační trasy koní. Koně procházeli přes údolí řeky Moravy, které probíhá zhruba jiho – severním směrem, Dunaj a řeku Tisa, říční údolí Maďarské a Panonské nížiny, severní Řecko na jihu a údolí řeky Vardar v Makedonii. V pleistocénu se pravděpodobně touto cestou rozšiřovali i ostatní velcí savci. Na Balkánu byly rozšířeny *Equus caballus* a v Černé Hoře *E. stenorhinus*. Jejich pozůstatky byly nalezeny v lužních a jeskynních depozitech. Na konci pleistocénu kabaloidní koně z těchto míst zmizely, zatímco *E. hydruntinus* tam nadále žil až do neolitu (Forsten and Dimitrijević, 2003).

3.32.1 *Equus caballus*

Kabaloidní koně, skupina zahrnující dnešního *E. caballus* a *E. przewalskii*, se rozšířili ze Severní Ameriky do Asie na konci spodního pleistocénu. Tato skupina se stala velmi úspěšnou v severní Eurasii, kde z velké části nahradili *E. stenorhis* a jeho potomky (Hulbert, 2003).

Equus caballus je ze všech druhů patřících do rodu *Equus* největší. Rozdíl je v proporcích těla. Má v průměru nejvyšší hmotnost, nejširší a nejdelší hlavu a nejtěžší končetiny. Charakterizuje ho protáhlá lebka, velká dorsolaterálně orientovaná orbita, rovné oválné zuby (Bennett, 2008), široké řezáky a dlouhá řada molárů, velký horní lící chrup, obvykle s dlouhým oboustranným protokonem. Charakteristickým znakem je entoflexid ve tvaru U (mezi metaknidem a metastylidem) na spodním chrupu (*E. stenorhis* ho má ve tvaru V) (Forsten, 1988). Dorzální oblast je vždy mnohem lehčí než ventrální. Uši jsou kratší a kopyta kulatější. Nejčastější pigmentace srsti je jednobarevná (Bennett and Hoffmann, 1999).

Z fylogenetického hlediska jsou zajímavými útvary kaštánky. Mohou představovat zakrnělé prstové vycpávky nebo nefunkční pozůstatek pachových žláz (Bílek, 1957; Willoughby, 1974).

Ve spodním pleistocénu se *E. caballus* rozšířil po celém území, od Anglie přes Španělsko až po východní Japonsko. Jeho sibiřské druhy pak přešly do Aljašky. To je zřejmě první případ, od období evropského *Hyracotheria*, kdy se koně ze Starého světa rozšířili do Severní Ameriky (Hulbert, 2003). Koně se dostali do Aljašky přes Beringský most. Důvodem jejich migrace byly nejspíše otevřenější travní porosty, teda přišli za vegetačními podmínkami, které více preferovali (Repenning, 1967). V Severní Americe se vyskytly ojedinělé fosilní moláre a čelisti, které se morfologicky podobají na *E. caballus*. V materiálech ze svrchního pleistocénu je jich k dispozici mnohem více, ale většina je přiřazena k jiným druhům severoamerických taxonů. Formy, které lze jednoznačně zařadit do *E. caballus* jsou *E. c. alaskae* a *E. c. mexicanus*. Jejich předchůdce není jednoznačně určen. Mohou být odvozené buď od *E. niobrarensis* (Bennett and Hoffmann, 1999) nebo z beringských koní, kteří sem migrovali ve spodním pleistocénu ze Sibiře (Repenning, 1967). Třetí alternativou je, že *E. c. alaskae* pocházel z euroasijských koní a *E. c. mexicanus* z *E. niobrarensis*. Nicméně po většinu pleistocénu v Severní Americe nejhojnějšími zástupci

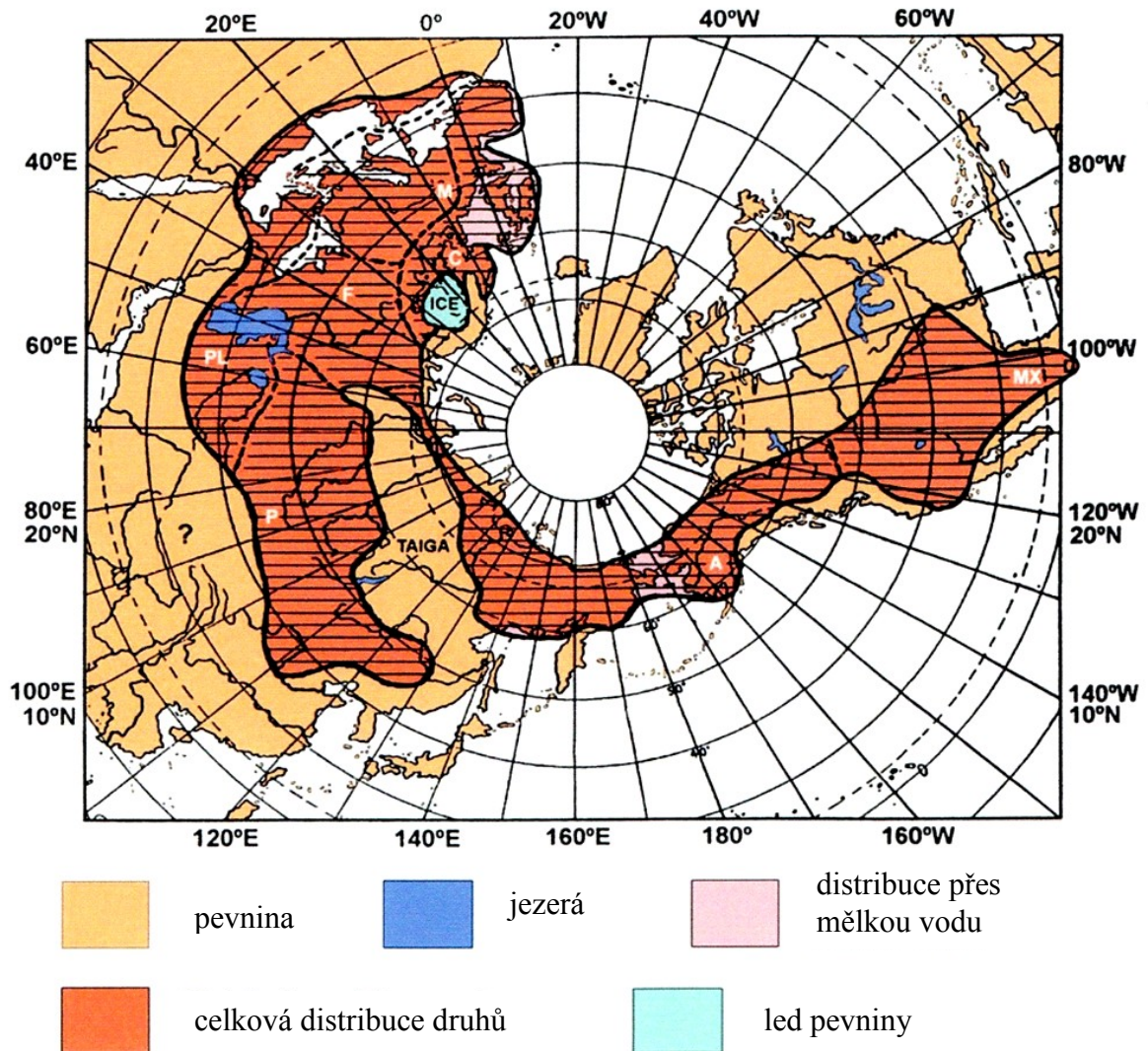
Equus nebyly kabaloidní koně, ale spíše ostatní linie připomínající zebry a eventuálně osli (Bennett and Hoffmann, 1999).

Ve svrchním glaciálu se *E. caballus* rozšířil v Evropě (kromě nejsevernějších částí) na jih až po Pyrenejský poloostrov. Na východ se okruh jeho rozšíření pohyboval po zóně stepi a lesostepi až do Ukrajiny, Běloruska, Ruska, Kazachstánu, západní Číny a Mongolska (Bennett and Hoffmann, 1999). Několik taxonů svrchního glaciálu žilo v Číně a Japonsku (Olsen, 1988). Rozšířili se až do stepí tundry severní palearktické beringské oblasti. V jižní Eurasii a Africe se druhy objevili severně od pohoří Atlas, východně od Tangeru až po Tuniský poloostrov. Je známý jenom 1 exemplář z Alžírsku. Osídlili Blízký východ, žili v Egyptě, na pobřeží výhodného středomoří, podél Červeného moře, na severu obývali kopce a pláně Anatólie. Dále se rozšířili přes Irák a Írán, Kavkaz (tarpan), odtud na východ přes Turkmenistán, Uzbekistán a na sever centrálního Afganistánu. *E. caballus* zřejmě ale nebyl přítomen v tajze, která se rozvinula v pozdním glaciálu v západních sibiřských nížinách a v Amurské oblasti (Bennett and Hoffmann, 1999).

E. caballus je velmi adaptabilní, obsadil řadu stanovišť od polopouští po tundro - stepi. Má však tendenci upřednostňovat chladnější a vlhčí stanoviště, louky a pastviny, otevřené lesy a tundry, na rozdíl od suchých stepních stanovišť oslů. Odráží to jejich holarktická fosilní distribuce. Do konce pleistocénu *Equus caballus* osídlil vhodné stanoviště v periglaciální oblasti v téměř cirkumpolární distribuci, jako mu to umožnila pozice ledovcových ploch (Bennett and Hoffmann, 1999).

Rod *Equus* zahrnuje mnoho vyhynulých druhů, jejich nálezy z pleistocénu jsou velmi početné. Taxonomie je ještě nedostatečně vyřešena, protože mnoho starších pojmenování bylo založeno na nekvalitních typech exemplářů. Pro určení věku fosilií a autorů popisu druhů jsem použila data z oficiální Paleobiologické databáze (<http://www.fossilworks.org/>).

Holarktická distribuce *Equus caballus*



Obr. 28 Geografické rozšíření *Equus caballus* v pozdním glaciálu (9 500 – 15 000 BC)

Na mapě je znázorněno rozšíření koní na kontinentálních okrajích a Beringově mostě. Jeho rozsah v některých místech omezují přetrvávající tající ledovce.

Lokality poddruhů jsou označeny písmeny:

A – *E. alaskae*, C – *E. caballus*, F – *E. ferus*, MX – *E. mexicanus*, M – *E. mosbachensis*, P – *E. przewalskii*, PL – *E. pumpelli*

Značky: - - - - - hranice mezi poddruhy
? – možný výskyt *E. caballus* v Tibetě

(Bennett and Hoffmann, 1999)

3.33 Koně a člověk

V období čtvrtohor, kdy byl kůň už téměř ustálený živočišný druh, se začínají vyvíjet nové druhy a mezi nimi i člověk. Koncem starší doby kamenné se kůň, spolu se soby, tury a mamuty stává hlavní složkou obživy diluviálního člověka. Při lovu používali lidé různé pasti, vykopávali hluboké jámy, které zasypávali listím a hlínou. V Solutré ve Francii byl nalezen hromadný hrob divokých koní. Obrovské množství kostí tvoří asi 2 m vysokou vrstvu. Počet koní, kteří tam zahynuli, se odhaduje až na 100 000 (Volf, 2002).

Koně také patřili k nejkrásnějším výsledkům umělecké tvorby pravěkého člověka. Malby na stěnách jeskyň a plastiky z Francie a Španělska, dokazují, že jejich tvůrce musel mít celkem dobré znalosti o zvířecích modelech (Volf, 2002). Nejstarší dokumentace koně pochází z období 20 000 let BC, malby a rytiny v evropských jeskyních se datují na 20 – 9 000 let BP (Walzer et al., 2012). Řezbou koně je vyzdobený vrhač oštěpů, v jeskyních na sever od Pyrenejí je kůň zobrazen 727 krát. Člověk, předtím než předmět vytvořil, musel nejdřív pochopit jeho podobu v přírodě. Prvním byl pravděpodobně neandertálský člověk, který pozoroval zvířata v prostředí lovu. Pravěké umění bylo uměním zoomorfním (Pijoan, 1982).

Obrazy tečkovaných koní v jeskyni Pech - Merle nápadně připomínají dnešní koně se zbarvením typu leopard. Jejich věk se datuje na 25 000 let BP. To vede k otázce, do jaké míry je toto zobrazení realistické? Na to už bylo vysloveno četné množství hypotéz, z kterých vyplývá, že jsou určitým způsobem symbolické nebo abstraktní a nejspíš to není skutečné zobrazení koní z té doby (Pruvost et al., 2011). Předpokládalo se, že dnešní fenotypová variabilita koní vznikla až v období domestikace. Například Musil (1987) je toho názoru, že moderní plemena nelze odvozovat od těch fosilních a ke koním pleistocénu nemají žádný přímý vztah.

Ludwig et al. (2009) analyzovali aDNA z kostí koní z období 12 – 10 000 let BP. Zjistili, že koně v tomto období měli geny pro černé a hnědé zbarvení. Dospěli k závěru, že je nepravděpodobné, aby barevné variace srsti, jaké jsou přítomny u dnešních plemen, vznikly ještě před domestikací.

Pruvost et al. (2011) publikovali novou studii. Určili genotyp 31 divokých koní pocházejících z rozličných lokalit Sibiře, Evropy a Iberského poloostrova, jejíž věk se datuje do období 25 000 let BP. Získali následující výsledky: u 18 koní byla přítomna alela A pro hnědé zbarvení, u 7 koní alela E pro černé a zbývajících 6 koní mělo alelu Lp pro zbarvení

leopard. Gen, který způsobuje zbarvení leopard, teda byl přítomen u divokých koní už v době před 25 000 lety. To znamená, že kresby tečkovaných koní jsou zcela realistické.

Dále zjistili, že přítomnost genu pro strakaté zbarvení (alely tobiano a sabino) je jenom u domestikovaných koní.

Leopard komplex je jediný tečkovaný fenotyp u nedomestikovaného i domestikovaného koně. Toto zbarvení bylo v té době rozšířené u koní ze západní Evropy. Později se začalo vytrácet a téměř vymizelo. Leopard se dnes často vyskytuje u plemen jako např. norik, appaloosa, knabstruper. Leopard komplex je neúplně dominantní lokus (L_p) lokalizován na prvním chromosomu. V homozygotně dominantní sestavě (L_pL_p) způsobuje onemocnění měsíční slepotou, která se projevuje degenerací sítnice a s tím spojeným zhoršeným viděním za snížených světelných podmínek.

Přestože genotypy přítomné u koní použitých v této studii byly u všech 6 koní heterozygotní, pravděpodobně mezi nimi žili i jedinci s homozygotně dominantním genotypem a predispozicí k měsíční slepotě. To je činilo více nápadnými vůči predátorům a může to být důvodem, proč byl fenotyp leopard později čím dál vzácnější. Taktéž je možné, že leopard zbarvení bylo u koní výhodné v době ledové, kdy většina jejich životního prostředí byla pokryta sněhem a později postupně vymizelo.



Obr. 29 Koně z paleolitických jeskynních maleb

Jejich zbarvení odpovídá fenotypům níže zobrazených dnešních domácích plemen.

(Pruvost et al., 2011)

3.34 PLEMENNÉ SKUPINY KONĚ DOMÁCÍHO

Kdysi, v období krátce před začátkem našeho letopočtu, žili na našem území různé formy divokých koní. Byli rozšířené po celém kontinentu Eurasie, od Atlantiku po Pacifik a od pobřeží severní Sibíře po Indický oceán (Antonius, 1938). Podle morfologie kostry, především lebky, byly některé z nich předky dnešních domácích plemen. *Equus stenonis* měl dvě formy. Větší a těžší vedla k západnímu koni a menší a lehčí vedla k divokému tarpanovi a kertakovi (Bílek, 1957).

Na Blízkém a Středním východe žili divocí koně až do doby před několika tisíci lety. Pak byli rychle vyhubeni a *Equus caballus* se rozšířil jako domácí koně. V západní Evropě divocí koně přetrvávali do historického období. Co se stalo s divokými koňmi v severní Africe a východní Číně přesně nevíme. Možná vyhynuli podobným způsobem jako v Eurasii, avšak nejsou o nich žádné záznamy (Bennett and Hoffmann, 1999).

Rozdělení domácích plemen:

Jako první je rozdělil podle původu Frank. Vytvořil dvě skupiny koní a to **západní - okcidentální** a **východní – orientální**. Settegast podobným způsobem rozdělil koně na **chladnokrevné** a **teplokrevné**. Sanson rozlišoval typy koní podle lebky: koně s dlouhou lebkou – **dolichocefalní** a koně s krátkou lebkou – **brachycefalní**. Antonius, podle podrobnějších znaků lebky, je rozdělil do 3 skupin: skupina koní **západních – okcidentálních**, skupina koní **mongolských**, skupina koní **východních – orientálních**. Hilzheimer přidal 4. skupinu koní **severských – nordických** (Bílek, 1957).

V současnosti rozeznáváme 4 původní formy divokých koní, které byly předchůdci dnešních plemen (Bílek, 1957; Dušek a kol., 2011):

- kůň západní (*Equus caballus robustus stegmanni*)
- kůň severský - nordický (*Equus caballus gracilis ewarti*)
- tarpan (*Equus caballus ferus gmelini*)
- kertak (*Equus caballus ferus przewalskii*)

Uvedu ještě poněkud jiné rozdělení. American Society of Mammalogists (Bennett, 1998; Bennett and Hoffmann, 1999) rozlišují původní formy divokých koní z doby ledové a podle morfologických znaků a geografického rozšíření dělí *Equus caballus* na 7 poddruhů:

Equus caballus alaskae (beringský kůň - lamut) – žil na Sibiři, byl rozšířený od Kazachstánu po Čukotský poloostrov a přes Beringův most přešel do Aljašky. Byl adaptovaný na chladné podnebí severu. Vyhynul na koci pleistocénu.

Equus caballus mexicanus (americký periglaciální kůň) - byl rozšířený od Mississippi až po severní Mexiko, vyhynul stejně koncem pleistocénu.

Equus caballus caballus (západoevropský kůň) – žil v severozápadní Evropě v oblastech s chladným a vlhkým podnebím. Měl mohutnou postavu a hlavu s rovným nebo klabonosým profilem (tvářový profil zajišťoval ohřívání přichozího vzduchu), strmý pánevní úhel, silné lymfatické končetiny s okrouhlými kopyty. Srst byla dlouhá s tendencí k růstu dlouhých chlupů na povrchu metakarpů. Dlouhá srst na spodku končetin je adaptací na život v bažinaté půdě. Je to předchůdce chladnokrevných a pony plemen (belgický chladnokrevník, suffolk, shetland, exmoor pony).

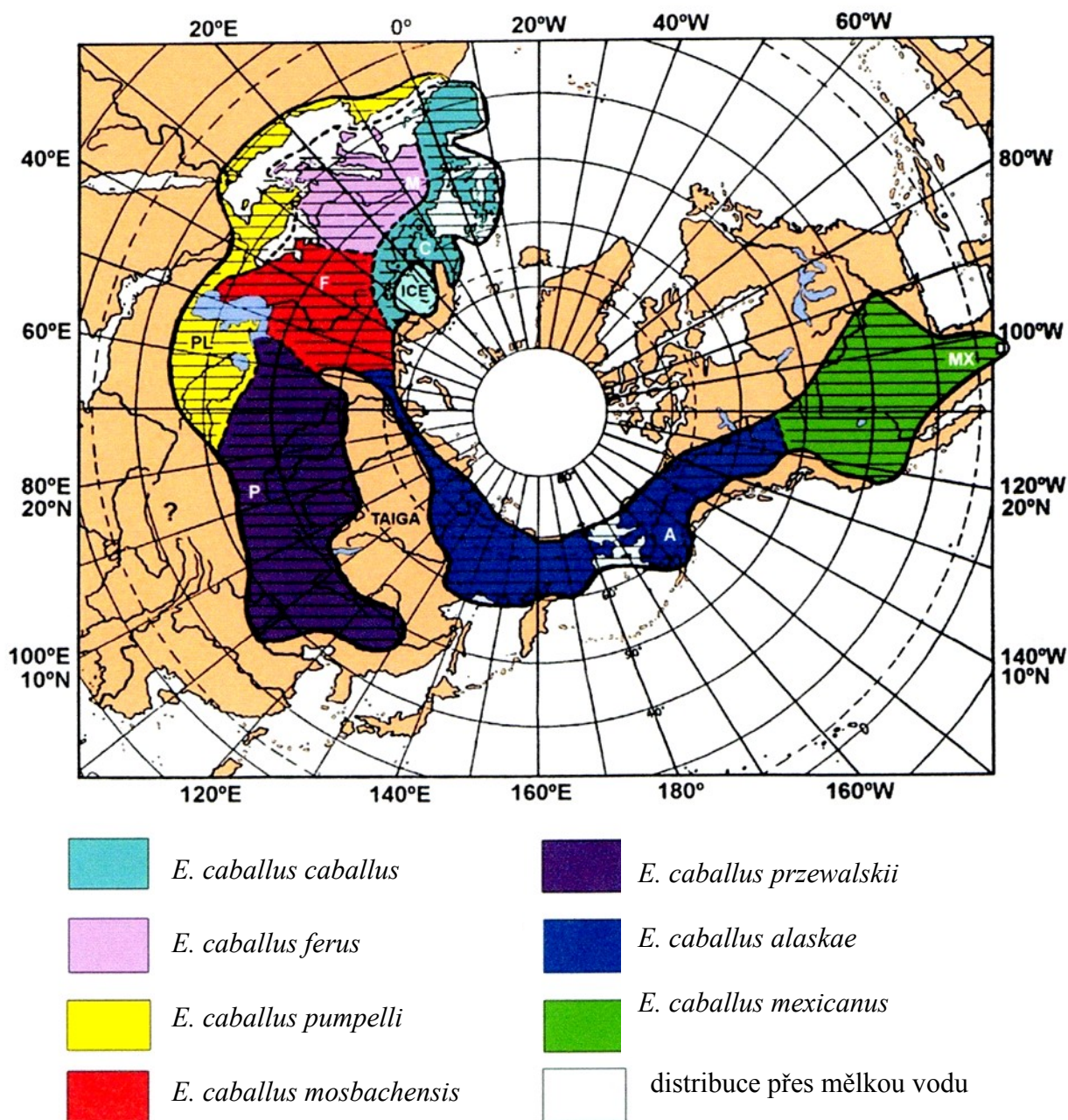
Equus caballus mosbachensis (středoevropský kůň) – nejprimitivnější původní forma koně. Byl adaptovaný na klima centrální Evropy. Má dlouhou a úzkou hlavu s vysoko položeným okem, dlouhý plochý krk, mělký trup (více než ostatní formy). S ohledem na vývoj a ústup glaciálních front v pleistocénu a lidský lov, změnil své původní stanoviště z prostředí travnatých pastvin do zalesněného biotopu. Morfologií se podobal na losa, s kterým sdílel svůj domov. Je předkem teplokrevných plemen (hannoverský, holštýnský, frízský kůň).

Equus caballus ferus (tarpan) – žil v stepích a lesostepích západní Eurasie, obýval území od východního Polska od řeky Visla a Dněpr na Ukrajině po pohoří Ural. Je předkem některých mongolských plemen, konika a hucula.

Equus caballus przewalskii (mongolský divoký kůň) – obýval velké teritorium Asie a Aljašky, žil na území Ruska a Sibiře, byl rozšířený od Uralu až do severovýchodní Asie. Velká kulatá kopyta, malé uši, silná srst a chlupaté nártý svědčí o adaptaci na chladné klima v tundře a stepi. Má podíl na vzniku asijských plemen.

Equus caballus pumpelli (afro – turecký kůň) - byl adaptovaný na tvrdší půdu a sušší podnebí. Byl malý (120 cm v kohoutku), s úzkým trupem ale delšími štíhlejšími končetinami, měl krátkou jemnou srst a dlouhé uši. Má rovný nebo konkávní profil a velké frontální dutiny (speciální struktura k zvlhčování přichozího vzduchu). Je předchůdcem orientálních plemen (arabský kůň, perský kůň, marwari).

Distribuce poddruhů *Equus caballus*



Obr. 30 Geografické rozšíření poddruhů ve svrchním glaciálu (9 500 – 15 000 BC)

Na mapě je znázorněna pevnina podél kontinentálních okrajů obsazena koňmi, Beringův most a tání ledovců omezující některé místa jejich rozšíření. Lokality poddruhů označeny písmeny: A – *alaskae* (transberingské poddruhy), C - *caballus* (západoevropské koně), F – *ferus* (tarpan), MX – *mexicanus* (americké glaciální koně), M – *mosbachensis* (teplokrevné poddruhy), P - *przewalskii* (mongolské poddruhy), PL – *pumpelli* (afro – turecké poddruhy).

Znaky: - - - - hranice mezi poddruhy

? - možný dřívější výskyt v Tibetu

(Bennett and Hoffmann, 1999)

3.34.1 Kůň západní (*Equus robustus*)

V jeskynních malbách z ledové doby v pohoří Pyrenejí jsou zobrazeny mohutné koně s těžkou hlavou, silným krkem, dlouhým hřbetem a skloněnou zádí. Na hřebenu krku mají dlouhou vzpřímenou hřívu a silné končetiny na spodu pokrývají dlouhé rousy. Přesně stejnými znaky jsou typičtí dnešní chladnokrevníci. Kůň západní je považován za předchůdce všech chladnokrevných plemen (Bílek, 1957).



Obr. 31 Malba západního koně v jeskyni
Niaux, Salon Noir, Ariège, Francie
(Sieveking, H.) (<http://donsmaps.com/>)

Byl rozšířený po celém přímořském pobřeží a vnitrozemí, hlavně v oblasti Alp. Když skončila doba ledová a step a tajgu nahradily smíšené lesy a louky, rozšířil se ještě víc a obýval celou západní a část severní Evropy. Ještě v prvních stoletích našeho letopočtu žil na Pyrenejském poloostrovu (Volf, 2002). Struktura jeho zubů naznačuje, že se živil šťavnatou potravou v prostředí lesnatých křovinatých pastvin. Zprávy o těchto koních zaznamenali i římsí cestovatelé, kteří podávali jejich přesný popis. V Španělsku se našly hliněné sošky koní s klabonosou hlavou, které už ale spíš patřily domácím koním (Bílek, 1957).

Existovalo mnoho lokálních forem, například *Equus abeli* z jižní Moravy a Vídně, *Equus süsenborensis* a *Equus mosbachensis* z Německa, *Equus sequanius* z Francie. Všichni byly mohutné postavy, ale lišili se hlavně velikostí. Největší, *Equus sequanius*, dosahoval kohoutkové výšky 180 cm (Bílek, 1957).

Znaky koně západního: mohutná tělesná stavba, velký rámec (Dušek a kol., 2011), klabonosý profil hlavy (charakteristický znak), dlouhá hrubá lebka, delší tvářová část v poměru k mozkové, šikmý sklon záhlaví, podélné malé očné vejčitého tvaru moc nevystupují z obrysů lebky, s větším sklonem v jejich zadní části, drobná ale složitější struktura třecích ploch stoliček, hluboký hrudník, mohutný delší hřbet (6 bederních obratlů), široká pánev, skloněná křížová kost dozadu dolu, nižší nasazení ohonu, krátké končetiny se silnou kostrou, v okolí spěnek rousy (Bílek, 1957).

Rasa domácího západního koně v nejčistější formě přetrvala v alpských zemích (Bílek, 1957). Původnímu západnímu koni je podle kraniologických znaků nejvíce podobný norický kůň (Dušek a kol., 2011). Doba, kdy byl západní kůň domestikován, není přesně známa, ale bylo to určitě později než tarpan a kertak (Bílek, 1957). Domestikacích středisek bylo několik, např. v Pyrenejích a Alpách (Dušek a kol., 2011). Podle Bílka (1957) mohla být domestikace provedena v alpských údolích, které byly obchodními křižovatkami. V střední Evropě je pravděpodobně domestikovali Kelti v době halštatské (kolem 7. stol. BC). Poté je převzali Římané a v Římské říši se stali hlavní rasou koní. Antičtí umělci je vyobrazili na mnohých jezdeckých sochách a malbách, kde však už nejsou prototypem divokého západního koně. Mají štíhlé končetiny a jenom mírný klabonos. Jejich ušlechtlejší formy už byly kříženy s orientálními plemeny (Bílek, 1957; Volf, 2002).

Fylogenie koně západního je dodnes velmi málo prozkoumaná a analýzy lebek nejsou dostatečně průkazné (Volf, 2002).

3.34.2 Kůň severský (*Equus gracilis*)

Koně severské (nordické) byly malého vzrůstu, rozšířené v severských zemích. Od nich se odvozuje původ pony plemen. Jejich relikty jsou popsány z glaciálních jeskyň v Sierře Mořeně, z francouzských neolitických nalezišť a rašelinišť řeky Sommy (Bílek, 1957). Žily nejdříve společně s tarpanem, kertakem a západním koněm. Po poslední době ledové byly konkurenčním tlakem vytěsněny do hor (Volf, 2002).

Bílek (1957) uvádí, že domácí plemeno skandinávského ponyho popsal Linné a pojmenoval ho jako druh *Equus caballus*. Dnes se tento pony označuje jako *Equus caballus typicus*. Jejich domestikace proběhla dost brzy. Kostry se našly po severní ale i v střední a jihozápadní Evropě, hlavně v zemích obývaných galskými národy. Tyto koně uvádí už Caesar (1706) ve svých spisech o galské válce z doby 1. století BC. Popisuje malé domácí germánské koně, které každodenním tréninkem dosahovali velmi dobrých výkonů a extrémní odolnosti.

Znaky koně severského: malá zavalitá postava, krátká chundelatá hřívka a dlouhá kštice na čele, hlava není ušlechtilá, lebka s rovným profilem, široká v čele, dlouhá obličejová část, dlouhé oválné očníce málo vystupují z obrysu lebky, jejich zadní hrana směřuje šikmo kupředu, zadní plocha záhlaví je kolmá k podélné ose lebky. U některých dnešních plemen se

vyskytují fylogenetické atavismy: polostožatá hříva, plavé zbarvení, úhoří pruh na hřbetě, od kterého někdy pokračují příčné pruhy sahající až na boky, nepřesný tmavý pruh na plecích a tmavé proužkování v krajině zápěstního a hlezenního kloubu (Bílek, 1957).

Původní formě z dnešních plemen je nejbližší exmoorský a shetlandský pony (Bílek, 1957). Exmoor je poměrně čistá primitivní forma pocházející z původních keltských pony. Shetland je velmi primitivní pony malého rámce, asi nejtypičtější forma původních severských koní (Dušek a kol., 2011). Nordické pony jsou malé skromné koně, uzpůsobené hornatému terénu, kde jsou velmi obratní. Žijí hlavně na severu Evropy (Bílek, 1957), nejvíce pony plemen se dnes chová v Spojeném království (Dušek a kol., 2011).



Obr. 32 **Shetland pony**
(<http://www.visualphotos.com/>)

Z fylogenetického hlediska nelze považovat všechny pony plemena za koně severského. V současnosti se pokládá za pony každé plemeno s kohoutkovou výškou 148 cm a nižší (Dušek a kol., 2011). Některé dnešní pony mají příliv krve východního koně, což se na exteriéru projevuje brachycefalií, mírně prohnutým profilem a kruhovitými očnicemi (Bílek, 1957).

Někteří hipologové pokládají nordického koně jenom za formu koně západního, který se rozšířil do severních oblastí, kde dosahoval menšího vzrůstu a zavalitější postavy (Volf, 2002). Podle kraniologických analýz lebek západních a nordických koní, jsou si tyto skupiny dost podobné. Názory na to, jestli je severský kůň samostatná skupina nejsou proto jednotné (Dušek a kol., 2011). Bílek (1957) navrhuje, že tyto koně mohou být jenom zakrslá brachycefální forma západního koně, možná dokonce tvoří přechodní formu mezi koněm západním a tarpanem či kertakem, nebo také to mohli být křížence tarpana a kertaka, případně kertaka a některé menší formy západního koně. Fylogenie těchto koní je probádána nejméně.

3.34.3 Tarpan (*Equus ferus*)

Je to předchůdce východní skupiny domácích koní. Tarpan je taktéž zobrazen na kresbách v jeskyních a na plastikách z mladší doby kamenné. Znána je například hlava koně z jeskyně Mas d'Azil ve Francii, vyřezaná do mamutí kosti, která má znaky typické pro východní koně. Stáda tarpanů žila v asijských a východoevropských oblastech a zasahovala až do západní Evropy k Pyrenejskému pohoří. Byli rozšířeni hlavně v okolí Černého a Kaspického moře a na východě až k Aralskému jezeru. V těchto oblastech je lidé nazývali tarpan (Bílek, 1957). Název tarpan je tureckého původu, původně tak byly označovány všechny divoké koně ale i asijský divocí osli (*Equus hemionus*). Až v polovině 19. století se toto pojmenování významově zúžilo (Volf, 2002).



Obr. 33 tarpaní hlavička
z jeskyně Mas d'Azil
(www.grotte-masdazil.com)

Znaky tarpana: lehčí tělesná stavba, leptosomní typ (Dušek a kol., 2011), štíhlá ušlechtilá postava, kohoutková výška 135 – 145 cm (Bílek, 1957), kratší hlava, brachycefalní prvky, náznaky konkávního profilu (Dušek a kol., 2011), profil v nose mírně prohnutý nebo rovný, lehká hlava je nesena výš, kratší obličejová část, mozkovna v poměru k délce lebky protáhlejší a širší, ploché nebo rovné nosní kosti s hlubokou rýhou uprostřed, výrazné oko, velké kruhové oční vyčnívající do strany, široké žuchvy, žvýkací plochy stoliček s jednoduchou a hrubou strukturou (Bílek, 1957), nízká spodní čelist, krátké špičaté uši, úzký rovný vysoko nasazený krk, krátká stojatá hřívá, na čele není výrazná kštice, ocasní žíně při kořeni krátké a řídké, dlouhé jenom po hlezna (Volf, 2002), kratší hřbet (5 bederních obratlů), dlouhé štíhlé končetiny (Bílek, 1957) vždy s kaštany, vysoké úzké kopyto (Volf, 2002).

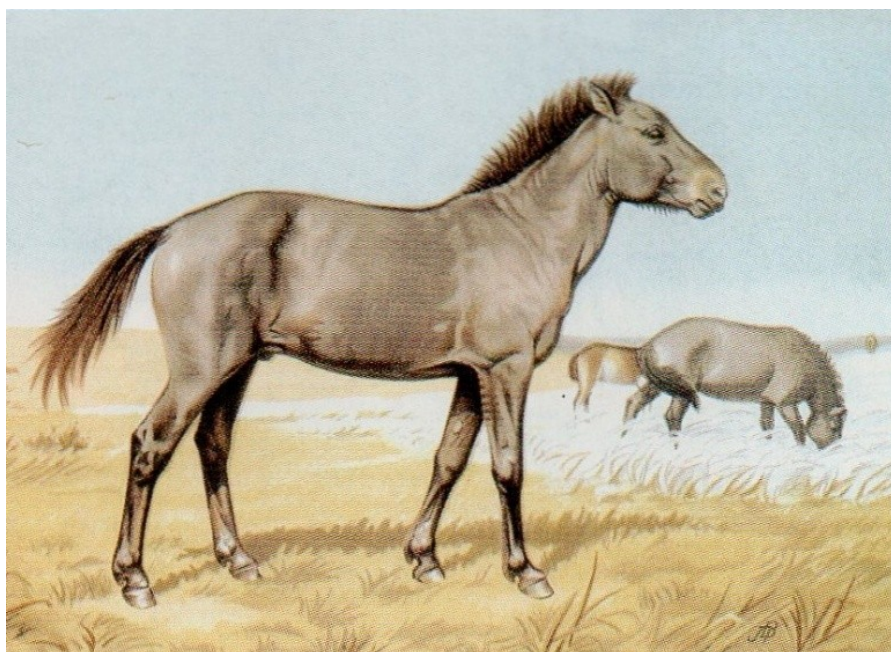
Typické tarpaní zbarvení je myšák (šedivý plavák). Na hřbetě má černý úhoří pruh, který se táhne od kohoutku po ocas a na zevní i zadní straně karpu a tarsu jsou černé pruhy (Bílek, 1957). Okolí huby a spodek těla je světlejší, hřívá a ocasní žíně černé (Volf, 2002).

Yadav (2004) zmiňuje, že existovali i bílí tarpani a zprávy o nich se zdají být spolehlivé. Bílí tarpani žili v severských oblastech pokrytých sněhem a pravděpodobně je zpozorovali lovci slonoviny v permafrostu na Sibiři.

Tarpan byl velmi bystrý a inteligentní (Yadav, 2004). Bílek (1957) podle poměrů lebky usuzuje, že východní koně mají větší inteligenci, protože širší a delší mozková část poskytuje větší prostor k vývinu mozkové hmoty.

Antonius (1938) uvádí, že tarpany chodilo do Ruska lovit mnoho německých průzkumníků. Jedním z nich byl Gmelin, který je pozoroval a upozornil na ně. Po něm tarpana pojmenoval vědeckým názvem *Equus gmelini*. Antonius (1938) dále uvádí, že tarpan však dostal jméno ještě dřív, Brincken ho pojmenoval *Equus silvestris* podle divokých tarpanů z lesů Bialowieže.

Tarpani původně žili v střední a východní Evropě. Na našem území byli rozšířeni už v poslední době ledové, asi před 40 000 lety. Tehdy obývali tundry a stepi. Když step začala ustupovat a rozšířili se lesy, tarpani se museli přizpůsobit novému prostředí. Někteří prošli na východ do černomořských stepních oblastí. Rozdílné podmínky životního prostředí měli za následek vznik dvou forem - **tarpan lesní** (*Equus ferus sylvestris*) a **tarpan stepní** (*Equus ferus ferus*). Lesní tarpan ještě nedávno obýval rozsáhlé oblasti Evropy. V lesním prostředí se trocha změnila jeho podoba. Postava se zmenšila a byla jemnější. Zbarvení bylo spíše plavé. Stepní tarpan (*Equus ferus ferus*) si zachoval původní podobu, byl tmavošedý a pravděpodobně početnější než lesní tarpan (Volf, 2002).



Obr. 34 „Ideální tarpan“ (podle Ljachov, B. N.) (Volf, 2002)

Stáda tarpanů obývala horské stepnaté planiny, za vodou scházela do nižších bažinatých míst. Tyto místa s nimi obývaly kmeny Tatarů, kteří žili pastýřským způsobem života. Později, po krymské válce, byly bažiny vysušeny, původní kmeny se vystěhovaly do Turecka a tarpani byli nuceni sestupovat k napajedlům domácích zvířat (Bílek, 1957). Jejich stáda se občas setkávala s domácími koňmi, kteří se volně pásli na stepi. Byly popsány případy soubojů domácího hřebce a tarpana. Způsobem boje domácího koně bylo převážně kopání, tarpan používal spíš kousání. Obvykle z těchto setkání vycházel vítězně tarpan a s ním pak odcházely klisny z domácího stáda, které se s ním křížily. Proto ruští farmáři začali na ně pořádat hony. Jenže jejich lov byl velmi obtížný. Tarpani byli totiž vždy velmi ostražití. Žili na rovných stepích s nízkým porostem, kde mohli predátora zahlédnout i na velkou vzdálenost. K napajedlům chodili opatrně a to až tehdy, když starý hřelec prozkoumal okolí a ujistil se, že nehrozí žádné nebezpečí (Volf, 2002).

Tarpan byl ještě v historických dobách rozšířený na území severního Německa, Polska, Litvy, Ukrajiny a západního Ruska (Olsen, 2006). Antonius (1938) popisuje, jak byly spatřeny stáda koní s myší barvou srsti, poslední žijící stáda divokých tarpanů, které žily v Polsku a jižním Rusku. Podle něho tyto stáda musely tvořit silné kmeny s pravou krví divokých koní. Tarpani byli dlouho chováni v Polsku v oboře Bialowiež. Divocí tarpani žili v lesích Bialowieže do poloviny 18. století. Několik jich žilo i v lesích Litvy do 18. století, kdy byli vyhubeni. Jejím posledním útočištěm byl park knížete Zamoyského v městě Zwierzyniec, poblíž Bilgoraje, tam byli přísně chráněni. Pak přišlo období několika tuhých zim. Někdy na přelomu roku 1812/1813 koně neměli dostatek krmení a mnoho z nich uhynulo. Poslední tarpani, kteří přežili, byli prodáni rolníkům z okolí (Antonius, 1938). Později byl chov rozpuštěn a koně spojeny s domácím chovem (Dušek a kol., 2011).

V Rusku žili tarpani do druhé poloviny 19. století. Tehdy už byli vzácností. Jenom několik se dostalo do zajetí, a proto jsou o nich dost podrobné zprávy. Jeden mladý hřebeček byl odchycen na severním Krymu. Odkojila ho domácí klisna a v 4 letech byl zaslán do Zoo v Moskvě. O rok později byl převezen do Sankt Peterburgu, kde ho převzala ruská Akademie věd. Jeho kostra je uchována ve sbírkách Zoologického ústavu ruské Akademie věd a je známý jako „krymský tarpan“. Na Ukrajině byl odchycen další hřebeček jako právě narozené hříbě. Odkojila ho domácí klisna a navzdory tomu, že byl od prvních hodin života v kontaktu s člověkem, jeho chování se od domácích koní lišilo. Ostatní koně, s kterými byl trvale ve stáji, kopal i kousal a bylo téměř nemožné ho obsednout. Byl ale velmi rychlý a vytrvalý.

Později ho získala moskevská Zoo. Jeho lebka je uložena v morfologických sbírkách Akademie věd v Moskvě a je známý jako „chersonský tarpan“ (Volf, 2002).

Posledním čistokrevným tarpanem byla klisna, která žila v ukrajinské stepi v okolí Askania Nova. Na stepích se tehdy volně pásala stáda domácích koní po celý rok. Tarpanka přicházela k stádu a pásala se s nimi. Byla velmi plachá a opatrná, ale postupně si víceméně přivykla i na člověka. Pak začala chodit s domácími koňmi do ohrady, kde se krmili senem. Nakonec jednou vešla s nimi i do stáje a tak vlastně zůstala v zajetí. To však nesla velmi špatně. Když se jí na jaře narodilo hříbě, vypustili ji na pastvinu s přesvědčením, že už je celkem ochočena a hříbě bude její důvodem zůstat na statku. Klisna se však hned rozběhla do stepi. Záhy se vrátila pro mládě a rozhodla se, že navždy opustí domácí stádo. Později se objevila u ruské vsi Agaimany, kde na ni obyvatelé zorganizovali lov. Údajně jejich úmyslem nebylo klisnu zabít, ale vyzkoušet rychlost a vytrvalost svých koní. Tehdy byla zima a step pokryta sněhem a ledem. Tarpanka při útěku upadla a zlomila si nohu. Lidi se ji pokoušeli ještě zachránit, převezli ji do vsi, kde byla ošetřena, ale po několika dnech uhynula. Datum její smrti je přesně 24. 12. 1879. To byl konec posledního divokého tarpana a zároveň konec života tarpanů v přírodě (Volf, 2002).

Zánik tarpanů znamená nenahraditelnou ztrátu významného zvířecího druhu. Kromě toho měli i vysokou kulturní a užitkovou hodnotu. Z chovatelského hlediska vynikali mnohými cennými vlastnostmi. Byli vytrvalí, rychlí, temperamentní, skromní, dobře krmitelní, odolní vůči chorobám a chladu. I když byli nezkrotitelní, svoje vlastnosti mohli uplatnit při vzniku domácích všestranných ras koní (Volf, 2002).



Obr. 35 **Tarpan**

jediná známa fotografie

(<http://www.planetmammiferesorg/>)

Proto v Polsku byla zahájena jejich regenerace. Začali se shromažďovat koně, kteří měli obvyklé tarpaní znaky a zřídili se z nich stáda v lesních rezervacích (Yadav, 2004). Tyto koně byli typu polských koniků. Farmáři je chovali v primitivních podmínkách, proto byly polodivocí a povahově podobní tarpanovi (Volf, 2002). Konik se teda považuje za přímého potomka divokého tarpana. Nejčastěji mají myší zbarvení (grullo), úhoří pruh na hřbetě a často proužky na končetinách (Hendricks, 2007). Pro svoje vlastnosti se stali oblíbenými hospodářskými zvířaty, ale také předmětem mnoha studií (Volf, 2002). Vetulani (1939) srovnával jejich kosti s fosilním materiálem pravých tarpanů. Z výsledků osteologických analýz usoudil, že polský konik má některé znaky okcidentálního koně, ale podle struktury lebky se podobá spíše koni orientálnímu a většina zvláštností lebky je charakteristická pro tarpana. Hlavními kraniologickými znaky jsou konkávní linie profilu s hranami očí projektovanými rovně, delší mozková a kratší tvářová část. Kraniologické charakteristiky konika jsou jednoznačně tarpaního typu.

Úsilí o regeneraci začalo v období mezi dvěma světovými válkami a od 2. světové války pokračuje dodnes (Hendricks, 2007). Byl zřízen chov koniků v Bialowiežské rezervaci. Žili tam polodivoce, v zimě měli k dispozici jenom jeden otevřený přístřešek, kde se mohli schovat. V té době mělo stádo koniků 36 kusů (Vetulani, 1940). Po válce se jejich počet snížil na 7 (k nim se přidalo ještě 8 ze soukromých chovů, aby se předešlo příbuzenské plemenitbě). Později se konici přestěhovali do rezervace Popielno, kterou řídí polská Akademie věd. Tam žijí ještě přirozeněji než v Bialowieži. V zimě jsou bez přístřešku a přikrmují se jenom trochou sena, v té době jsou sice hubení, ale počátkem jara rychle získávají dobrou kondici (Volf, 2002). Tyto stáda se životním stylem i vzhledem přibližují originálnímu tarpanovi (Yadav, 2004). V Bialowieži dnes žijí evropská zubří (*Bison bonasus* Linnaeus, 1758), kteří měli podobný osud jako tarpani a jsou chováni v zajetí ze stejného důvodu (Roots, 2007). Procesu rekonstrukce se ujala i Mnichovská Zoo. Konici pocházeli z populací Bialowieže a Popielno, dále byli selektivně šlechtěni (s kontrolou stavby těla v každé generaci). Podařilo se téměř obnovit jejich čistou formu (Yadav, 2004). Mnichovský konik se ještě více podobá tarpanovi než polský. Avšak jen fenotypově, protože v Mnichově používali při zpětném křížení domácí plemena gotlandských a islandských koní (dědí se jemná tělesná stavba) a koně Převalského (dědí se krátká stojatá hříva). Mnichovští konici se přibližují tarpanovi fenotypově a polští původem (Volf, 2002).

3.34.4 Kertak (*Equus przewalskii*)

Dnes existuje už jenom jediný divoký kůň, kertak – kůň Převalského. Považuje se za předka skupiny mongolských (stepních) koní (Dušek a kol., 2011).

Ostatně jiné koně žijící divoce nejsou pravé divoké koně. Jsou to známí američtí mustangové, australské brumbové, dále evropské koně z Dülmenu, Vestfálsku a camargueští koně z Francie. Překvapivě bylo objeveno několik stád i v Africe. Jenže to nejsou fylogeneticky původní divocí koně, ale pouze zdivočelí koně domácí (Volf, 2002).

Kertakové v jeskynních malbách pravěkých lidí se vyskytují nejčastěji. Kdysi byli hodně rozšíření na území Evropy. Žili v rozlehlých pouštních stepích v náhorních planinách (Bílek, 1957), obývali území od západní Evropy přes ruské stepi, na východ v Kazachstánu, Mongolsku a severní Číně. První písemné dokumenty pochází od tibetského mnicha Bodowa, zaznamenané kolem 900 let n. l. (Walzer et al., 2012). Kůň Převalského ještě chybí v Linného *Systema Naturae* (Linnaeus, 1758). Současná taxonomie ho považuje za poddruh *Equus ferus*. Kůň Převalského byl objeven až koncem 19. století, kdy ruský badatel Przewalskij získal lebku a kožešinu divokého koně. Poslal je na prozkoumání do zoologického muzea v Petrohradě (Walzer et al., 2012), kde ho Poliakov (1881) popsal jako nový druh rodu *Equus* a po něm ho pojmenoval *Equus przewalskii*.

Ještě donedávna žili tyto koně v Mongolsku, kde je nazývají tachi, a v přilehlých provinciích Číny. Poslední pozorovaný kertak byl v Mongolsku v Džungarské Gobi (Walzer et al., 2012).

Znaky kertaka: 130 – 140 cm kohoutkové výšky, v poměru k výšce je mohutně vyvinutý, velká těžká hlava z profilu u hřebců víceméně klabonosá a u klisen rovná nebo mírně klabonosá, dlouhá obličejová část, široké čelo, malé nozdry s okrajem lemovaným úzkým pásem kůže, horní pysk zpravidla delší jak dolní, krátká hustá stojatá hříva, na čele není kštice (Bílek, 1957), mohutné žvýkací svaly, krátký mohutný krk zvirající se hřbetem značně tupý úhel, hlava je nesena velmi nízko (Volf, 2002), nízký nevýrazný kohoutek, krátká šikmá lopatka, dlouhá ramenní kost, dlouhý pevný hřbet, dlouhá a mírně skloněná pánev, nízké silné končetiny s kaštánky, po stranách kořene ocasu silné hrubé světložluté chlupy ve tvaru vějířků (Bílek, 1957).

Bílek (1957), ještě když kertakové žili v stepích, popisuje jejich způsob života. Žili s nimi stáda polooslu kulanů (*E. hemionus kulan* Groves and Mazak, 1967). Z větší dálky se na sobě zcela podobají, mají přibližně stejnou velikost a barvu. Rozdíly mezi nimi jsou ve

způsobu života. Kertakové žijí ve vysokých planinách a k napajedlům chodí po západu slunce seřazení v zástupu za sebou. Kulani žijí spíš v pahorkatině a k vodě chodí při východu slunce v houfu.

Asijský divoký osel byl kdysi hodně rozšířen v stepích a pouštích Asie. V současnosti ostalo jenom několik izolovaných populací. O kulanech víme jenom málo, protože jsou velmi plaší. Poslední hlavní populace žije v Gobi v jižním Mongolsku (Kaczensky et Walzer, 2008).

Z asijských stepí bylo importováno 54 koní do evropského zajetí, kde byly založeny chovné stanice. V ukrajinské stanici Askania Nova byl chov nejproduktivnější. Stanice věnovala koně dalším chovům, např. do Ruska a Berlína. Dále se koně Převalského chovali v zemědělském institutu v Halle/Saale, na farmě v Gooilustu v Holandsku, v mnichovském Tierpark Hellabrunn a v Paříži. Úspěšný chov byl i v USA, hlavně v New Yorku, odkud byly převezeny klisny do Sydney, kde položili základ australského chovu (Volf, 2002).

Nejúspěšnější v chovu byla Zoologická zahrada v Praze. Zakladatelem chovu byl Bílek, když v roce 1921 a 1923 zakoupil od institutu v Halle 3 koně Převalského (2 klisny a hřebce). Jedna klisna uhynula a zůstal pár **Ali** a **Minka**. Žili na školním statku v Netlukách v Uhříněvsi. Měli 4 hříbata, 3 z nich pak odjela do Mnichova. V roce 1932 se Ali a Minka přestěhovali do nově otevřené Zoo v Praze. Rok na to se jim narodilo 5. hříbě, budoucí chovná klisna, **Heluš** (Volf, 2002).

Kůň Převalského byl v během 20. století dvakrát v ohroženém stavu. Jeho populace v zajetí téměř zanikla a na konci 60. let divocí koně definitivně zmizeli z přírody (Kůs, 2012). Po 2. světové válce chovná populace klesla pod 40 jedinců. Vyhynuly i celé chovné linie, přičemž z genetického hlediska byla největší ztrátou stará askanská linie. Zůstaly jenom dvě zoologické zahrady s chovnými skupinami a to Praha a Mnichov. Jejich cílem proto byla co největší reprodukce. V Praze se narodilo 300 hříbat a v Mnichově téměř 140 (Volf, 2002). Podle některých zoologů existovala ještě početná stáda kertaků v 40. letech 20. století. Některé prameny z té doby však udávají, že počet divokých koní se začíná snižovat. V 50. letech došlo k výraznému snížení stavu divokých koní (Volf, 2002). Jejich zánik v přírodě byl způsoben hlavně nadměrným lovem a rozvojem chovu hospodářských zvířat. (Walzer et al., 2012). Do pouště Gobi přicházeli nomádi s dobyt看em, kteří koním zabrali pastviny v stepích a obsadili vodní zdroje (Kaczensky et Walzer, 2008). V roce 1996 byl kůň Převalského zapsaný na Červený seznam ohrožených druhů IUCN jako vyhynulý v přírodě (Walzer et al., 2012). Na základě snižujícího se počtu byla založena Plemenná kniha (Volf, 2002).

3.34.4.1 Reintrodukce koní Převalského

V roce 1969 byl v mongolských stepích pozorován divoký kertak, jak pije vodu v oáze Gun Tamga, v poušti Gobi. Byl to poslední volně žijící divoký kůň (Kůs, 2012).

Snahy o reintrodukci se uskutečnily počátkem 90. let. Koně žili v chovných stanicích na Ukrajině, v Mongolsku, Kazachstánu, Číně. V roce 1992 byly z evropských zoologických zahrad dopraveny koně do Mongolska, kde reintrodukce začala. Byly umístěny do přísně chráněných krajinných oblastí v poušti Gobi, v okolí Tachin Tal ve Velké Gobi B a do horské stepi národního parku Hustain (Walzer et al., 2012).

Z ekologického i historického hlediska je prioritou projekt návratu koní Převalského do národního parku Gobi B (Kůs, 2012). Gobi je domovem několika ohrožených druhů kopytníků. Žijí tam antilopy sajga (*Saiga tatarica* Linnaeus, 1766), mongolské gazely (*Procapra gutturosa* Pallas, 1777) a asijský divoký osel (*Equus hemionus* Pallas, 1775), které jsou jedni z posledních hojně rozšířených divokých kopytníků na světě. Středoasijské pastviny jsou jedním největších zbylých ekosystémů, kde dochází k migraci kopytníků na dlouhé vzdálenosti (Ito et al., 2013). Dálková migrace živočichů je pozoruhodný biologický fenomén. Za zmínku stojí, že byly objeveny archeologické nálezy migrujících zvířat přes určité koridory. Jejich trasy se zcela shodují s aktuálními biologickými údaji. Tento jev je dnes ohrožený, hlavně budoucí perspektiva dlouholetých migrací zvířat. Jejich pohyb omezují hlavně antropogenní vlivy. Proto je současným předmětem zájmu, kromě pochopení proč k migraci dochází, důležité zajistit, aby tyto čím vzácnější události zůstaly zachovány (Berger, 2004).

Podnebí v Gobi je kontinentální, s dlouhými chladnými zimami a horoucími léty, variabilním deštěm a sněhem (Kaczensky et al., 2011). Díky klimatickým podmínkám je Gobi jedním z nejextrémnějších ekosystémů na Zemi. Teplota se během roku pohybuje v rozmezí 40 °C až – 40 °C (Kaczensky et Walzer, 2008). Tato oblast je náchylná k velkým výkyvům počasí. Extrémní povětrnostní podmínky v obdobích sucha střídají mrazivé zimy s množstvím sněhových srážek. V Mongolsku jsou nazývané dzud. Vznikají kombinací velmi suchého léta a po něm přicházejících mrazivých zim provázených velkou vrstvou sněhu. Vyskytují se v nepravidelných intervalech a mívají za následek hromadné úhyny zvířat (Kaczensky et al., 2011).

Reintrodukce v počáteční etapě nebyla moc úspěšná. Koně byli dovezeni do mongolského národního parku Gobi B. Nejdřív se umístili do v aklimatizačního výběhu Tachin Tal a v ohradách byli ponecháni delší dobu. První rok stádo úspěšně přežilo. Další rok bylo dovezeno nové stádo. Z chovů se vybírali dospělí jedinci v dobré kondici s odpovídající tělesnou stavbou. Přesto docházelo k početným úhynům, hlavně hřebců. Protože přístup k zdroji vody byl omezený, nastaly mezi nimi konflikty a následně zahynulo několik jedinců. Potom tam byly dopraveny klisny z Austrálie. Jenomže ony byly z jižní polokoule navyklé na opačný sled ročních období. Došlo u nich k jinému línání srsti a počátkem podzimu klisny přelínali na jinou srst. V zimě jich několik uhynulo v důsledku podchlazení a zápalu plic. Později se však cyklus výměny srsti upravil (Kůs, 2012).

První pokus o vypuštění stáda do přírody se uskutečnil v Tachin Talu v roce 1995. Koně se ale po nějaké době připojili k stádu divokých oslů džigetajů (*Equus hemionus hemionus* Pallas, 1775). Vydali se s nimi směrem k čínským hranicím, proto byly vráceny spět do ohrady. Znovu se vypustili až v roce 1997. První roky repatriace byly provázeny nedostatkem dominantních hřebců a absencí bakalářských stád. To se odrazilo na zvýšené mortalitě hříbat, které nebyly schopny účinně se bránit vlkům. V roce 1999 přijeli do Gobi další koně ze Švýcarska (Kůs, 2012). V období následujících dvou let mnohé koně hromadně uhynuly. Patologické nálezy potvrdily, že příčinou smrti je koňská piroplazmóza. Vyvolávají ji paraziti *Theileria equi* a *Babesia caballi*, které se vyskytují endemicky v Tachin Talu. Vektorem nákazy jsou hlavně klíšťata a klinickým symptomem rozpad červených krvinek (Robert et al., 2005).

Další realizaci projektu převzala mezinárodní skupina International Takhi Group, která změnila strategii. Do transportu se posílali jenom koně ve věku 1- 2 let (Kůs, 2012). Mladí jedinci mají účinnější imunitní systém, podstatně lépe snášejí nákazu piroplazmózou a prevalence klíšťat, které nemoc přenáší, s věkem roste (Rüegg et al., 2007). Změnil se i způsob jejich aklimatizace. Dříve koně zůstávaly v aklimatizačním výběhu několik let, to se omezilo jenom na první zimu a pak jsou vypuštěni. Koně vytvořili několik funkčních harémů doplněných bakalářskými skupinami mladých jedinců a populace začala úspěšně růst (Kůs, 2012).

Na přelomu let 2000/2001 byla oblast Gobi zasažena velkou kontinentální zimou. Populace utrpěla čistou ztrátu 21 % a s nimi zahynulo i mnoho oslů a gazel. Na jaře 2001 se nenarodila téměř žádná hříbata. O dva roky na to populace znova začala růst (Kaczensky et

al., 2011). Robert et al. (2005) identifikovali příčinu úmrtí několika koní v prosinci 2000. Byla to predace vlků a pravděpodobně i oslabený imunitní systém následkem extrémní zimy 2000/2001.

Slotta-Bachmayr et al. (2004) předpovídali koňské populaci 95 % pravděpodobnost přežití po dobu více než 100 let (za předpokladu maximálního reprodukčního věku 16 let a nepřítomnosti přírodních katastrof).

V roce 2007 čítala populace asi 100 jedinců (Kaczensky et al., 2011). V roce 2008 se kůň Převalského na Červeném seznamu IUCN přepsal na kriticky ohrožený (Walzer et al., 2012). Na konci roku 2009 existovalo už 140 jedinců (Kůs, 2012).

Na přelomu let 2009/2010 zasáhla Mongolsko další velmi tuhá zima. V tomto období byla ale obzvláště silná, teploty klesaly k $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$. Byla to nejextrémnější zima během posledních 50 let a vlastně jeden z nejhorších projevů dzudů vůbec. Zahynuly miliony zvířat a populace koní se výrazně zmenšila, celkově uhynulo přibližně 60 % (Kaczensky et al., 2011). Zaniklo celé habituované stádo, které se pravidelně pohybovalo v okolí aklimatizační stanice. Měli tam postavené přístřešky, do kterých se chodívali schovat v zimě před sněhem a v léte před hmyzem. Koně byly nalezeny v přístřešku zasypány sněhem. Počasí dzud se vyznačuje intenzivními bouřemi a přívaly sněhu. Vrstva sněhu vysoká 1 m zvířatům znemožní pohyb a pak v ní umrznou. Nebo se mohou propadnout do sypkého sněhu v terénních depresích (Kůs, 2012). Histopatologické vyšetření mrtvých jedinců nenaznačilo žádnou nemoc, zvířata teda zahynuly jenom v důsledku zamrznutí (Robert et al., 2005). Jejich vysoká mortalita v těchto podmínkách je zapříčiněná tím, že koně, co se týče jejich rozšíření, jsou velmi konzervativní. Mají jasnou preferenci stanovišť a obsazují malé teritorium. Mortalita asijských oslů byla výrazně nižší. Na rozdíl od koní vykazují malou závislost na konkrétním typu stanoviště a jejich teritorium má velký rozsah. Podle dat GPS se osli z nejvíce postižené oblasti vzdálili (Kaczensky et al., 2011).

Tyto události vyvolaly diskuse o příčinách zániku posledních divokých koní na konci 60. let. Na přelomu let 1968/69 byla zima mimořádně mrazivá na celé severní polokouli. Je možné, že jejich vyhnutí způsobil právě dzud (Kůs, 2012).

Kaczensky et al. (2011) zdůrazňují, jaký dopad mají takové environmentální katastrofy na malou prostorově ohraničenou populaci. Na stochastické účinky prostředí jsou citliví hlavně velcí savci. Zejména změny klimatu a s tím související nárůst extrémních

meteorologických jevů způsobují vysokou mortalitu equidů i hospodářských zvířat. Efektem demografické stochasticity v případě malých populací hrozí riziko vyhynutí v důsledku nízké genetické variability a potenciálních účinků recesivních genů.

Početnost koní se zvýšila až na jaře 2011, narozením nových hříbat čítala víc jak 60 jedinců (Kůs, 2012).

Nejúspěšnějším projektem byl Hustain Nuruu v Mongolsku. Žije tam 260 jedinců koně Převalského. V této oblasti, v okolí mongolského Ulánbátaru, jsou příznivější klimatické a potravní podmínky než v Gobi. Nachází se tu dostatek vegetace a vodních zdrojů. Území je pokryto horskou stepí a lesostepí, rozšířené jsou křoviny a březové lesy na severu. Negativním jevem je to, že se divocí koně stále setkávají s domácími stády, kdy dochází mezi hřebci ke konfliktům. Kapacita tohoto parku s ohledem na růst populace je však už vyčerpána (Kůs, 2012).



Obr. 36 Koně Převalského v Hustain Nuruu
(Bobek, M.) (<http://www.zoopraha.cz/>)

Značný význam mají chovné stanice v Číně. V současnosti ale o nich nemáme téměř žádné informace. Z hlediska obnovy populace v původním areálu rozšíření druhu je důležitá rezervace Kalameili v Džungarské Gobi. Tato rezervace však zprávy o koních neposkytuje. V oblasti Xinjiang se nachází stanice Jimsar, která informace poskytuje sporadicky. Na jaře 2010 se objevily zprávy o tom, že na čínské straně se pohybuje malé stádo koní Převalského, které přežilo zimní katastrofu a přešlo po hraničních horských hřebenech do Číny. Podle čínských úřadů tato informace je státním tajemstvím. V roce 2012 se ale podařilo do národního parku Gobi B přivést 4 hřebce z Číny. Existuje návrh na vytvoření velkého přeshraničního parku na obou stranách mongolsko – čínského území. Bylo by to výhodné řešení dlouhodobé repatriace koní v Altajské a Džungarské Gobi. Mohla by tam žít dostatečně početná populace. Tím by vznikla šance, že se přirozené migrační trasy divokých koní obnoví (Kůs, 2012).

V Evropě se koně Převalského chovají na velkoplošných chráněných územích jako je národní park Hortobágy v Maďarsku, ukrajinská stanice Askania Nova a Černobyl. V Rusku se připravuje nový projekt v stepích poblíž Orenburgu (Kús, 2012).



Obr. 37 Hortobágy v Maďarsku (<http://www.zoopraha.cz/>)

Kaczensky et al. (2011) uvádí, že od roku 1992 bylo uskutečněno 10 transportů a dopraveno 92 koní do Tachin Talu. Dnes populace volně žijí v národním parku Hustai v centrálním Mongolsku a ve velké Gobi B, v Džungarské Gobi v jihozápadním Mongolsku. Žijí v přísně chráněných areálech. Za účelem jejich lepší ochrany byly koním nasazeny obojky a jsou monitorováni satelitní telemetrií. Jsou sledované jejich přesuny, stanoviště a potravní preference.

Koně už zase obývají stepi spolu se stády divokých oslů, s kterými si je strážcové parku znova občas spletou. Z ekologického hlediska je zajímavé, že dva tak podobné druhy mohou společně existovat ve stejném biotopu. Jejich oblasti rozšíření se překrývají, ale mají rozdílné strategie využití prostoru. Koně obývají spíš vlhké pastviny, naproti tomu oslí suché polopouště (Kaczensky et Walzer, 2008). Koně utvářejí stabilní harémové skupiny a přetrvávají v produktivních vegetačních oblastech a proto je jejich expanze v prostoru pomalá, zatímco oslí žijí v rozptýlených skupinách na nevyhraněném rozsahu a vykazují nízkou preferenci vegetace (Kaczensky et al., 2011). Bílek (1957), jak uvádím výš, popisuje jejich rozdílný způsob života. Kertakové žijí ve vysokých planinách a k napajedlům chodí v čase po západu slunce. Kulani žijí v pahorkatině a k vodě chodí při východu slunce.

Kulani patří k ohroženým druhům a z jejich původního rozsahu je dnes zastoupeno méně než 5 %. Velikost jejich populace ani nelze přesně určit, protože žijí v nedostupném terénu. Proto byl u nich taky zaveden satelitní systém monitorování. Na rozdíl od koní jsou oslí velmi skromní a schopni přežít i v suchých stanovištích. Nicméně málo vegetačního prostoru a nedostatek vody je nutí přesouvat se na velké vzdálenosti. Většina chráněných oblastí na území Gobi má příliš malý rozsah na to, aby vyhověla jejich životním potřebám. K udržení populace je proto potřeba jim zajistit dostatek pastvy a přístup k vodním zdrojům. Z

aspektu ochrany zvířat je v Mongolsku hlavním problémem pytláctví. Přesto, že je celková populace chráněná, dochází k úbytku divoké zvěře. Proto byl v roce 2005 v Hustain Nuuru zorganizovaný první mezinárodní workshop na ochranu asijského divokého osla, s cílem zdůraznit potřebu jeho ochrany, podpořit oblasti výzkumu a omezit pytláctví. Několika výzkumných projektů je již realizováno, ale v budoucnu bude potřeba ještě dalších se zaměřením na faunu, flóru a vodní bilanci Gobi. Pak bude možné kulanům zajistit optimální stanoviště z hlediska dlouhodobého přežití druhu (Kaczensky et Walzer, 2008).

Mongolská populace v roce 2012 čítá kolem 350 jedinců. Od roku 2011 je kůň Převalského zapsán na Červeném seznamu IUCN jako ohrožený druh. Mongolsko je dnes jedinou zemí, kde existují divoké populace koní v rámci jejich historického rozsahu (Walzer et al., 2012). Mezinárodní transporty koní se konaly ze západní Evropy a Asie. V roce 2011 se do transportu zapojila poprvé Česká republika a čtyři čeští koně Převalského odletěli Mongolska. V Dolním Dobřejově byla zřízená aklimatizační stanice s cílem rozvoje chovu koní Převalského. Byly z ní vybrány koně co nejméně příbuzní těm v Mongolsku, 3 klisny a jeden hřebec (Návrat divokých koní, 2011).

Kůs (2012) upozorňuje, že momentálně v národním parku Gobi B žije koňský druh na hranici své ekologické valence. I když zoologické zahrady jsou schopny poskytnout další vhodné mladé jedince, problémem je způsob jejich dopravy do Střední Asie, který je obtížný (zejména letecká doprava, protože k dispozici nejsou letadla se schopností přistávat na nezpevněné ploše přímo v stepích). Pokud populace koní v nejbližší době nebude posílena přísunem několika dalších jedinců z evropských zoologických zahrad nebo čínských rezervací, je možné, že tato populace zanikne a to buď další budoucí přírodní katastrofou, nebo následkem inbrední deprese.



Obr. 38 „Pražští převaláci v zemi svých předků“ (<http://www.zoopraha.cz/>)

Koně však v asijských stepích dokazují, jak jsou schopni adaptovat se na podmínky životního prostředí. Po více než 12 generacích života v zajetí se specifickými klimatickými, sociálními a potravními podmínkami, se dokázali rychle přizpůsobit novému prostředí a jiným poměrům. Aklimatizovaná stáda už v první generaci reagovala na nové situace. Dokazuje to i jejich natalita. V zajetí dochází u koní i k rozptylu porodů, někdy k nim docházelo i v podzimním a zimním období. V přírodě k nim dochází na jaře, od dubna do června, tato doba se u klisen upravila. Součástí fyziologických reakcí na klimatické podmínky je resorpce embryí březích klisen v extrémně tuhé zimě. Koně si zachovali většinu fyziologických adaptací a přirozených instinktů potřebných k přežití ve volné přírodě (Kůs, 2012).



Obr. 39 Stádo koní Převalského z oblasti Tachin us

(Bobek, M.) (<http://www.zoopraha.cz/>)

Koně Převalského svou adaptací v stepích dokázali, že jsou druhem s mimořádnou ekologickou a fyziologickou plasticitou. Avšak ani po 13 letech od návratu koní do přírody nemůžeme definitivně tvrdit, že kůň Převalského byl zachráněn. Napříč tomu je úspěchem už to, že v současné době žije kolem 1980 jedinců (více jak pětina světové populace) v přirozených sociálních vztazích a podmínkách blízkým přírodnímu výběru (Kůs, 2012).

V roce 2013 a 2014 proběhly další transporty (Jiráťová, 2013; 2014).

V roce 2013 byly 4 klisny z Dolního Dobřejova na Benešovsku přepraveny do národního parku Gobi B v Mongolsku. Do stepi přišli v rekordním čase. Po necelých pětatřiceti hodinách náročné cesty vyběhli do aklimatizační ohrady v Gobi B a hned začali prozkoumávat nové prostředí (Jiráťová, 2013). V červenci 2014 do Mongolska odletěli 3 další klisny (Jiráťová, 2014). Chystaný transport koní oznámil ředitel pražské Zoo na tiskové konferenci na základně dopravního letectva v Praze Kbélích u příležitosti návštěvy mongolské ministryně Sanjaasuren. Ta značně oceňuje tyto snahy na záchranu ohrožených koní (Šťastný, 2014a). Zima 2014 byla v Mongolsku příznivá. Rangeři přes zimu dokrmují koně senem. V rámci projektu Zahraniční rozvojové spolupráce jim vystavěla seníky, přístřešky a obnovila vozový park. Všichni pražští koně zimu zvládli bez velkých obtíží (Šťastný, 2014b).

Reintrodukce probíhá ve spolupráci s mezinárodní organizací ITG (International Takhi Group) a za podpory mnoha partnerů a sponzorů. Tradičním podporovatelem je Magistrát hlavního města Prahy a Armáda ČR. V roce 2014 se zapojili i další instituce a společnosti: Ministerstvo životního prostředí ČR, Komerční banka, Domaine des Grottes de Han (Belgie), Kölner Zoo (Německo), Hortobágy National Park (Maďarsko) a Gaia Zoo Kerkrade (Holandsko) (Jiráťová, 2014).

Zoo Praha má významnou roli na záchraně tohoto ohroženého druhu (Jiráťová, 2013). Realizovala rozvojový projekt, který podporuje pracovníky rezervace i místní obyvatele. Cílem je, aby obnova byla dlouhodobě udržitelná - aby se národní park rozšířil a pro koně byla v centrální Asii zajištěna budoucnost. Hrozbou je rozvoj industrializace, těžbařský průmysl, který je nutno udržet pod kontrolou. Obyvatelé přírodu chrání a žijí s ní v souladu (Češi na misi: Trvale udržitelný kůň, 2014). „My jsme kočovný národ a kůň je pro nás symbolem svobody. Naši lidé o projektu Návrat divokých koní dobře vědí, hodně se o něm mluví i v hlavním městě Ulánbátaru. Je pro nás velmi důležité, že se kůň Převalského do mongolských stepí opět vrací.“ To prohlásil Dorjdamba, mongolský velvyslanec působící v České republice (Jiráťová, 2013).

3.34.4.2 Kůň Převalského na fylogenetickém stromu

Podle plemenné knihy koně Převalského existují dnes 4 linie. Reprezentují je 2 mitochondriální haplotypy, které jsou v podstatě nerozlišitelné od haplotypů domácího koně. To znamená, že kůň Převalského je velmi blízce příbuzný s předchůdcem koně domácího. Mají ale odlišný počet chromozomů. Kůň Převalského má 66 chromozomů, zatímco domácí má 64. Přesto jsou však schopni se spolu křížit a produkovat fertillní potomstvo. Kdysi bylo navrženo, že kůň Převalského byl předchůdcem domácího koně (Vilà et al., 2006). Ačkoli mají rozdílné počty chromosomů, na základě mtDNA netvoří monofyletické skupiny na fylogenetickém stromě. Rozdílly jsou na Y chromosomech, tudíž jsou tyto dva taxony sesterské (Wallner et al., 2003).

Podle jedné hypotézy by z koně Převalského měli pocházet čínské domácí koně (Cai et al., 2009). Země starých asijských kultur byly střediskem rozšíření krtaků a místem jejich domestikace. Archeologické nálezy z Asie z doby 2000 BC svědčí o chovu domácích koní, kteří jsou zobrazeni na černé keramice. Předpokládalo se, že staří východoasijské koně by mohli být potomky krtaka. Čínské plastiky a obrazy znázorňují koně tohoto typu (Bílek, 1957).

Cai et al. (2009) analyzovali mt DNA čínských vyhynulých druhů a domácích koní. Koně vykazovali vysokou matriarchální rozmanitost a spadali do všech haploskupin, které se vyskytují u moderních koní. Kůň má 7 haploskupin (A, B, C, D, E, F, G). To znamená, že některé mateřské linie byly zavedeny do genofondu už v minulosti. Dále zjistili, že haploskupiny F byly mnohem četnější u vyhynulých forem (ve vzorcích starších než 4000 let), zatímco novější formy (3000 – 2000 let BP) měly zastoupeny všechny haploskupiny v podobném počtu. Srovnáním údajů s DNA dnešních koní vyplývá, že haploskupina F je starověká skupina východoasijského původu. Původ domácích koní je ale složitý a k vnějšímu vstupu mtDNA do jejich genomu došlo až po počáteční domestikaci. Tyto výsledky hypotézu, že domácí koně pocházejí z koně Převalského, nepodporují. Čínské moderní koně souvisí spíš s prvními mongolskými koňmi.

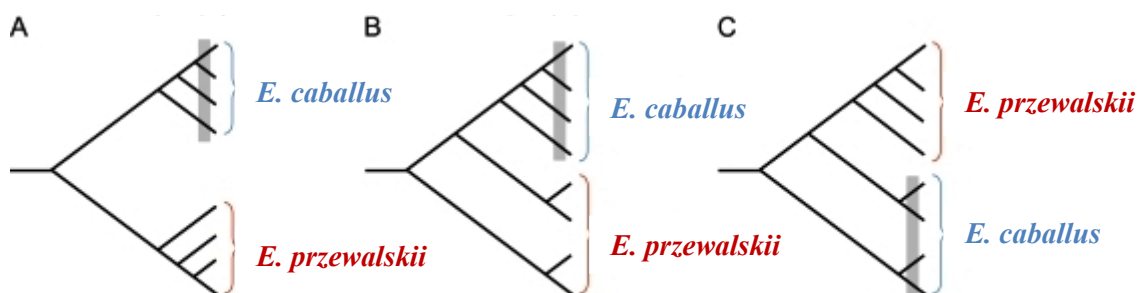
Spor o vztahu koně domácího a Převalského dále pokračuje. Výsledky analýz, jestli je nebo není kůň Převalského umístěn na fylogenetickém stromu jako samostatná sesterská skupina koně domácího, se lišily. Vzhledem k tomu, že jsou blízce příbuzné a tím i geneticky podobné, mohou molekulární data ukázat specifické rozdíly zapříčiněné domestikací. Pro stanovení nukleotidové diverzity, která se podílí na vývoji těchto druhů, byly použity

sekvence autozomálních intronů a pohlavních chromosomů. Na zjištění, jestli vývoj domácího koně je řízen hřebci nebo klisnami, bylo sekvencováno 5 homologních intronů (celkem ~ 3 kb) na chromosomu X a Y u 2 koní Převalských a u 3 domácích plemen (arabský kůň, mongolský domácí kůň a dartmoor pony). K tomu ještě bylo sekvencováno 5 autozomálních intronů (celkem ~ 6 kb). Z výsledků vyplývá, že na fylogenetickém stromu kůň Převalský nepatří do samostatného kladu a s domácími plemeny má úzký vztah (Lau et al., 2009).

Goto et al. (2011) na základě molekulárních dat autosomálních sekvencí, jsou toho názoru, že kůň Převalského tvoří monofyletický klad, oddělený od linie domácích koní. Výsledky naznačují, že koně Převalského mají starobylý původ a nejsou přímými předky domácích koní.

Navzdory mnoha celosvětovým studiím, toto téma zůstává kontroverzní. Analýza kompletních mitochondriálních genomů 151 koní z 68 plemen prokázala, že domácí kůň má původ v několika mateřských liniích a kůň Převalského nebyl přímý předek domácích koní. Koně byly klasifikovány do jednoho ze šesti hlavních kladů. Nebyla pozorována žádná zjevná souvislost mezi plemeny nebo zeměpisní polohou a heterogenitou moderních koní (Yoon, 2015).

Obr. 40 Hypotetické scénáře odlišnosti mezi *E. caballus* a *E. przewalskii*
(Goto et al., 2011)



šedá plocha - domestikace

A - *E. caballus* a *E. przewalskii* jsou monofyletické linie (dva sesterské druhy diferencovány od společného předka).

B - *E. caballus* je odvozen od *E. przewalskii*. *E. przewalskii* je přímý předek *E. caballus*.

C - *E. przewalskii* je odvozen od *E. caballus*. *E. caballus* je přímý předek *E. przewalskii*.

3.35 DOMESTIKACE

Domestikace znamená ochočení volně žijících druhů, je to složitý proces omezený na určitý prostor a kulturu (Vilà et al., 2001). První domestikovaná zvířata se našla z období neolitu (nejmladší doby kamenné) (Musil, 1987), mezi nimi byly i koně. Lebky prvních domácích koní jsou čistého tarpaního typu (Bílek, 1957). Kone byly pravděpodobně poslední ze skupiny savců, u kterých se vyvinula spolupráce s člověkem (Clutton-Brock, 1999).

Volf (2002) považuje za nejlepší doklad o zdomácnění koně zprávu napsanou chetitským jazykem na pěti hliněných tabulkách, jejich stáří se datuje na 3400 let BC. Popisují výcvik koní a způsob jejich ošetřování.

Na otázku **Jak k domestikaci koně došlo?** existuje množství teorií. Na základě archeologických nálezů a molekulárních dat (mtDNA a Y chromozomálních sekvencí) bylo navrženo množství různých scénářů domestikace. Jejich hlavním sporným bodem je, zda byl kůň domestikován na jednom místě, nebo proběhlo více domestikací nezávisle na sobě (Vilà et al., 2001; Warmuth et al., 2012).

Při řešení mnoha otázek kolem domestikace se často používají molekulární studie, které jsou založeny na různých prognózách s ohledem na genetické změny v DNA. V analýzách se nejčastěji využívají mitochondriální sekvence. Mitochondriální DNA se dědí po matce, proto ukazuje jenom variace mateřských linií. Výhodou je to, že mitochondrie jsou v buňkách hojně zastoupeny a vyskytují se v mnoha kopiích. V rámci jednoho druhu se můžou v buňkách akumulovat, ale jsou užitečné i při posuzování vztahu mezi příbuznými taxony (Vilà et al., 2006).

První teorie předpokládá, že mitochondriální rozmanitost koní je omezena na několik základních linií, které podléhají četným mutacím. Druhá předpokládá větší diverzitu mtDNA oproti běžné divoké populaci. Později se zjistilo, že obě tvrzení jsou do určité míry pravdivá. Analýza DNA moderních koní ukázala velkou rozmanitost mateřských linií. Sekvenční analýza koní z pleistocénu naznačila, že tato rozmanitost není způsobena mutacemi. Pravděpodobně hřebec byl domestikován pouze jednou, zatímco klisny z rozličných oblastí byly začleněny do místních domácích stád (Vilà et al., 2001).

Další genetické studie využívající mtDNA prokázaly podobné výsledky. Potvrdily velkou diverzitu mezi domestikovanými koňmi a byly rozpoznány rozsáhlé mateřské linie.

Tato vysoká míra polymorfismu ale není vyvážena odpovídající diverzitou otcovské linie samčího Y chromosomu. To znamená, že do genotypu domácích koní přispělo jen málo hřebců (Lindgren et al., 2004).

Jansen et al. (2002) zjistili, že bylo do domestikace zapojeno několik koňských populací. Z jejich studie vyplývá, že z přírody muselo pocházet aspoň 77 chovných klisen.

Lira et al. (2010) zkoumali mtDNA koní z Pyrenejského poloostrova a data srovnali mtDNA iberských koní z období neolitu, doby bronzové a středověku. U středověkých koní se vyskytuje haploskupina D1, která ostatním chybí. Teda tam musela být importovaná z jiných oblastí. Nejvíce zastoupena byla haploskupina C (charakteristická pro plemeno lusitano). Je pravděpodobné, že iberští koně byli domestikováni přímo na Pyrenejském poloostrově. Z toho vyvozují, že do domestikace bylo zapojeno více geografických oblastí.

Cieslak et al. (2010) dospěli k závěru, že velká rozmanitost mateřských linií není produktem chovu, ale představuje velkou genetickou variabilitu divokých předků. Koně v pleistocénu tvořili jednu velkou panmiktickou populaci, rozšířenou od Aljašky až po Pyreneje. Později, ve spodním holocénu a měděné době, vznikli víceméně oddělené populace, které žily v eurasijských stepích a Iberii. V té době proběhlo více domestikací, avšak jenom u klisen. Ke genetickému rodokmenu dnešních plemen přispěly všechny oblasti, ale většina haplotypů pochází z východní Evropy a Sibíře.

Otázka **Kdy a kde byly první koně domestikováni?** je stále hodně diskutovaná (Olsen, 2006). Počátek domestikace lze předpokládat v centru Eurasie. V období 5000 – 3000 let BC došlo k výrazným změnám ekodynamiky stepí. Bylo to etapa klimatických a sociálních změn. V archeologických vykopávkách z této periody se často vyskytují koně (Levine, 1999a). Podle paleobotanických stop z ruských lesů, začalo nástupem holocénu globální oteplování. Klima byla charakteristická teplými periodami. Změna podnebí a vegetace v stepích a lesostepích měla významný vliv na vývoj lidských společenstev (Kremenetski et al., 1999). Ovlivnila rozdělení a zoogeografické rozložení populace a dozajista i počáteční domestikaci. V období kolem 2500 – 1500 let BC nastalo výrazné ochlazení klimatu, podnebí bylo sušší a nastal rozvoj pastevectví (Olsen, 2006).

V archeologických vykopávkách se musí hledat důkazy, které domestikaci přímo nebo nepřímo dosvědčují. Přímými důkazy jsou kosti kabaloidních koní a artefakty, které nepochybně nasvědčují tomu, že lidi tady zvířata chovali (Levine, 2005). Olsen (2006) přikládá značný význam koňskému mléku. Fermentované klisní mléko, známé jako kumys,

má vysoký obsah vitamínů. Je známo, že produkce koňského mléka pro lidskou spotřebu existovala v kulturách době bronzové a železné. Z vlastností kostí a artefaktů vyplývají nepřímé důkazy, jako např. populační struktura a biogeografická distribuce. Jenom zřídka je zachovaný organický materiál, jako kůže a dřevo. Proto z ostatků domestikovaných koní nelze mnohdy zjistit, jestli už byly ježděny. První jezdci pravděpodobně jezdili na koních bez sedel (Levine, 2005).

Velké množství kostí v archeologických depozitech ještě nemusí znamenat domestikaci. Někdejšími kritériem bylo zvýšení relativního množství kostí ve srovnání s předcházejícím obdobím. Nálezy v některých částech Eurasie z období asi 3500 let BC ukazovaly očividný nárůst podílu koňských kostí a zubů. Další relikty naznačovaly pozorovaný nárůst kostí v době měděné. Tyto nálezy však mohly znamenat jenom zvýšenou intenzitu lovu. Identifikovat časná stadia domestikace je problematické a mnoho výzkumů bylo z velké části neúspěšných (Levine, 1999b).

Olsen (2006) vysvětluje, proč je obtížné prokazovat proces koňské domestikace z archeologických materiálů. Je málo známa geografická distribuce jejich možných divokých předků a struktura mortality je poměrně složitá. Koně, na rozdíl od ostatních domestikovaných zvířat, se morfologii a velikostí příliš neliší od divokých předků a nejsou ani silně pohlavně dimorfní. Osteometrické analýzy nejsou dostatečně průkazné, protože koně v čtvrtohorách nemají fylogenetické modely, kterými se vzájemně liší na základě adaptivních znaků.

V dávné době existovala zvyklost pohřbívání koní a jiných domácích zvířat. Na Ukrajině, v Rusku a Kazachstánu byly nalezeny neolitické hroby s lidskými a zvířecími ostatky. Lidi je nejspíše pochovávali jako pohřebné oběti. V hrobech bývají často právě lebky a kopyta koní (Olsen, 2006). Důkazy použití koní jako tažných zvířat pocházejí z jižního Uralu, kde byly nalezeny pohřbené koně i s vozy, datují se na věk 2000 let BC. V době 1000 let BC už byly domestikované koně rozšířeny v Evropě, Asii a Severní Americe (Roots, 2007).

Většina literatury jako první místo domestikace uvádí oblast Dereivka na Ukrajině a období doby měděné (osídlení Ukrajiny mezi 4470 a 3530 let BC) (Olsen, 2006).

Dereivka je eneolitická osada, kde se za posledních 30 let objevovaly důkazy domestikace. Byly tam nalezeny zbytky lidských obydlí a mezi nimi zvířecí kosti (Levine, 2005). Koncem měděné doby nastaly civilizační změny a rozvoj evropských společností. Na Ukrajině žila kurganská kultura, která osídlovala stepi a říční údolí. Archeologické pozůstatky nasvědčovali

tomu, že lidi tady chovali koně (Anthony, 1986). Žili kočovným způsobem života a tehdy už chovali skot, ovce a kozy. Koňské pozůstatky patřily tarpanům. Datují se na věk 4000 let BC (Roots, 2007). Podle těchto nálezů byli koně domestikováni v ukrajinských stepích v době kolem 4000 let BC (Anthony and Brown, 1989).

V Dereivke bylo nalezeno 3938 zvířecích kostí, z nich 61 % koňských (Anthony and Brown, 1989). Mezi kostmi byla jenom jedna kompletní zachovalá lebka hřebce. Tento hřebec byl klasifikován jako první domestikovaný kůň a později označován jako „kultovní hřebec“. Prokázaly to i kraniologické analýzy. Během domestikace v období pleistocénu a holocénu došlo u koní k určitým kraniomorfologickým změnám, jako jsou krátká, ale široká mozkovna a široké čelo. V tom případě lebka hřebce je shodná s lebkami domestikovaných koní z pozdější doby a rovněž s moderními kyrgizskými plemeny (Olsen, 2006).

Anthony and Brown (1989) provedli mikroskopickou analýzou koňských molárů. Ukázalo se, že zuby hřebce jsou trocha poškozeny a je na nich patrné opotřebení. Později porovnali zuby koní z archeologických nalezišť se zuby moderních koní. Na zubech koně, přesněji na okluzní ploše druhých premolárů, vzniká drobné opotřebení, když kůň žvýká udidlo. Může to být důkazem jízdy na koni, případně určité manipulace s koněm, který byl nějakým způsobem nauzený (Brown and Anthony, 1998). Hřebec podle všeho musel v tlamě svírat něco kovového. Poté, s cílem zjistit jeho přesné stáří, byla provedena radiokarbonová metoda. Bylo zjištěno, že uhlík koně datuje do doby železné, která sahá do 1. tisíciletí BC. Kultovní hřebec byl proto odstraněn ze své původní pozice (Olsen, 2006). Levine (2005) jeho chrup uvádí jako příklad falešných přímých důkazů. Analýzy fragmentů kostí z lokality Dereivka pak ještě prokázaly, že koně v těchto místech byly získány převážně lovem (Levine, 1999a).

V poslední době je s domestikací spojován Botai (Levine, 2005). Botai je eneolitická osada umístěná v lesostepích severního Kazachstánu (Levine, 1999a). Bylo tam nalezeno 300 000 zvířecích kostí, z toho 99 % koňských. Kromě koně tam bylo jediné domestikované zvíře a to pes. Další botaiská kultura byla nalezena ve stepích v okolí řeky Ishim. 90 % kostí bylo koňských. Zdá se, že botaiská kultura představuje způsob života domorodé lovecké společnosti v stepích vnitřní Asie, kde lze předpokládat, že proběhla i domestikace. Tato oblast byla osídlena v době 3500 – 2500 let BC. V stejné době v stepích východní Evropy, od Ukrajiny po řeku Ural, žila kultura yamna. O ní je známo, že už pravidelně využívala koně v ekonomicky založených službách (Olsen, 2003).

Podle všech dosavadních teorií by se dalo se shrnout, že koně byli domestikováni v neolitu, eneolitu, nebo počátkem doby bronzové. Místem domestikace byl Kazachstán, Ukrajina, nebo stepi východní a západní Evropy. Koně se využívali jako zdroj potravy, tažná síla a prostředek dopravy (Levine, 2005). Koně žili v stepích Ruska a Kazachstánu jako domácí zvířata určitě v období 3500 let BC, eventuelně 4500 BC (Anthony and Brown, 2011).

V Kazachstánu byly realizované nové archeologické vykopávky. Byly objeveny přímé důkazy, které prokazují domestikaci koně v eneolitické kultuře Botai. Její věk se datuje na 5500 let BC. To znamená, že domestikace proběhla mnohem dřív, jak se předpokládalo (Outram et al., 2009).

Popíšu tyto nálezy podrobněji. Archeologická fauna pozůstává téměř výhradně z koňských ostatků. Struktura osídlení je polousedlá a je neslučitelná s lovem divokých mobilních stád. Byla provedena metrická analýza kostí koňských končetin. V archeozoologické metrické analýze se používají metapodia, které jsou dobrým ukazatelem, protože metakarpy koní podléhají morfologickým změnám v závislosti od plemena a fyzické aktivity. Domestikované koně je mají tenčí. Byly změřeny hodnoty indexu štíhlosti končetin, které byly porovnány s hodnotami koní ze 4 jiných oblastí Kazachstánu. Končetiny koní v Botai jsou výrazně štíhlejší v porovnání s ostatními koňmi (95 % interval spolehlivosti). Dále bylo zkoumáno, jestli se na kostech nachází opotřebením, které by mohla způsobit uzda, případně nějaké řemínky. Mikroskopická metoda kvantifikovala opotřebením druhých premolárů a přední části dolní čelisti (Outram et al., 2009).

Jsou to přímé důkazy o jízdě na koni. Patologické změny na zubech a kostech čelisti jsou spolehlivé ukazovatele opotřebením od použití uzdy. Lidi botaiské kultury už určitě byli jezdci (Anthony and Brown, 2011).

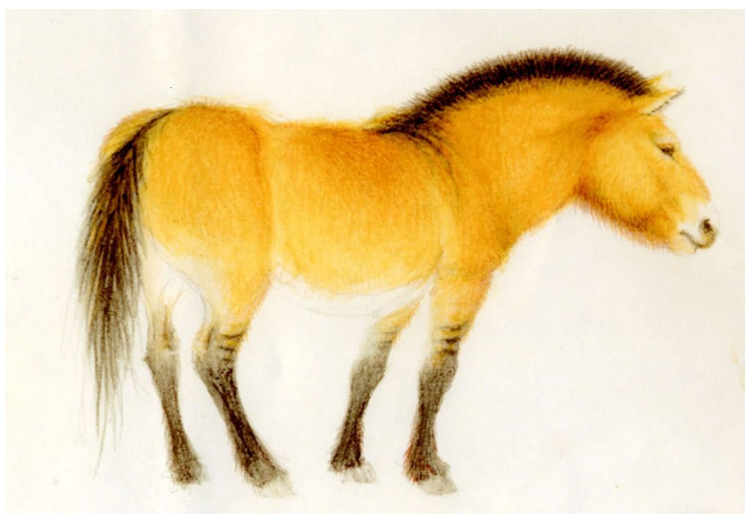


Na snímku zubu můžeme vidět, že na mediální hraně je zřetelné pásmo oboustranného opotřebením, které proniká cementem a sklovinou. Taková hlobka a morfologie se vyskytuje jenom u zvířat, které mívají v tlamě udidlo (Outram et al., 2009).

Obr. 41 dolní P2 hřebce

(Outram et al., 2009)

Zub hřebce byl datován AMS (Accelerator Mass Spectrometry) na dobu 4658 ± 33 BP. Našly se i nástroje pravděpodobně používané na zpracování kůže a výrobu kožených řemínků, které převažují nad loveckým vybavením. Dalšími artefakty jsou keramické nádoby. Bylo zkoumáno kuchyňské nádobí, protože v archeologické keramice přetrvává degradovaný živočišný tuk. Hodnoty hlavních mastných kyselin potvrzují převahu pozůstatků koňského tuku. To je přímý důkaz, že koně byly zdrojem potravy. Zbytek tuku patřil přežvýkavcům, které můžou představovat nějaké ulovené zvířata. V nádobách se nacházely zbytky koňského mléka. To je přímý důkaz, že klisny musely být ochočeny (Outram et al., 2009).



Obr. 42 **Tarpan**

(podle Pickering, D.) (<http://www.carnegiemnh.org/>)

Podle stop na kostech mandibuly koně byla uzda tvořena koženými řemínky, umístěny přes mezery mezi zuby dolní čelisti. Řemínky byly ze surové kůže a tvořili smyčku, která procházela přes diastemu. Pod bradou byly svázané a jejich konce fungovali jako otěže (Olsen, 2009).



Obr. 44 **lebka botaiského psa** ve srovnání s plemenem samojed (<http://www.carnegiemnh.org/>)

Botai je v centru nativního geografického rozšíření tarpana. Botaiská kultura měla neobvyklou ekonomiku zaměřenou hlavně na koně (Olsen, 2006).



Obr. 43 **botaiský jezdecký kůň** (podle Olsen, S.) (<http://www.nsf.gov/>)

Spolu s koňmi chovali psy. Velkostí a lebeční morfologií se podobali dnešnímu samojedovi (Olsen, 2000). Lidi už dávno pohřbívali psy a často reagovali na jejich úmrtí jako na smrt člena rodiny (Morey, 2006). V psích hrobech byly koňské lebky. Mezi koňmi a psy byla silná vazba, mohli být spolu používání při lovu (Olsen, 2000).

Předchozí archeologická dokumentace byla neprůkazná. Tyto nálezy poskytují přímé důkazy, že botaiská kultura chovala koně v době 5500 let BC. Koně byly součástí domácích stád. Tradiční ekonomika je využívala na maso a mléko. Lidé v té době už na koních jezdili. Kdy a kde byly koně domestikované ještě stále přesně nevíme. Hlavním kandidátem je právě eurasijská step, konkrétně kultura Botai v severním Kazachstánu a věk 5500 BC (Outram et al., 2009).

Domestikace tarpana se pak pravděpodobně šířila do východní Evropy, odtud v několika navazujících vlnách na západ do Karpatské kotliny a Moravy, jihovýchodně do Kavkazu a na Blízký východ do Mezopotámie. V západní Evropě v době bronzové už žili domácí tarpani (Bokonyi, 1987).

Nejnovější domestikační teorie spojila archeologické nálezy s molekulárními důkazy. Warmuth et al. (2012) zrekonstruovali vznik a rozšíření koní v eurasijských stepích a populační genetickou strukturu tarpana. Z genotypových dat víc jak 300 eurasijských koní potvrdili, že tarpan osídlil Eurasii v době 160 000 BC, pak žili v eurasijských stepích. S ohledem na nálezy z Kazachstánu domestikace proběhla v době kolem 5500 BC. Nejpravděpodobnější je, že místem domestikace byly stepi západní Eurasie, kde byla i rozšířena populace tarpanů. Podle této teorie teda proběhla domestikace v geograficky vymezené oblasti. Domácí stáda byla opakovaně doplňována místními divokými klisnami, což vysvětluje rozmanitost mtDNA. Navzdory těmto poznatkům a přes předcházející dlouholeté výzkumy domestikace koně ještě není zcela osvětlena.

4 Závěr

Během psaní této práce jsem studovala fosilní koně s cílem získat co nejvíce informací. Porovnávala jsem morfologické znaky taxonů s genetickými analýzami. Fylogenií koně se zabývá množství odborné literatury a je publikováno pořád více nových článků, hlavně molekulárních analýz. To poskytuje mnohokrát odlišný pohled na fylogenetický vývoj a taxonomii koně. Molekulární studie vyvracejí doposud mnohé teorie. Toto téma je tak rozsáhlé, že v mé práci je shrnuto jenom několik poznatků. Při studiu jsem získala na odpovědi na mnohé otázky, no zároveň s nimi se nabízejí další. Tato práce přináší několik nových objevů, obsahuje několik nových faktů a hypotéz a vyvrací některé staré teorie. Předpokládám, že tyto nové poznatky budou rozšiřovány stále dál.

- V hipologické literatuře bývá zmíněna vývojová řada koně s prvním praconíkem *Eohippus* nebo *Hyracotherium*. *Hyracotherium* však není jenom jeden koňský rod. Je to spíše morfologicky podobná skupina, jejíž znaky lze jenom těžko taxonomicky odlišit. Nevíme ani, které konkrétné zvíře z nich patří na úplně první místo.
- Hlavní vývojová větev koně, *Anchitherium*, vyhynula. Dnes už zůstal jenom jediný rod – *Equus*.
- Fylogenie koně západního a severského je málo prozkoumaná.
- Fylogenetický vztah koně Převalského a koně domácího je ještě stále sporný.
- Doposud pražská Zoo reintrodukovala do Mongolska 15 koní Převalského.
- Podle nových archeologických nálezů byl kůň domestikován v Kazachstánu, kde lidé chovali koně v době 5 500 let před naším letopočtem.

Post scriptum

Studovat původ koně
a způsob života jeho předchůdců
je přínosné i z chovatelského hlediska.
Přece už dávno existuje rčení,
že dnešní kůň je v základní podstatě stejný
jako jeho dávní divocí předkové.



5 Seznam literatury

- Alberdi, M. T., Miotti, L., Prado, J. L. 2001. *Hippidion saldiasi* Roth, 1899 (Equidae, Perissodactyla), at the Piedra Museo site (Santa Cruz, Argentina): Its implication for the regional economy and environmental reconstruction. *Journal of archaeological science*. 28 (4). 411-419.
- Anthony, D. W. 1986. The "Kurgan Culture," Indo-European Origins, and the Domestication of the Horse: A Reconsideration I. *Current Anthropology*. 27 (4). 291-313.
- Anthony, D. W., Brown, D. R. 1989. Looking a Gift Horse in the Mouth: Identification of the Earliest Bitted Equids and the Microscopic Analysis of Wear. In: Crabtree, P. J., Campana, D. V., Ryan, K. (eds.). *Early Animal Domestication and Its Cultural Context*. UPenn Museum of Archaeology. Philadelphia. p. 98-117. ISBN: 9780924171963.
- Anthony, D. W., Brown, D. R. 2011. The Secondary Products Revolution, Horse-Riding, and Mounted Warfare. *Journal of world prehistory*. 24 (2-3). 131-160.
- Antonius, O. 1938. 35. On the Geographical Distribution, in Former Times and To-day, of the Recent Equidæ. *Proceedings of the Zoological Society of London*. 107 (4). 557-564.
- Austin, J. J. 2013. DNA from museum specimen. In: Reeve, E. C. R. (ed.). *Encyclopedia of Genetics*. 2nd ed. Routledge. New York. p. 817-819. ISBN: 1134263503.
- Azzaroli, A. 1992. Ascent and decline of monodactyl equids: a case for prehistoric overkill. *Annales Zoologici Fennici*. 28 (15). 1-63.
- Bennett, D. 1992. The Evolution of the Horse. In: Evans, J. W. (ed.). *Horse Breeding and Management: World Animal Science Series: C7*. Elsevier Science Publishers. B. V. Amsterdam. p. 1-40. ISBN: 0444882820.
- Bennett, D. 1998. *Conquerors: The Roots of New World Horsemanship*. Amigo Publications, Inc. Solvang. p. 422. ISBN: 0965853306.
- Benton, M. J., Harper, D. A. T. 2009. *Introduction to Paleobiology and the Fossil Record*. Wiley-Blackwell. Chichester. p. 608. ISBN: 9781444303209.

- Berger, J. 2004. The last mile: How to sustain long-distance migration in mammals. *Conservation Biology*. 18 (2). 320-331.
- Bernor, R. L., Scott, R. S. 2003. New interpretations of the systematics, biogeography and paleoecology of the Sahabi hipparions (latest Miocene) (Libya). *Geodiversitas*. 25 (2). 297-319.
- Bílek, F. 1957. Vývojová řada equidů. In: Koubek, K. (ed.). Speciální zootechnika. Sv. 2. Chov koní. 2. Státní zemědělské nakladatelství. Praha. 1032 s.
- Bokonyi, S. 1987. History of horse domestication. *Animal Genetic Resources Information*. 6 (1). 29-34.
- Borková, P., Jurček, T., Drábek, J. 2011. Analýza starobylé DNA. *Živa*. 2011 (1). 3-6.
- Bowman, S. 1990. Radiocarbon Dating. University of California Press. Berkeley. p. 64. ISBN: 0520070372.
- Brown, D., Anthony, D. 1998. Bit wear, horseback riding and the Botai site in Kazakstan. *Journal of Archaeological Science*. 25 (4). 331-347.
- Bown, T. M., Kihm, A. J. 1981. *Xenicohippus*, an Unusual New Hyracotheriine (Mammalia, Perissodactyla) from Lower Eocene Rocks of Wyoming, Colorado and New Mexico. *Journal of Paleontology*. 55 (1). 257-270.
- Caesar, J. 1706. Commentaries of His Wars in Gaul, and Civil War with Pompey: To which is Added Aulus Hirtius, Or Oppius's Supplement of the Alexandrian, African and Spanish Wars. With the Author's Life. Adorn'd with Sculptures from the Designs of Palladio. 2nd ed. R. Smith. London. p. 376.
- Cai, D., Tang, Z., Han, L., Speller, C. F., Yang, D. Y., Ma, X., Cao, J., Zhu, H., Zhou, H. 2009. Ancient DNA provides new insights into the origin of the Chinese domestic horse. *Journal of Archaeological Science*. 36 (3). 835-842.
- Churcher, C. S., Stalker, A. M. 1970. A late, postglacial horse from Pashley, Alberta. *Canadian Journal of Earth Sciences*. 7 (3). 1020-1026.

- Clark, D. P., Pazdernik, N. J. 2012. *Molecular Biology: Understanding the Genetic Revolution*. 2nd ed. Elsevier. Oxford. p. 928. ISBN : 9780123785954.
- Clutton-Brock, J. 1999. *A natural history of domesticated mammals*. 2nd ed. Cambridge University Press. Cambridge. p. 238. ISBN: 0521634954.
- Cowen, R. 2009. *History of Life*. 4th ed. Wiley-Blackwell. Oxford. p. 336. ISBN: 9781444312263.
- Cuvier, G. 1822. *Recherches sur les ossemens fossiles: où l'on rétablit les caractères de plusieurs animaux dont les révolutions du globe ont détruit les espèces. Contenant les os fossiles des patrières des environs de Paris etc. Svazek 3. Dufour et D'Ocagne. Paris. p. 412.*
- Cuvier, G., Jameson, R. 1817. *Essay on the theory of the earth*. 3rd ed. William Blackwood. London. p. 348.
- Dalquest, W. W. 1978. Phylogeny of American horses of Blancan and Pleistocene age. *Annales Zoologici Fennici*. 15. 191-199.
- Dalquest, W. W. 1979. The little horses (genus *Equus*) of the Pleistocene of North America. *American Midland Naturalist*. 101 (1). 241-244.
- Darwin, C. 1839. *The Voyage of the Beagle*. Doubleday. New York. p. 327.
- Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. John Murray. London. p. 502.
- Deng, T., Li, Q., Tseng, Z. J., Takeuchi, G. T., Wang, Y., Xie, G., Wang, S., Hou, S., Wang, X. 2012. Locomotive implication of a Pliocene three-toed horse skeleton from Tibet and its paleo-altimetry significance. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 109 (19). 7374-7378.
- Dušek, J., Misař, D., Müller, Z., Navrátil, J., Rajman, J., Tlučchoř, V., Žlumov, P. *Chov koní*. 3. vyd. Brázda. Praha. 400 s. ISBN: 8020903884.
- Edinger, T. 1948. *Evolution of the Horse Brain*. Geological Society of America. Baltimore. p. 177.

- Eisenmann, V. 1992. Origins, dispersals, and migrations of *Equus* (Mammalia, Perissodactyla). Frankfurt: Courier Forschungsinstitut Senckenberg. 153. 161-170.
- Eisenmann, V., Baylac, M. 2000. Extant and fossil *Equus* (Mammalia, Perissodactyla) skulls: a morphometric definition of the subgenus *Equus*. *Zoologica Scripta*. 29 (2). 89-100.
- Fejfar, O. 2011. Nálezky fosilních savců III. Fauna hnědouhelné pánve. *Živa*. 2011 (3). 140-144.
- Fejfar, O. 2005. Zaniklá sláva savců. Academia. Praha. 278 s. ISBN: 802001361X.
- Feldhamer, G. A., Drickamer, L. C., Vessey, S. H., Merritt, J. F., Krajewski, C. 2007. *Mammalogy: Adaptation, Diversity, Ecology*. 3rd ed. The Johns Hopkins University Press. Baltimore. p. 643. ISBN: 9780801886959.
- Forsten, A. 1992. Mitochondrial-DNA time-table and the evolution of *Equus*: comparison of molecular and paleontological evidence. *Annales Zoologici Fennici*. 28 (3/4). 301-309.
- Forsten, A. 1988. The small caballoid horse of the upper Pleistocene and Holocene. *Journal of Animal Breeding and Genetics*. 105 (1-6). 161-176.
- Forsten, A., Dimitrijević, V. M. 2003. Pleistocene horses (genus *Equus*) in the central Balkans. *Geoloski anali Balkanskoga poluostrva*. 2002-2003 (65). 55-75.
- Franzen, J. L. 2001. Taphonomic Analysis of the Messel formation (Germany). In: Gunnell, G. F. (ed.). *Eocene Biodiversity: Unusual Occurrences and Rarely Sampled Habitats*. Springer. New York. p. 197-214. ISBN: 0306465280.
- Franzen, J. L. 2006. *Eurohippus ng*, a new genus of horses from the Middle to Late Eocene of Europe. *Senckenbergiana lethaea*. 86 (1). 97-102.
- Franzen, J. L. 2010. *The Rise of Horses: 55 Million Years of Evolution*. Johns Hopkins University Press. Baltimore. p. 211. ISBN: 0801893739.
- Froehlich, D. J. 2002. Quo vadis eohippus? The systematics and taxonomy of the early Eocene equids (Perissodactyla). *Zoological Journal of the Linnean Society*. 134 (2). 141-256.

- Gilman, C. P. 1935. The living of Charlotte Perkins Gilman: an autobiography. University of Wisconsin Press. Madison. p. 341. ISBN : 0299127443.
- Gingerich, P. D. 1981. Variation, sexual dimorphism, and social structure in the early Eocene horse *Hyracotherium* (Mammalia, Perissodactyla). *Paleobiology*. 7 (4). 443-455.
- Gingerich, P. D. 1991. Systematics and evolution of early Eocene Perissodactyla (Mammalia) in the Clarks Fork Basin, Wyoming. *Contributions from the Museum of Paleontology*. 28 (8). 181-213.
- Goto, H., Ryder, O. A., Fisher, A. R., Schultz, B., Pond, S. L. K., Nekrutenko, A., Makova, K. D. 2011. A massively parallel sequencing approach uncovers ancient origins and high genetic variability of endangered Przewalski's horses. *Genome biology and evolution*. 3. 1096-1106.
- Gould, G. C., MacFadden, B. J. 2004. Chapter 17: gigantism, dwarfism, and Cope's rule: "Nothing in evolution makes sense without a phylogeny". *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 285. 219-237.
- Groves, C. P., Ryder, O. A. 2000. Systematics and Phylogeny of the Horse. In: Bowling, A. T., Ruvinsky A. (eds.). *The genetics of the horse*. CABI Publishing. Cambridge. p. 1-24. ISBN: 9780851999258.
- Guthrie, R. D. 2003. Rapid body size decline in Alaskan Pleistocene horses before extinction. *Nature*. 426 (6963). 169-171.
- Hall, B. 2011. *Evolution: Principles and Processes*. Jones & Bartlett Publishers. London. p. 442. ISBN: 9780763760397.
- Hendricks, B. L. 2007. *International Encyclopaedia of Horse Breeds*. University of Oklahoma Press. Norman. p. 486. ISBN: 9780806138848.
- Higuchi, R., Bowman, B., Freiburger, M., Ryder, O. A., Wilson, A. C. 1984. DNA sequences from the quagga, an extinct member of the horse family. *Nature*. 312. 282-284.

- Hooker, J. J. 2005. Perissodactyla. In: Rose, K. D., Archibald, J. D. (eds.). The Rise of Placental Mammals: Origins and Relationships of the Major Extant Clades. The Johns Hopkins University Press. Baltimore. p. 199-214. ISBN: 9780801880223.
- Hooker, J. J., Dashzeveg, D. 2004. The origin of chalicotheres (Perissodactyla, Mammalia). *Palaeontology*. 47 (6). 1363-1386.
- Hulbert, R. C. 2003. The Ancestry of The Horse. In: Olsen, S. L. (ed.). Horses through time. Rowman & Littlefield. Lanham. p. 11-34. ISBN: 1570983828.
- Hummel, S. 2003. Ancient DNA Typing: Methods, Strategies and Applications. Springer. Berlin. p. 298. ISBN: 3540430377.
- Ikeya, M. 1986. Electron spin resonance. In: Zimmerman, M. R., Angel, J. L. (eds.). Dating and age determination of biological materials. Croom Helm Ltd. Beckenham. p. 59-125. ISBN: 0709904703.
- Ivanov, M., Hrdličková, S., Gregorová, R. 2001. Encyklopedie zkamenělin. Rebo Productions. Dobřejovice. 312 s. ISBN: 8072340956.
- Janis, C. M. 2007. Artiodactyl Paleocology and Evolutionary trends. In: Prothero, D. R., Foss, S. E. (eds.). The Evolution of Artiodactyls. The Johns Hopkins University Press. Baltimore. p. 292-302. ISBN: 0801887356.
- Janis, C. M. 2008. An evolutionary history of browsing and grazing ungulates. In : Gordon, I. J., Prins, H.T. (eds.). The Ecology of Browsing and Grazing. Springer. Berlin. p. 21-42. ISBN: 3540724222.
- Jansen, T., Forster, P., Levine, M. A., Oelke, H., Hurler, M., Renfrew, C., Weber, J., Olek, K. 2002. Mitochondrial DNA and the origins of the domestic horse. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 99 (16). 10905-10910.
- Jerison, H. J. 1973. Evolution of The Brain and Intelligence. Academic Press, INC. New York. p. 496. ISBN: 9780323141086.
- Johnston, C. S. 1937. Description of a New Horse, *Calippus regulus* from the Clarendon Beds of Donley County, Texas. *American Midland Naturalist*. 18 (5). 905-907.

- Kaczensky, P., Walzer, C. 2008. Der Asiatische Wildesel–bedrohter Überlebenskünstler in der Wüste Gobi. *Zeitschrift des Kölner Zoos*. 51 (3). 147-163.
- Kitts, D. B. 1957. A Revision of the Genus *Orohippus* (Perrisodactyla, Equidae). *American Museum of Natural History*. New York. p. 40.
- Korth, W. W., Evander, R. L. 1982. A new species of *Orohippus* (Perissodactyla, Equidae) from the early Eocene of Wyoming. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2 (2). 167-171.
- Košťák, M. 2004. *Dávný svět zkamenělin*. Granit. Praha. 288 s. ISBN: 807296030X.
- Kremenetski, C. V., Chichagova, O. A., Shishlina, N. I. 1999. Palaeoecological evidence for Holocene vegetation, climate and land-use change in the low Don basin and Kalmuk area, southern Russia. *Vegetation history and archaeobotany*. 8 (4). 233-246.
- Kůs, E. 2012. Dvacet let od návratu koní Převalského. *Živa*. 2012 (3). 145-148.
- Lau, A. N., Peng, L., Goto, H., Chemnick, L., Ryder, O. A., Makova, K. D. 2009. Horse domestication and conservation genetics of Przewalski's horse inferred from sex chromosomal and autosomal sequences. *Molecular biology and evolution*. 26 (1). 199-208.
- Levine, M. A. 1999a. Botai and the origins of horse domestication. *Journal of anthropological archaeology*. 18 (1). 29-78.
- Levine, M. A. 1999b. Investigating the origins of horse domestication. *Equine Veterinary Journal*. 31 (S28). 6-14.
- Levine, M. A. 2005. Domestication and early history of the horse. In: Mills, D. S., McDonnell, S. M. (eds.). *The Domestic Horse: The Origins, Development and Management of Its Behaviour*. Cambridge University Press. Cambridge. p. 5-22. ISBN: 9780521891134.
- Lindgren, G., Backström, N., Swinburne, J., Hellborg, L., Einarsson, A., Sandberg, K., Cothran, G., Vilà, C., Binns, M., Ellegren, H. 2004. Limited number of patrilineal lines in horse domestication. *Nature genetics*. 36 (4). 335-336.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema Naturae, per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. 10 th. ed. L. Salvius. Stockholm. p. 824.

- Lira, J., Linderholm, A., Olaria, C., Brandström Durling, M., Gilbert, M. T. P., Ellegren, H., Willerslev, E., Lidén, K., Arsuaga, J. L., Götherström, A. 2010. Ancient DNA reveals traces of Iberian Neolithic and Bronze Age lineages in modern Iberian horses. *Molecular ecology*. 19 (1). 64-78.
- Ludwig, A., Pruvost, M., Reissmann, M., Benecke, N., Brockmann, G. A., Castaños, P., Cieslak, M., Lippold, S., Llorente, L., Malaspinas, A. S., Slatkin, M., Hofreiter, M. 2009. Coat color variation at the beginning of horse domestication. *Science*, 324 (5926). 485-485.
- Lyell, Ch. 1841. *Elements of geology*. 2nd. ed. J. Murray. London. p. 437.
- MacFadden, B. J. 1994. *Fossil Horses: Systematics, Paleobiology, and Evolution of the Family Equidae*. Cambridge University Press. Cambridge. p. 369. ISBN: 0521477085.
- MacFadden, B. J. 1998. Equidae. In: Janis, C. M., Scott, K. M., Jacobs, L. L. (eds.). *Evolution of Tertiary Mammals of North America: Terrestrial carnivores, ungulates, and ungulatelike mammals*. Vol. 1. Cambridge University Press. Cambridge. p. 537-559. ISBN: 0521355192.
- MacFadden, B. J., Skinner, M. F. 1979. Postilla. Number 175. Peabody Museum of Natural History. Yale. p. 10.
- Marsh, O. C. 1874. Fossil Horses in America. *The American Naturalist*. 8 (5). 288-294.
- Marshall, M. 2013. Oldest animal genome is sequenced from horse bone. *New Scientist*. 218 (2923). 12.
- Martin, L. D., Neuner, A. M. 1978. The end of the Pleistocene in North America. *Transactions of the Nebraska Academy of Sciences and Affiliated Societies*. 6. 116-126.
- Matthew, W. D. 1913. *Evolution of the horse*. 3rd ed. American Museum of Natural History. New York. p. 64.
- Matthew, W. D. 1928. *Outline and general principles of the history of life*. University of California Press. Berkeley. p. 253.
- Miyata, K., Tomida, Y. 2010. *Anchitherium* (Mammalia, Perissodactyla, Equidae) from the Early Miocene Hiramaki Formation, Gifu Prefecture, Japan, and its Implication for the Early Diversification of Asian *Anchitherium*. *Journal of Paleontology*. 84 (4). 763-773.

- Moreau, R. E. 1955. Ecological changes in the Palaearctic Region since the Pliocene. *Proceedings of the Zoological Society of London*. 125 (1). 253-295.
- Morey, D. F. 2006. Burying key evidence: the social bond between dogs and people. *Journal of Archaeological Science*. 33 (2). 158-175.
- Musil, R. 1987. Vznik, vývoj a vymírání savců. *Academia*. Praha. 291 s.
- Norman, J. E., Ashley, M. V. 2000. Phylogenetics of Perissodactyla and tests of the molecular clock. *Journal of Molecular Evolution*. 50 (1). 11-21.
- Olsen, S. J. 1988. The horse in ancient China and its cultural influence in some other areas. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. 140 (2). 151-189.
- Olsen, S. L. 2000. Beware of Dogs Facing West. *Archaeology*. 53 (4). 23.
- Olsen, S. L. 2003. Horse Hunters of The Ice Age. In: Olsen, S. L. (ed.). *Horses through time*. Rowman & Littlefield. Lanham. p. 35-56. ISBN: 1570983828.
- Olsen, S. L. 2006. Early Horse Domestication on the Eurasian Steppe. In: Zeder, M. A., Bradley, D. G., Emshwiller, E., Smith, B. D. (eds.). *Documenting Domestication: New Genetic And Archaeological Paradigms*. University of California Press. Berkeley. p. 245-269. ISBN: 0520246381.
- Orlando, L., Ginolhac, A., Zhang, G., Froese, D., Albrechtsen, A., Stiller, M., Schubert, M., Cappellini, E., Petersen, B., Moltke, I., Johnson, P. L. F., Fumagalli, M., Vilstrup, J. T., Raghavan, M., Korneliussen, T., Malaspinas, A. S., Vogt, J., Szklarczyk, D., Kelstrup, C. D., Vinther, J., Dolocan, A., Stenderup, J., Velazquez, A. M. V., Cahill, J., Rasmussen, M., Wang, X., Min, J., Zazula, G. D., Seguin-Orlando, A., Mortensen, C., Magnussen, K., Thompson, J. F., Weinstock, J., Gregersen, K., Røed, K. H., Eisenmann, V., Rubin, C. J., Miller, D. C., Antczak, D. F., Bertelsen, M. F., Brunak, S., Al-Rasheid, K. A. S., Ryder, O., Andersson, L., Mundy, J., Krogh, A., Gilbert, M. T. P., Kjær, K., Sicheritz-Ponten, T., Jensen, L. J., Olsen, J. V., Hofreiter, M., Nielsen, R., Shapiro, B., Jun Wang, J., Willerslev, E. 2013. Recalibrating *Equus* evolution using the genome sequence of an early Middle Pleistocene horse. *Nature*. 499 (7456). 74-78.

- Orlando, L., Male, D., Alberdi, M. T., Prado, J. L., Prieto, A., Cooper, A., Hänni, C. 2008. Ancient DNA clarifies the evolutionary history of american late pleistocene equids. *Journal of molecular evolution*. 66 (5). 533-538.
- Orlando, L., Mashkour, M., Burke, A., Douady, C. J., Eisenmann, V., Hänni, C. 2006. Geographic distribution of an extinct equid (*Equus hydruntinus*: Mammalia, Equidae) revealed by morphological and genetical analyses of fossils. *Molecular Ecology*. 15 (8). 2083-2093.
- O'Sullivan, J. A. 2008. Evolution of the Proximal Third Phalanx in Oligocene-Miocene Equids, and the Utility of Phalangeal Indices in Phylogeny Reconstruction. In: Sargis, E. J., Dagosto, M. (eds.). *Mammalian Evolutionary Morphology*. Springer. Dordrecht. p. 159-166. ISBN: 1402069979.
- Outram, A. K., Stear, N. A., Bendrey, R., Olsen, S., Kasparov, A., Zaibert, V., Thorpe, N., Evershed, R. P. 2009. The earliest horse harnessing and milking. *Science*. 323 (5919). 1332-1335.
- Owen, R. 1841. Description of the Fossil Remains of a Mammal (*Hyracotherium leporinum*) and of a Bird (*Lithornis vulturinus*) from the London Clay. *Transactions of The Geological Society*. 6 (2). 203-208.
- Owen, R. 1842. Description of some Molar Teeth from the Eocene Sand at Kyson in Suffolk, indicative of a new Species of *Hyracotherium* (*Hyr. Cuniculus*). *Annals and Magazine of Natural History*. 8 (48). 1-2.
- Owen, R. 1846. A history of British fossil mammals, and birds. J. Van Voorst. London. p. 560.
- Pijoan, J. 1982. *Dejiny umenia*. Tatran. Bratislava. 336 s.
- Poliakof, M. 1881. III.—Supposed new species of horse from Central Asia. *The Annals and Magazine of Natural History*. 8 (43). 16-26.
- Prokop, R. 1989. *Zkamenělý svět. Práce*. Praha. 275 s. ISBN: 8020808884.

- Prothero, D. R., Schoch, R. M. 2002. Horns, Tusks, and Flippers: The Evolution of Hoofed Mammals. The Johns Hopkins University Press. Baltimore. p. 311. ISBN: 0801871352.
- Pruvost, M., Bellone, R., Benecke, N., Sandoval-Castellanos, E., Cieslak, M., Kuznetsova, T., Arturo Morales-Muñiz, A., O'Connor, T., Reissmann, M., Hofreiter, M., Ludwig, A. 2011. Genotypes of predomestic horses match phenotypes painted in Paleolithic works of cave art. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 108 (46). 18626-18630.
- Radinsky, L. 1976. Oldest horse brains: more advanced than previously realized. *Science*. 194 (4265). 626-627.
- Repenning, C. A. 1967. Palearctic-Nearctic Mammalian Dispersal in the Late Cenozoic. In: Hopkins, D. M. (ed.). *The Bering land bridge*. Vol. 3. Revised edition. Stanford University Press. Stanford. p. 288-311. ISBN: 0804702721.
- Robert, N., Walzer, C., Rüegg, S. R., Kaczensky, P., Ganbaatar, O., Stauffer, C. 2005. Pathologic findings in reintroduced Przewalski's horses (*Equus caballus przewalskii*) in Southwestern Mongolia. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*. 36 (2). 273-285.
- Roček, Z. 1985. *Evoluce obratlovců*. Academia. Praha. 216 s.
- Roček, Z. 2002. *Historie obratlovců: evoluce, fylogeneze, systém*. Academia. Praha. 512 s. ISBN: 8020008586.
- Roots, C. 2007. *Domestication*. Greenwood Publishing Group. Westport. p. 199. ISBN: 0313339872.
- Rotgers, C., Alba, D. M., Robles, J. M., Casanovas-Vilar, I., Galindo, J., Bertó, J. V., Moyà-Solà, S. 2011. A new species of *Anchitherium* (Equidae: Anchitheriinae) from the Middle Miocene of Abocador de Can Mata (Vallès-Penedès Basin, NE Iberian Peninsula). *Comptes Rendus Palevol*. 10 (7). 567-576.
- Rüegg, S. R., Torgerson, P., Deplazes, P., Mathis, A. 2007. Age-dependent dynamics of *Theileria equi* and *Babesia caballi* infections in southwest Mongolia based on IFAT and/or PCR prevalence data from domestic horses and ticks. *Parasitology*. 134 (7). 939-947.

- Ryder, O. A. 2009. Rhinoceroses, tapirs, and horses (Perissodactyla). In: Hedges, S. B., Kumar, S. (eds.). *The Timetree of Life*. Oxford University Press. Oxford. p. 508-510. ISBN: 9780191608988.
- Salesa, M. J., Sanchez, I. M., Morales, J. 2004. Presence of the Asian horse *Sinohippus* in the Miocene of Europe. *Acta palaeontologica polonica*. 49 (2). 189-196.
- Savage, D. E., Russell, D. E. 1983. *Mammalian Paleofaunas of the World*. Addison-Wesley. Reading. p. 432. ISBN: 9780201064940.
- Selden, P., Nudds, J. 2012. *Evolution of Fossil Ecosystems*. 2nd. ed. Manson Publishig. London. p. 288. ISBN: 9781840761603.
- Skinner, M. F., MacFadden, B. J. 1977. *Cormohipparion* n. gen. (Mammalia, Equidae) from the North American Miocene (Barstovian-Clarendonian). *Journal of Paleontology*. 51 (5). 912-926.
- Slotta-Bachmayr, L., Boegel, R., Kaczensky, P., Stauffer, C., Walzer, C. 2004. Use of population viability analysis to identify management priorities and success in reintroducing Przewalski's horses to Southwestern Mongolia. *Journal of Wildlife Management*. 68 (4). 790-798.
- Špinar, Z. V. 1986. *Paleontologie*. Státní nakladatelství technické literatury. Praha. 360 s.
- Stock, Ch. 1947. The Dawn Horse or Eohippus. *Engineering and Science*. 10 (4). 4-5.
- Tomar, B. S., Singh, S. P. 2003. *Evolutionary Biology*. 8th ed. Rastogi Publications. New Delhi. p. 374. ISBN: 8171336396.
- Vaughan, T. A., Ryan, J. M., Czaplewski, N. J. 2011. *Mammalogy*. 5th ed. Jones and Bartlett Publishers. London. p. 750. ISBN: 9780763762995.
- Vetulani, T. 1939. Résultats de recherches sur le petit cheval indigène polonais" Konik Polonais" ainsi que sur le problème du tarpan. *Mammalia*. 3 (3). 89-98.
- Vetulani, T. 1940. Über den Farbenwechsel winterweißer Pferde: Beobachtungen bei der Rückzüchtung des europäischen Waldtarpan im Urwald von Bialowies. *Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie*. 45 (1). 98-115.

- Vilà, C., Leonard, J. A., Beja-Pereira, A. 2006. Genetic documentation of horse and donkey domestication. In: Zeder, M. A., Bradley, D. G., Emshwiller, E., Smith, B. D. (eds.). Documenting Domestication: New Genetic And Archaeological Paradigms. University of California Press. Berkeley. p. 342-354. ISBN: 0520246381.
- Vilà, C., Leonard, J. A., Götherström, A., Marklund, S., Sandberg, K., Lidén, K., Wayne, R. K., Ellegren, H. 2001. Widespread origins of domestic horse lineages. *Science*. 291 (5503). 474-477.
- Volf, J. 2002. Odysea divokých koní. Academia. Praha. 142 s. ISBN: 8020009655.
- Waddell, P. J., Cao, Y., Hasegawa, M., Mindell, D. P. 1999. Assessing the Cretaceous superordinal divergence times within birds and placental mammals by using whole mitochondrial protein sequences and an extended statistical framework. *Systematic Biology*. 48 (1). 119-137.
- Wallner, B., Brem, G., Müller, M., Achmann, R. 2003. Fixed nucleotide differences on the Y chromosome indicate clear divergence between *Equus przewalskii* and *Equus caballus*. *Animal genetics*. 34 (6). 453-456.
- Walzer, C., Kaczensky, P., Zimmermann, W., Stauffer, C. 2012. Przewalski's Horse Reintroduction to Mongolia: Status and Outlook. *WAZA magazine*. 13. 3-6.
- Warmuth, V., Eriksson, A., Bower, M. A., Barker, G., Barrett, E., Hanks, B. K., Li, S., Lomitashvili, D., Ochir-Goryaeva, M., Sizonov, G. V., Soyonov, V. Manica, A. 2012. Reconstructing the origin and spread of horse domestication in the Eurasian steppe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 109 (21). 8202-8206.
- Willoughby, D. P. 1974. The empire of Equus. Barnes and Company. New York. p. 475. ISBN: 0498010473.
- Yadav, P. R. 2004. Vanishing And Endangered Species. Discovery Publishing House. New Delhi. p. 320. ISBN: 8171417760.
- Zicháček, V. Zoologie. 2. vyd. Nakladatelství Olomouc. Olomouc. 510 s. ISBN: 9788071822912.

Zdroje z internetu

Bennett, D. Introduction to horse evolution: Anatomical characteristics, classification, and the stratigraphic record. [online]. Equinestudies. 2008. [cit. 2012-03-19]. Dostupné z <http://www.equinestudies.org/evolution_horse_2008/intro_to_horse_evolution_2008_pdf2.pdf>.

Bennett, D., Hoffmann, R. S. The “Mammalian Species” Paper: *Equus caballus* [online]. Equinestudies. 1999. [cit. 2012-03-19]. Dostupné z <http://www.equinestudies.org/mammalian_species_2008/mammalian_species_equus_caballus_pdf1.pdf>.

Cieslak, M., Pruvost, M., Benecke, N., Hofreiter, M., Morales, A., Reissmann, M., Ludwig, A. Origin and history of mitochondrial DNA lineages in domestic horses. PLoS One [online]. 20 December 2010. 5 (12). [cit. 2014-10-05]. Dostupné z <<http://www.plosone.org/article/info%3Adoi%2F10.1371%2Fjournal.pone.0015311>>.

Ito, T. Y., Lhagvasuren, B., Tsunekawa, A., Shinoda, M., Takatsuki, S., Buuveibaatar, B., Chimeddorj, B. Fragmentation of the Habitat of Wild Ungulates by Anthropogenic Barriers in Mongolia. PLoS One [online]. 20 February 2013. 8 (2). [cit. 2014-10-11]. Dostupné z <<http://www.plosone.org/article/info%3Adoi%2F10.1371%2Fjournal.pone.0056995>>.

Jiráťová, J. Do Mongolska odletěly tři klisny koně Převalského. Návrat divokých koní. Zoo Praha [online]. 1 červenec 2014. [cit. 2015-02-20]. Dostupné z <<http://www.zoopraha.cz/navrat-divokych-koni/2014/8642-do-mongolska-odletely-tri-klisny-kone-prevalskeho>>.

Jiráťová, J. Klisny dorazily do stepi v rekordním čase. Návrat divokých koní. Zoo Praha [online]. 4 červenec 2013. [cit. 2015-02-20]. Dostupné z <<http://www.zoopraha.cz/navrat-divokych-koni/2013/5755-klisny-dorazily-do-stepi-v-rekordnim-case>>.

Kaczensky, P., Ganbataar, O., Altansukh, N., Enkhsaikhan, N., Stauffer, C., Walzer, C. The Danger of Having All Your Eggs in One Basket—Winter Crash of the Re-Introduced Przewalski's Horses in the Mongolian Gobi. PLoS One [online]. 28 December 2011. 6 (12). [cit. 2014-10-11]. Dostupné z <<http://www.plosone.org/article/info%3Adoi%2F10.1371%2Fjournal.pone.0028057>>.

Moncrief, C. 2000. "Toeing the Line" [online]. Florida Fossil horse Newsletter. 1st Half 2000. 9 (1). [cit. 2015-02-17].

Dostupné z <http://www.flmnh.ufl.edu/ponyexpress/pony9_1/pe91.html#art>.

Olsen, S. L. Evidence of Earliest Known Domestic Horses Found in Kazakhstan [online]. National Science Foundation. 5 March 2009. [cit. 2014-10-17]. Dostupné z <http://www.nsf.gov/news/news_summ.jsp?cntn_id=114345>.

Šťastný, M. Do Mongolska zamíří další převaláci. Návrat divokých koní. Zoo Praha [online]. 1. duben 2014a. [cit. 2015-02-20]. Dostupné z <<http://www.zoopraha.cz/navrat-divokych-koni/2014/7944-do-mongolska-zamiri-dalsi-prevalaci>>.

Šťastný, M. Zima na ústupu. Návrat divokých koní. Zoo Praha [online]. 18 březen 2014b. [cit. 2015-02-20]. Dostupné z <<http://www.zoopraha.cz/navrat-divokych-koni/2014/8526-zima-na-ustupu>>.

Telis, G. 700,000-Year-Old Horse Becomes Oldest Creature With Sequenced Genome [online]. Science News. 26th June 2013. [cit. 2015-02-12]. Dostupné z <<http://news.sciencemag.org/plants-animals/2013/06/700000-year-old-horse-becomes-oldest-creature-sequenced-genome?ref=hp>>.

Weinstock, J., Willerslev, E., Sher, A., Tong, W., Ho, S. Y., Rubenstein, D., Storer, J., Burns, J., Martin, L., Bravi, C., Prieto, A., Froese, D., Scott, E., Xulong, L., Cooper, A. Evolution, systematics, and phylogeography of Pleistocene horses in the New World: a molecular perspective. PLoS Biology [online]. 28 June 2005. 3 (8). [cit. 2013-07-04]. Dostupné z <<http://www.plosbiology.org/article/info%3Adoi%2F10.1371%2Fjournal.pbio.0030241>>.

Yoon, S. H. Large-Scale Mitochondrial Genome Analysis of the Modern Horses: Perspectives on Their Domestication History. Plant and Animal Genome XXIII Conference. Plant and Animal Genome [online]. 12th January 2015. [cit. 2015-20-02]. Dostupné z <<https://pag.confex.com/pag/xxiii/webprogram/Paper15883.html>>.

Další zdroje

Češi na misi: Trvale udržitelný kůň. 2014. Film. Dokument Novákové, H. o pomoci pražské zoologické zahrady s návratem koní převalského do Mongolska. Tvůrčí producentská skupina Müllerové, A. Česká televize. Mongolský národní park Gobi; Ulánbátar; Tachin Taal.

Návrat divokých koní. Dokumentární film. 2011. Unikátní převoz čtyř koní Převalského z českého chovu na půdu jejich předků v západním Mongolsku uskutečnila v červnu 2011 Zoo Praha. Polák, M. Česká televize. Vyrobeno pro ZOO Praha. Dolní Dobřejov; Mongolská rezervace Khomiin Tal.

6 Přílohy

Příloha 1 Počítačové rekonstrukce koster fosilních koní (<http://www.flmnh.ufl.edu/>)

Obr. 1

Hyracotherium



Obr. 2

Orohippus



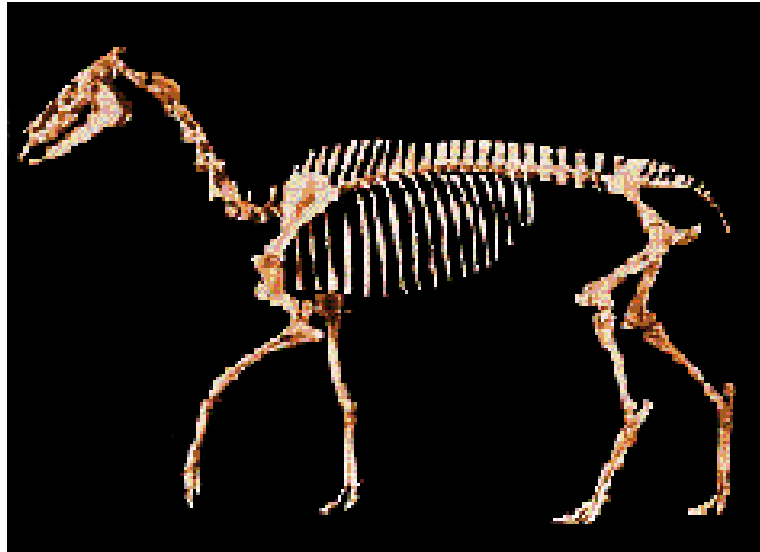
Obr.3

Mesohippus



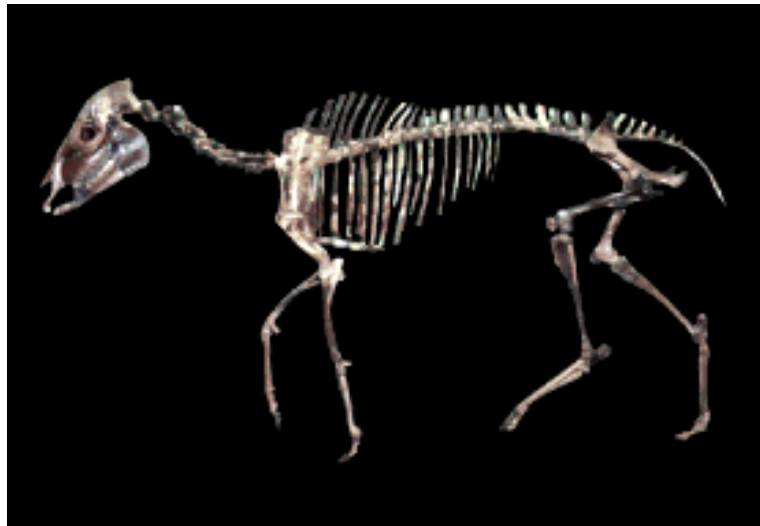
Obr 4

Miohippus



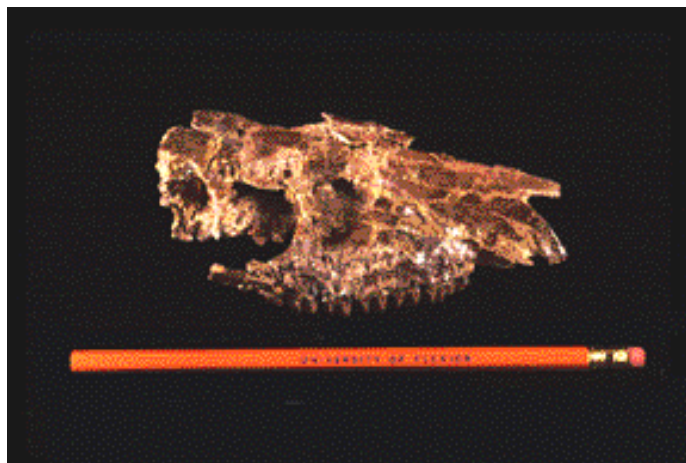
Obr. 5

Parahippus



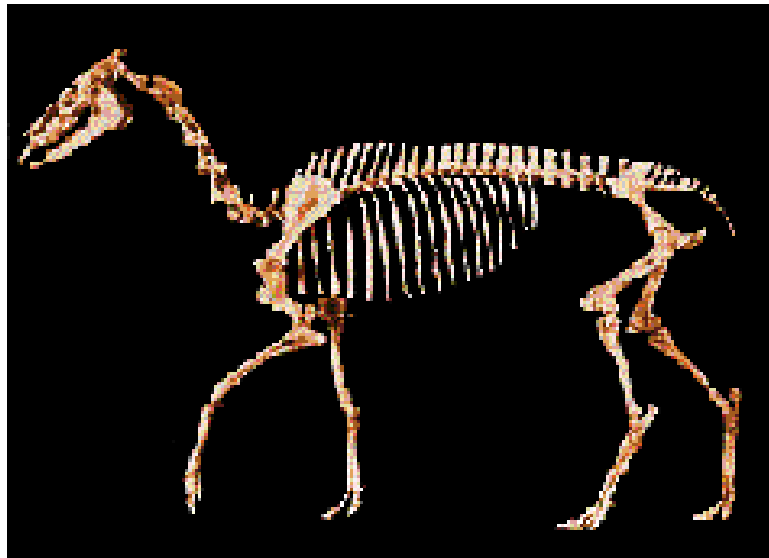
Obr. 6

Archaeohippus



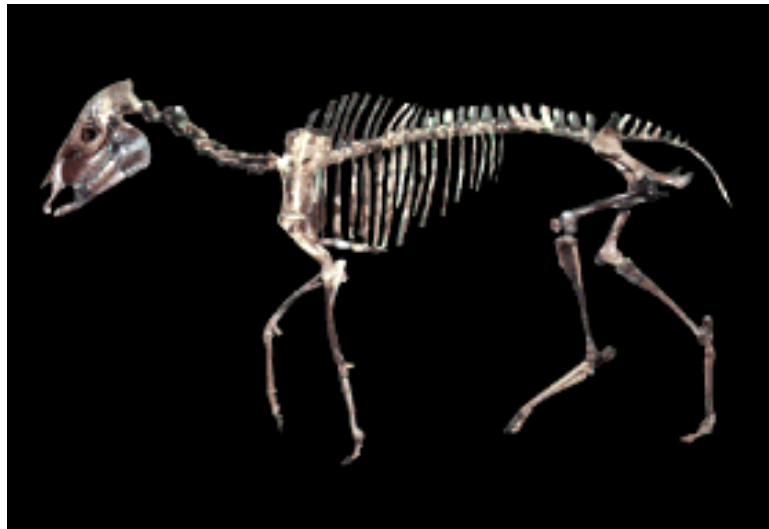
Obr. 7

Hypohippus



Obr. 8

Merychippus



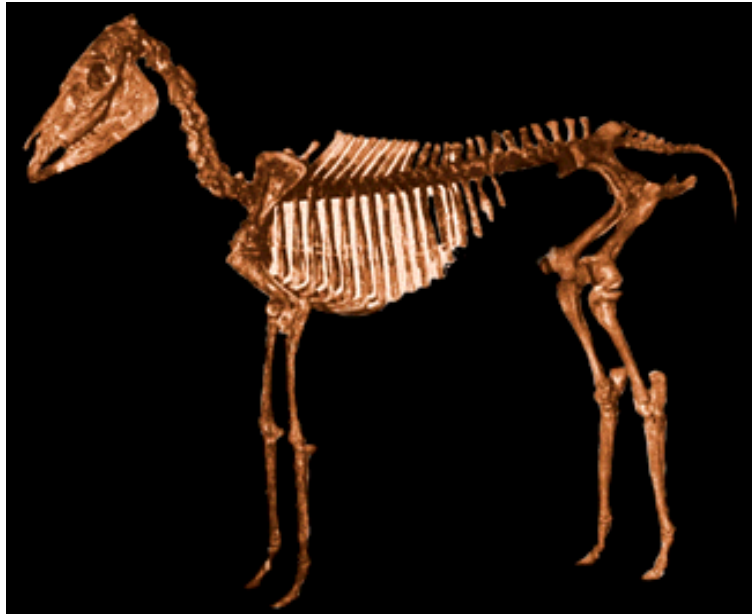
Obr. 9

Neohipparion



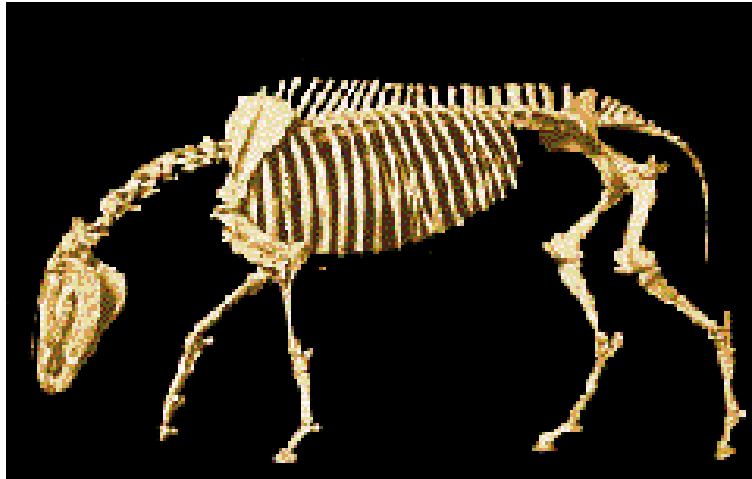
Obr. 10

Pliohippus



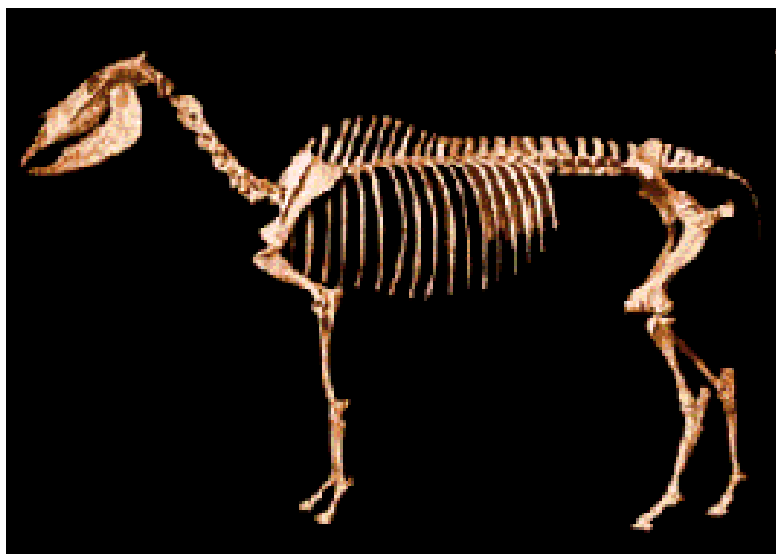
Obr. 11

Hippidion

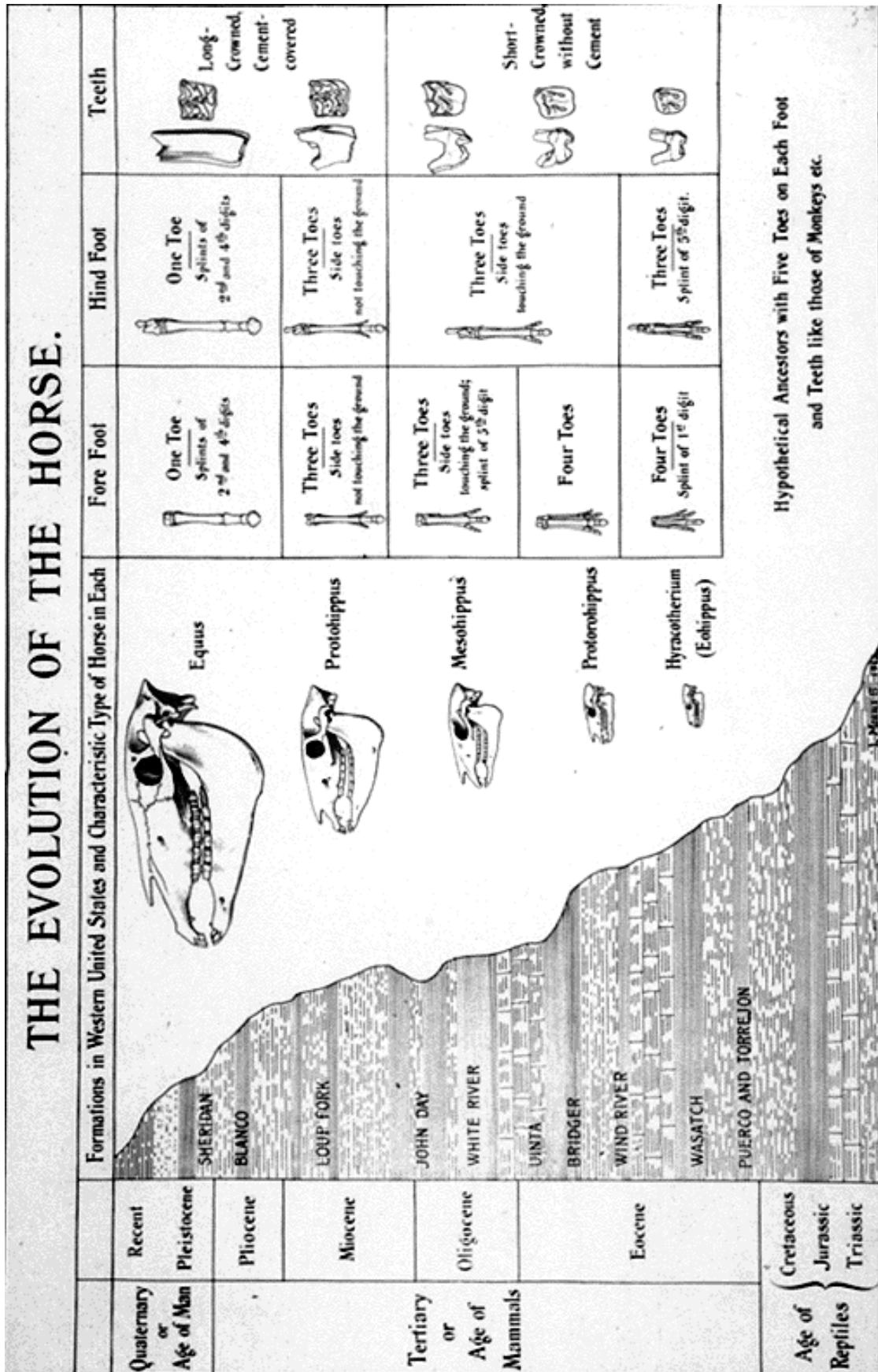


Obr. 12

Equus



Příloha 2 Evoluce koně, diagram navržen v roce 1902 (podle Matthew, W. D.) a vystaven v American Museum of Natural History, New York (<http://www.journalofamericanhistory.org/>)



Příloha 3 Adaptivní radiace čeledě koňovitých za posledních 55 milionů let: fylogenie, geografická distribuce, velikost těla a potravní specializace (podle MacFadden, 2005) (<http://www.sciencemag.org/>)

