

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra etologie a zájmových chovů



Genetická determinace zbarvení srsti u velšských koní

Bakalářská práce

Autor práce: Magdaléna Havlíčková

Obor studia: Speciální chovy

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

© 2019 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Genetická determinace zbarvení srsti u velšských koní" 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 29. března 2019

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala vedoucí bakalářské práce Ing. Barboře Hofmanové, Ph.D. za vedení, zájem, připomínky a čas, který mi věnovala.

Také bych chtěla poděkovat Ondřeji Bláhovi, DiS z Českého svazu chovatelů velšských koní za cenné rady poskytnuté v oblasti chovu velšských koní. Dále bych chtěla poděkovat rodině za podporu a pomoc během celého mého studia.

Genetická determinace zbarvení srsti u velšských koní

Souhrn

Plemeno velšský pony a kob je původním britským plemenem. Tito koně se chovají ve čtyřech sekcích, které se od sebe odlišují především kohoutkovou výškou. Vzhledem k jejich všestrannosti a mírné povaze jsou ideálními pracovními koňmi či pony pro děti a jejich obliba neustále vzrůstá.

Zbarvení kůže a srsti udává přítomnost pigmentu melaninu. U savců se melanin vyskytuje ve dvou formách, jedná se o eumelanin a feomelanin. Kontrola produkce obou typů melaninu je řízena působením genů umístěných na lokusech Extension (gen MC1R) a Agouti (gen ASIP). Výsledkem interakce těchto dvou lokusů jsou tři základní zbarvení koní – hnědák, ryzák a vraník.

Další barevné fenotypy, které se u koní vyskytují, vznikají působením genů na tzv. modifikujících lokusech. Nejpočetnější skupinu tvoří lokusy, jejichž genotyp ovlivňuje intenzitu pigmentace (Cream, Dun, Silver Dapple a Champagne). Takto vzniklé fenotypy označujeme obecně jako „zředěná“ zbarvení.

Bílou barvu srsti koní způsobují dva geny umístěné na lokusech Grey (vybělující bělouš) a Roan (nevybělující bělouš). Tyto geny mají epistatický účinek, což znamená, že překrývají danou základní, popř. modifikovanou, barvu koně.

Poměrně rozsáhlá a komplikovaná je problematika determinace strakatých vzorů srsti. Identifikace jednotlivých typů strakatosti pouze na základě fenotypového projevu může být v některých případech obtížná, zejména pokud se jedná o kombinaci více typů strakatosti u jednoho jedince. U velšských koní se vyskytují dva strakaté vzory srsti, které se nazývají sabino a splashed white. Zbylé dva vzory tobiano a frame overo můžeme pozorovat u podílových velšských koní.

Klíčová slova: alela, gen, genotyp, kůň, pigment, velšský kůň, zbarvení srsti

Genetic determination of coat colour in Welsh Pony and Cob

Summary

The Welsh Pony and Cob breed is a native breed of Britain. These horses are bred in four sections that differ from each other mainly at the withers height. Due to their versatility and mellow temperament, they are the ideal workhorses or ponies for children and their popularity is constantly growing.

The colour of the skin and its coat is caused by the presence of the melanin pigment. In mammals, melanin occurs in two forms, eumelanin and pheomelanin. The supervision of the production of both types of melanin is controlled by a gene action. Two major genes occupy the Extension (gene MC1R) and Agouti (gene ASIP) loci. The results of these loci are the basic equine coat colours – bay, chestnut and black.

There are other horse colour phenotypes, which are caused by the action of modifying genes. The most numerous group consists of loci, whose genotype has an affect on the intensity of the pigmentation (Cream, Dun, Silver Dapple and Champagne). These phenotypes are called diluted colours.

White horse coat colour is caused by two genes which occupy Gray (Gray colour) and Roan (Roan colour) loci. These genes have an epistatic effect, which means that they overlap the basic, alternatively diluted, horse color.

Quite extensive and complicated is an issue of coat patterns determination. The identification on the basis of phenotypes can be sometimes very difficult, especially if the horse has a combination of patterns on itself. There occur two patterns in Welsh Pony and Cob breed, we call them Sabino and Splashed White. The two remaining patterns are Tobiano and Frame Overo, they can be found in Welsh Part-Bred Horses.

Keywords: allele, coat colour, gene, genotype, horse, pigment, welsh horse

Obsah

1 Úvod	10
2 Cíl práce	11
3 Literární rešerše	12
3.1 Koňská srst	12
3.1.1 Pigmentace kůže a srsti	12
3.1.2 Melanin	12
3.2 Základní zbarvení koní	15
3.2.1 Lokus Agouti	15
3.2.1.1 Hnědák	16
3.2.1.2 Vraník.....	16
3.2.2 Lokus Extension	17
3.2.2.1 Ryzák	18
3.2.3 Lokus Brown	19
3.3 Modifikace základních zbarvení	20
3.3.1 Lokus Cream	20
3.3.1.1 Pseudo-albinistická zbarvení cremello, perlino a smoky cream	21
3.3.1.2 Palomino	22
3.3.1.3 Plavák.....	23
3.3.2 Lokus Dun	24
3.3.2.1 Plavák (divokého typu)	24
3.3.3 Lokus Silver Dapple	26
3.3.4 Lokus Champagne	27
3.4 Bílá zbarvení	30
3.4.1 Lokus Grey	30
3.4.1.1 Vybělující bělouš.....	30

3.4.2	Lokus Roan.....	31
3.4.2.1	Smíšený bělouš.....	32
3.5	Strakaté vzory srsti	33
3.5.1	Tobiano	33
3.5.2	Frame overo.....	34
3.5.3	Sabino.....	35
3.5.4	Splashed white.....	36
3.6	Bílé odznaky	38
3.6.1	Odznaky na hlavě.....	38
3.6.2	Odznaky na končetinách	39
3.7	Velšský pony a kob.....	41
3.7.1	Historie plemene	41
3.7.2	Plemenný standard.....	42
3.7.3	Podílový velš (WPBR).....	43
3.7.4	Pravidla pro zápis do sekcí.....	43
3.7.5	Zbarvení velšských koní.....	43
4	Závěr	44
5	Literatura.....	45
6	Seznam použitých zkratek a symbolů.....	50
7	Samostatné přílohy	I
7.1	Fotodokumentace vývoje barvy srsti u koně Eyrill Gillian	I
7.2	Fotografie fenotypů zbarvení u velšských koní.....	VIII

1 Úvod

Zbarvení srsti je nedílnou součástí zevnějšku každého koně. V minulosti plnilo zejména funkci ochrany. Koně potřebovali být co nejvíce nenápadnými, neboť číhající nebezpečí bylo na denním pořádku. Kůň, jehož barva se podobala barvě převažující v okolním prostředí, měl větší šanci na přežití. Současná situace je jiná. Koně prošli domestikací a ochranu jim nyní zprostředkovává člověk, nikoli barva srsti, protože krycí zbarvení ztratilo svůj původní význam.

Rozmanitost zbarvení koňské srsti fascinovala lidstvo již od pravěku, jak je patrné z mnohých jeskynních maleb. A další diverzifikaci zbarvení posílila právě domestikace (Ludwig et al. 2009).

Trendy a oblíbenost barev a vzorů koňské srsti se napříč minulostí měnily. Skvrnití koně byli populární v rané domestikaci během doby bronzové a železné, naproti tomu ve středověku jejich obliba klesla a upřednostňováni byli zejména ryzáci (Wutke et al. 2016).

Většina plemenných knih v současné době má více či méně specifické požadavky týkající se barvy zástupců plemene, pro velšské pony a kob jsou povolena všechna zbarvení mimo strakatých forem piebald a skewbald.

Nyní se klade zbarvení srsti velká důležitost. Mnoho chovatelů má za hlavní cíl své plemenitby právě konkrétní barvu hříběte. Atraktivní zbarvení přidává mnoha koním na prodejní ceně. Proto je problematika determinace zbarvení koní v posledních letech často diskutovaným odvětvím chovu koní a příkládá se jí čím dál větší význam.

2 Cíl práce

Cílem této bakalářské práce bylo uceleně zpracovat literární přehled poznatků týkajících se genetické determinace zbarvení srsti, vysvětlit dědičnost jednotlivých zbarvení srsti a jejich fenotypovou charakteristiku, to vše se zaměřením na plemeno velšský pony a kob.

3 Literární rešerše

3.1 Koňská srst

Jako u většiny savců, vnější ochranu koňského těla tvoří kůže a její porost v podobě srsti. Ta vytváří pokryv těla skládající se ze dvou základních druhů chlupů. Delší a dřevnaté chlupy jsou pesíky, kratší a bez dřevnaté nazýváme chlupy podsadové. Dále rozlišujeme chlupy ochranné - kštici, hřívku, ocas, rousy, licousy a chlupy hmatové rostoucí kolem pysků, nozder a očí. Tyto hmatové chlupy jsou zakončeny ve škáře a spojeny se senzitivními nervy (Mahler 1995).

3.1.1 Pigmentace kůže a srsti

Zbarvení neboli pigmentace kůže a srsti je dáno přítomností pigmentů. Obecně označuje slovo pigment nerozpustné barvivo a slovo pigmentace přítomnost pigmentů v tkáních (Vokurka & Hugo 2006). U živočichů jsou pigmenty produkovány pigmentovými buňkami neboli melanocyty, které jsou roztroušeny jak na povrchu těla, např. v srsti, epidermis, duhovce; tak ve vnitřním uchu (Bowling & Ruvinsky 2000). Melanocyty jsou zodpovědné za produkci melaninu, což je pigment dávající barvu kůži a chlupovým strukturám. Mimo jiné melanin působí jako ochrana proti škodlivým vlivům slunečního záření (Vigué 2011). Důležité je, že kožní barvivo v kůži nemusí svou barvou odpovídat barvě srsti, tzv. leucističtí bělouši jsou koně s bílou srstí na tmavošedě pigmentované kůži (Dušek 2011).

Melanocyty se dostávají do pokožky během embryonálního vývoje. Vznikají podél neurální lišty a po celou dobu embryonálního vývoje jsou s nervovou soustavou v těsném kontaktu (Cichorek et al. 2013). Růžová barva pokožky je způsobena nedostatkem nebo absencí pigmentu v tkáni. Dochází tak k prosvítání podpovrchových cév a kůže se proto jeví jako růžová. V srsti se nedostatek pigmentu projevuje její bílou barvou (Sponenberg & Bellone 2017).

3.1.2 Melanin

Barvivo melanin nalezneme nejen u člověka a koní, ale i v přírodě u zvířat, rostlin, hub a některých mikroorganismů. Proto i jeho biochemická podstata produkce je u různých biologických druhů obdobná (Bowling & Ruvinsky 2000). Melanin se vyskytuje ve formě pigmentových granul v melanocytech, které se označují jako melanosomy (Pizinger 2003). Stále častěji se zkoumá jeho vliv nejen na zbarvení, ale i na způsobování poruch, jako je albinismus, vitiligo nebo kožní melanom. V neposlední řadě se pigment melanin stává

předmětem zájmu biomedicíny a biotechnologií, díky svým antioxidačním vlastnostem a snadné biologické odbouratelnosti (d'Ischia 2018).

U savců se vyskytují 2 typy pigmentu melaninu. Jedná se o fotoprotektivnější eumelanin zodpovědný za černou a hnědou barvu a feomelanin zodpovědný za červenohnědou až žlutou barvu (Tsatmali et al. 2002). Polidori et al. (2017) uvádí, že u bezobratlých se až na několik výjimek vyskytuje pouze eumelanin. Jak je znázorněno na obrázku č. 1, výchozí látkou k syntéze obou pigmentů je aminokyselina tyrozin. Enzym tyrozináza přeměňuje tyrozin na prekurzor dopaquinone. Ten podléhá oxidacím a dává vzniknout eumelaninu, navázáním cysteinu nebo jiného sulphydrylu vzniká feomelanin (Thody et al. 1991).

U koní je eumelanin většinou černý, výskyt koní mající hnědý eumelanin je výjimečný. Jeden kůň může tvořit buď jen černý, nebo jen hnědý eumelanin na svém těle. Oproti tomu se feomelanin vyskytuje na jednom koni v několika odstínech dané barvy. Tmavý feomelanin může připomínat hnědý eumelanin, rozeznat se dají podle červeného nádechu, který je pro feomelanin typický (Sponenberg & Bellone 2017).

Kontrola produkce eumelaninu a feomelaninu je řízena působením genů. Mezi nejdůležitější geny, které jsou zodpovědné za základní zbarvení koní, řadíme lokusy s geny E, z angl. slova „Extension“ a A jako „Agouti“. Dále existuje množství genů, které základní zbarvení tzv. modifikují a ředí (Bowling & Ruvinsky 2000).

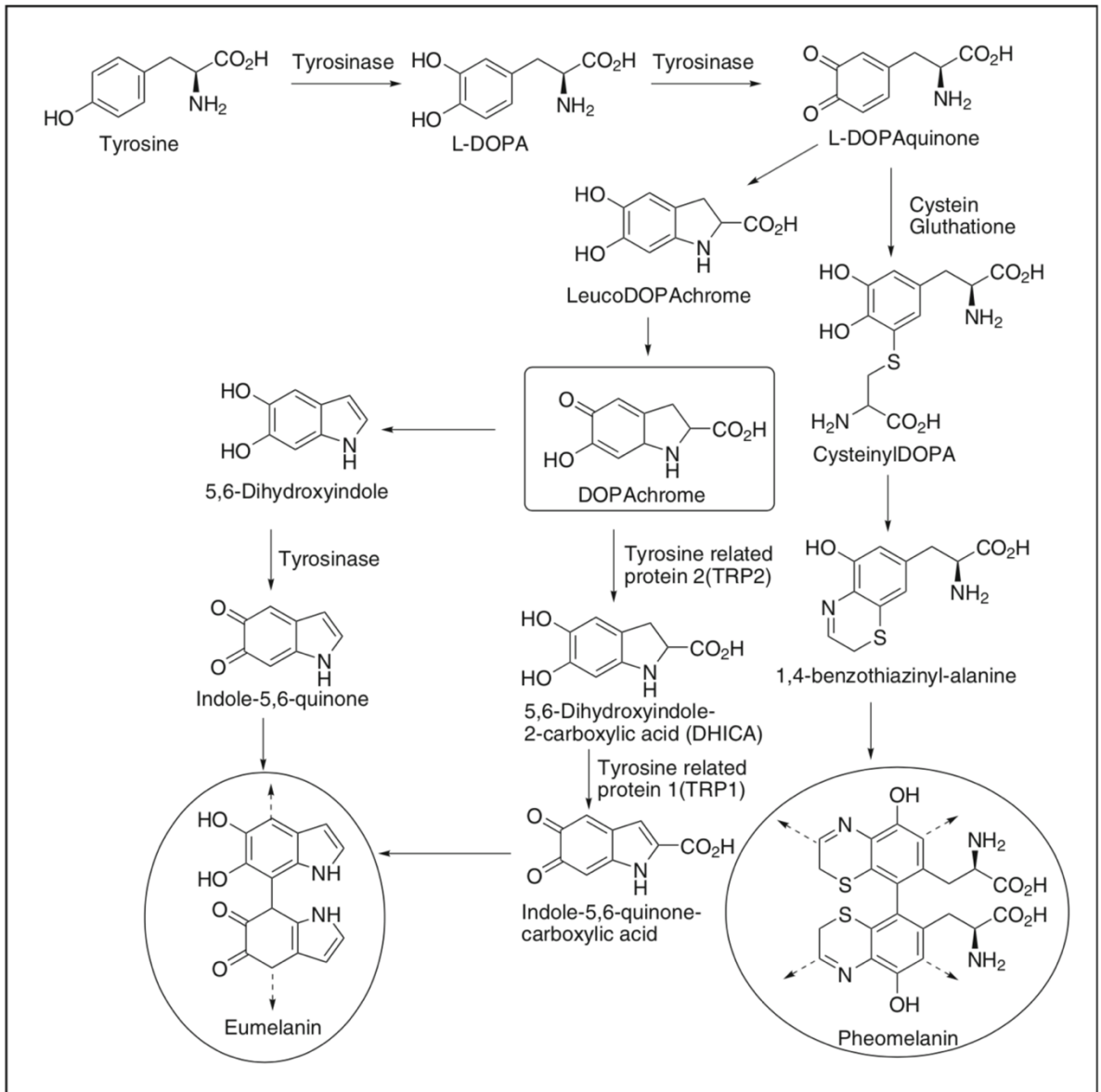
O tom, jaký pigment (eumelanin/feomelanin) se bude v pigmentové buňce tvořit, rozhoduje receptor nacházející se na povrchu melanocyty. Melanocortin-1 receptor nebo zkráceně MC1R je aktivován melanocyty stimulujícím hormonem (MSH). MSH je tvořen v hypofýze. Pokud MC1R není aktivován působením MSH, v melanocyty dochází k tvorbě feomelaninu. Pokud je receptor aktivován, výsledkem je produkce eumelaninu (Nasti & Timares 2015).

Přepínání mezi tvorbou eumelaninu a feomelaninu je možné ovlivnit několika způsoby. Za prvé, pokud by v těle nebyl přítomný MSH, tím pádem by docházelo pouze k produkci feomelaninu. Tato situace je obecně u zvířat vzácná a u koní vyloučená, protože MSH je pro buňky koní neustále dostupný.

Druhý způsob se týká samotné funkčnosti povrchových receptorů. Povrchové receptory jsou ovlivněny např. lokusem Extension. U ryzáků je melanocortin-1 receptor vlivem mutace nefunkční, což má za následek jedince, kteří jsou schopni produkovat pouze feomelanin.

Třetí možností je ovlivnění receptoru vnějším faktorem, kterým je např. bílkovina ASIP (agouti signalizující protein), produkovaná genem, jehož lokus se nazývá Agouti. Tato

bílkovina zamezí svým navázáním na povrchový receptor působení MSH a tím pádem je v melanocyту tvořen feomelanin (Sponenberg & Bellone 2017).



Obr. 1) Schéma syntézy eumelaninu a feomelaninu podle Sansinenea et Ortiz (2015)

3.2 Základní zbarvení koní

Mezi základní zbarvení koní řadíme ryzáky, vraníky a hnědáky (Sponenberg & Bellone 2017; Thiruvankadan et al. 2008). Říkáme jim základní proto, že z nich různou modifikací můžeme postupně odvodit i ostatní koňská zbarvení. Zároveň jsou základní zbarvení nezbytným předpokladem pro ředící účinky dalších rozšiřujících genů. Pro identifikaci dalších koňských zbarvení je proto nezbytné pochopit determinaci tří základních zbarvení. Základní zbarvení koní jsou výsledkem interakcí genů na lokusech Extension a Agouti (Rieder et al. 2001; Marklund et al. 1996).

3.2.1 Lokus Agouti

Pojmenování lokusu Agouti nese název podle jihoamerického hlodavce. Agouti lokus zodpovídá za distribuci eumelaninu a feomelaninu po těle. ASIP je genem lokusu Agouti, jenž kóduje stejnojmenný protein ASIP a jenž ovlivňuje produkci eumelaninu a feomelaninu u koní, kterým jejich genotyp ($E^{+/-}$) umožňuje eumelanin produkovat (Chowdhary 2013). Nachází se na chromozomu 22 (ECA 22).

Dominantní alela Agouti lokusu se označuje A^A . Tato alela způsobuje distribuci černého pigmentu eumelaninu do spodních částí končetin, hřívky a ocasu, čímž vzniká jedno ze základních zbarvení hnědák. Bowling a Ruvinsky (2000) dále uvádějí, že biochemický mechanismus distribuce tmavého pigmentu do koncových částí je spojen se sníženou teplotou na periferiích těla. Recessivní alela A^a determinuje černé zbarvení. Vznikla z alely A^A genovou mutací delecí 11 párů bází (Rieder et al. 2001).

Alelická kombinace pro hnědáka může být $A^A A^A$ nebo $A^A A^a$. Často se zapisuje pouze A^A- , neboť pro výsledný fenotyp je rozhodující přítomnost pouze jedné dominantní alely A^A . Genotyp pro vraníky je $A^a A^a$.

U hnědáků, protože nesou alespoň jednu dominantní alelu A^A , dochází k expresi bílkoviny ASIP. Tato bílkovina se váže na povrchový receptor pigmentové buňky MC1R. Tímto navázáním zablokuje vazebné místo pro melanocyty stimulující hormon MSH a v melanocyty dochází k tvorbě červeného barviva feomelaninu. U vraníků, kde nedochází vlivem ASIP k blokaci vazebného místa pro MSH, se tvoří pouze černé barvivo eumelanin. Na biochemické úrovni se jedná o to, že genotyp $A^a A^a$ sice tvoří protein ASIP, ten ale není schopen se navázat na melanocytový receptor a zablokovat ho (Sponenberg & Bellone 2017).

S rozvojem genetických DNA testů je možné identifikovat přítomnost nebo nepřítomnost A^a alely pro černou barvu. Abychom i bez DNA testů zjistili, zdali hnědák nese obě alely na

Agouti lokusu dominantní, nebo jednu z nich recesivní, je nezbytné znát fenotypy rodičů nebo potomků. Pokud je jeden z hnědákových rodičů vraník, bude daný hnědák na 100 % nositelem právě jedné recesivní alely A^a . Vzhledem k obecně nízkému výskytu vraníků, většina hnědáků má alelické kombinace $A^A A^A$, nikoli $A^A A^a$ (Sponenberg & Bellone 2017).

3.2.1.1 Hnědák

Hnědák je nejčastějším zbarvením u většiny plemen koní (Chowdhary 2013; Kurskaya 2017). Existují však i plemena, u nichž se vlivem selekce hnědáci nevyskytují, např. fríský kůň (pouze vraníci), peršeron (pouze vraníci, bělouši, výjimečně ryzáci), hafling (pouze ryzáci). Naopak u koní plemene clevelandský hnědák, jak již název napovídá, se setkáváme pouze s hnědáky (Sponenberg & Bellone 2017). U velšských koní je hnědák běžným zbarvením.

Hříbata hnědáků se rodí s velmi světlými dlouhými chlupy na konci nohou. Tyto světlé chlupy s přibývajícím věkem vylínají (Kurskaya 2017). Variant hnědáků existuje hned několik. Světlý hnědák, pravý neboli kaštanový hnědák, tmavý hnědák a černý hnědák. Poslední zmiňovaný je častokrát chybně zaměňován s vraníkem (Dušek 2011). Barevnými odstíny hnědáků se zabývá například Druml et al. (2018).

Tmavě hnědá, skoro až černá barva srsti je u černých hnědáků zastoupena po těle rovnoměrně. Naopak tmaví hnědáci mají oblasti okolo slabin, huby a očí výrazně světlejší než zbytek těla. Zbarvení tmavý hnědák je pravděpodobně způsobeno přechodnou alelou A^t přítomnou na Agouti lokusu, neboť k podobnému zesvětlování dochází i u jiných živočišných druhů. Všichni autoři však o této alele připouští nedostatek informací (Sponenberg & Weise 1997; Sponenberg & Bellone, 2017; Bowling & Ruvinsky 2000).

Sponenberg a Bellone (2017) zmiňují 2 podtypy hnědáků. Navzájem se liší v černém zbarvení končetin. Běžněji k vidění je hnědák, jemuž černá srst na nohou dosahuje až na úroveň hlezen, mnohdy ještě výš. Druhý typ hnědáka má nohy černě zbarvené po spěnky a je vzácně k vidění, ačkoliv se jedná o divoký protějšek běžného typu hnědáka. Rozdíly mezi těmito hnědáky jsou pravděpodobně podmíněny genotypem Agouti lokusu.

3.2.1.2 Vraník

Obecně se vraníci mezi koňmi, v porovnání se zbylými dvěma základními zbarveními, vyskytují nejvzácněji. Zbarvení vraník je signifikantní pro fríské nebo starokladrubske koně (Hofmanová et al. 2015a). Jejich pokožka i srst jsou černé, stejně tak i hříva a ohon. Oči jsou černé nebo oříškové, řasy černé a rohovina kopyt je pigmentovaná. Nemají žádné barevné

odstíny, ale u velšských koní se často vyskytují bílé odznaky na hlavě nebo nohách, které jim přidávají na atraktivnosti. Hříbata se obvykle rodí popelavá s nohama a oblastí hrudníku světlejší, než je zbytek těla (Kurskaya 2017).

Vlivem vnějších faktorů, jako je sluneční záření, drsné povětrnostní podmínky nebo zvýšené pocení, může černá barva v srsti vyblednout (Hofmanová et al. 2015a). Konce takových chlupů na těle se zbarví do tmavě hněda. Hlava a končetiny koní jsou ale vždy tmavší než trup, protože chlupy jsou zde kratší a méně náchylné ke změně barvy (Kurskaya 2017). Pastevně odchovaní koně jsou oproti stájově ustájeným světlejší a mnohdy s červenohnědým nádechem barvy srsti (Hofmanová et al. 2015a). Existují i vraníci, kteří ani při silném slunečním záření nevyblednou. Takoví koně se ale vyskytují ojediněle (Kurskaya 2017).

Sponenberg a Bellone (2017) zmiňují tzv. dominantní vraníky. Jsou to koně, kteří by genotypově měli být hnědáky, ale protože nesou alelu E^D , jejich fenotypem je vraník. Také ale dodávají, že existence této alely zatím není potvrzena. Lokus této alely není znám, v úvahu však přichází lokus Extension a Beta Defensin, který má obdobnou alelu způsobující dominantní černé zbarvení u psů. Výskyt dominantních vraníků je znám u arabských koní, výjimečně se vyskytuje i u appaloos, u velšských koní zatím nebyl prokázán.

3.2.2 Lokus Extension

Lokus Extension interaguje s lokusem Agouti. Recesivní alela E^e v homozygotní sestavě E^eE^e dává vzniku zbarvení ryzák. Lokus Extension je epistatický nad lokusem Agouti, Agouti je hypostatický a jeho exprese je kompletně potlačena. U ryzáků proto teoreticky nezáleží na tom, jaké alely se nacházejí v lokusu Agouti, protože nemají na ryzákově zbarvení žádný vliv (Sponenberg & Bellone 2017). Gower (2000) však uvádí, že různé alely genu Agouti mohou u ryzáků ovlivnit jejich barevný odstín.

Recesivní dědičnost ryzé barvy jako první popsal Hurst (1906). Gen MC1R se nachází na chromosomu 3 (ECA 3). U koní vznikla alela E^e genovou mutací substitucí. Tuto mutaci jako první popsal Marklund et al. (1996). Jedná se o jedinou nukleotidovou změnu DNA sekvence báze C za bázi T, což způsobilo aminokyselinovou substituci serinu za fenylalanin. Melanocortin-1 receptor se stává nefunkčním, proto je nevýznamný případný vliv Agouti lokusu a blokace ASIP proteinem. Toto vše ústí v jedince, kteří jsou schopní produkovat pouze feomelanin (Sponenberg & Bellone 2017).

Původní, divoká alela E^+ dovoluje normální funkci receptoru MC1R. Melanocyty jsou proto závislé na dalším působení alel Agouti lokusu tím, jestli se na MC1R naváže ASIP a dá vzniknout hnědákově, nebo MSH a vznikne vraník.

DNA testem můžeme potvrdit/vyvrátit přítomnost E^e alely, což je výhodné znát při plánování hříběte dané barvy. Někdy se toto testování označuje jako testování na červený faktor. U většiny plemen koní nepřítomnost E^e alely znamená automaticky přítomnost divoké E^+ alely. Avšak u několika málo plemen, mezi které se řadí například schwarzwaldský chladnokrevník, se objevila i další recesivní alela E^a . Příznačné pro tuto alelu je to, že mohou být ryzáci, které test vyhodnotí jako negativní pro E^e alelu. Také se mohou objevit ryzáci, kteří z testu vyjdou jako heterozygoti vlivem genotypu E^aE^e . Ovšem u většiny plemen jsou heterozygoti vždy s genotypem E^+E^e (Wagner & Reissmann 2000).

3.2.2.1 Ryzák

V literatuře se můžeme dle odstínu ryzé srsti setkat se světlými, pravými, tmavými a černými ryzáky. Srst těchto koní je vždy červená v různých odstínech, hnědočervená až hnědá. Konce nohou a žíně jsou obvykle stejné barvy jako srst, mohou být ale i o odstín světlejší nebo tmavší, nikdy však nejsou černé (Dušek 2011). Pokožka ryzáků a kopyta jsou pigmentovaná, řasy jsou červené a oči oříškové (Kurskaya 2017).

Ryzáci se běžně vyskytují u většiny plemen, jsou ale vzácní u peršeronů, connemarských a highlandských pony. Vlivem selekce bylo toto zbarvení eliminováno u fríských koní, exmoorských pony, clevelandských hnědáků a andaluských koní. U haflingů a suffolkských koní jsou k vidění pouze ryzáci (Sponenberg & Bellone 2017).

Tab. 1) Přehled možných sestav lokusů Agouti a Extension u základních zbarvení

Agouti lokus	Extension lokus	barevný fenotyp
A^A-	E^+-	hnědák
A^aA^a	E^+-	vraník
A^A-	E^eE^e	ryzák
A^aA^a	E^eE^e	ryzák

Tab. 2) Přehled alel u lokusů Agouti a Extension

lokus	gen	pozice lokusu	symbol alely	pojmenování alely
Agouti	ASIP	ECA 22	A ^A	hnědá
			A ^a	černá
Extension	MC1R	ECA 3	E ⁺	divoká
			E ^e	ryzá
			E ^a	ryzá

3.2.3 Lokus Brown

V minulosti bylo ryzé zbarvení chybně připisováno recesivní alele B^b lokusu Brown. U myší se tento gen nazývá TYRP1 a kóduje bílkovinu tyrosinase-related protein 1. Nyní je tato teorie překonána a objasňuje ji několik důvodů.

Gen TYRP1 kóduje protein TYRP1. Změny v této bílkovině mají dopad na strukturu organely melanozomu v melanocyту, a tudíž se eumelanin z černého pigmentu stává hnědým. Feomelanin však zůstává beze změny. Kdyby teorie podporující vliv Brown lokusu byla pravdivá, ryzáci by byli čokoládově hnědí. U ryzáků se ale eumelanin vůbec netvoří. Proto změny pigmentu eumelaninu jsou vzhledem k ryzákům irelevantní. Dále lokus Brown není epistatický nad lokusem Agouti, zatímco Extension lokus epistatický je (Rieder et al. 2001).

3.3 Modifikace základních zbarvení

U koní jsou potvrzené 4 lokusy, které jsou zodpovědné za ředění základních zbarvení. Jedná se o lokusy Cream (C), Dun (Dn), Silver Dapple (Z) a Champagne (Ch) (Rieder 2009).

3.3.1 Lokus Cream

Následující popsaná zbarvení koní vychází z výše uvedených třech základních. Jedná se o ředění způsobené sestavou lokusu Cream.

Interakce alel genu Cream jsou od genů Extension a Agouti odlišné. Pro tento gen platí alelická sestava neúplné dominance. Při neúplné dominanci je fenotyp heterozygota kombinací dominantní i recesivní alely. Fenotyp heterozygota se liší jak od fenotypu dominantního, tak i recesivního homozygota. Na projev znaku se podílejí obě alely současně (Urban & Vyhnánek 2006). U koní byly nalezeny 3 alely tohoto genu, divoká alela C^+ , cremello alela C^{cr} a pearl alela C^{pr} (Sponenberg & Bellone 2017). Neúplně dominantní alela C^{cr} vznikla jako důsledek mutace na exonu 2 u genu MATP, což vedlo k náhradě asparagové kyseliny za asparagin (Mariat et al. 2003)

MATP (Membrane-Associated Transporter Protein) je gen nacházející se na lokusu Cream, který kóduje stejnojmenný protein. Tato bílkovina se účastní diferenciaci melanocytů a procesu tvorby pigmentu tím, že ovlivňuje pH organel melanosomů (Mariat et al. 2003). Pomocí chromozomálního skenování s využitím mikrosatelitních markerů byl lokus Cream lokalizován na chromozomu 21 (ECA 21) (Locke et al. 2001).

Přítomnost původní divoké alely C^+ neovlivňuje tvorbu melaninu. Alela C^{cr} u heterozygotů ředí feomelanin z červené na žlutou, eumelanin až na výjimky ovlivněn není. Přítomnost dvou alel C^{cr} u homozygotů ředí feomelanin i eumelanin (Bowling & Ruvinsky 2000). Locke et al. (2001) uvádějí, že pravděpodobnou příčinou tohoto ředění je deficiencie enzymu TYR (tyrozináza).

Alela C^{cr} v heterozygotní sestavě $C^{cr}C^+$ fenotypově vraníky příliš neovlivní. Někdy její přítomnost způsobí světlejší nádech koně, jindy jantarovou barvu očí. Tito koně, nositelé alely C^{cr} , jsou pouhým okem těžko rozpoznatelní od pravých vraníků (nesoucích alelu C^{cr}) a tudíž mohou překvapit u případné plemenitby svým potomkem (Gower 2000).

Tab. 3) Přehled možných sestav lokusu Cream podle Gower (2000)

Cream genotyp	barevný fenotyp
$C^+ C^+$	základní zbarvení (ryzák / hnědák / vraník)
$C^+ C^{cr}$	jednou zředěné zbarvení (palomino / plavák / –)
$C^{cr} C^{cr}$	dvakrát zředěné zbarvení (pseudo-albín)

3.3.1.1 Pseudo-albinistická zbarvení cremello, perlino a smoky cream

Oproti člověku a jiným živočišným druhům u koní nikdy nebyli zaznamenáni praví albíni (Castle 1948). Albinismus je dle Vokurky a Huga (2006) depigmentace vrozeným nedostatkem melaninu způsobeným poruchou jeho biosyntézy, transportu a distribuce do kůže, vlasů a duhovky oka. Praví albíni mají bílé vlasy a ochlupení, narůžovělou kůži, růžové oči, což je dané svitem slunečního světla, které nasvítí krev proudící průsvitnou tkání oka. Dále jsou albíni citliví na účinky slunečního záření.

Lokus Cream je pro koně jedinečný. Homozygoti mající na tomto lokusu dvě alely C^{cr} jsou označováni jako pseudo-albíni a dochází u nich ke dvojitému ředění základních barev. Nejen v minulosti, ale i dnes, jsou tito koně chybně považováni za albíny.

Označení cremello je pro ryzáka nesoucí dvě alely C^{cr} , perlino je hnědák s dvěma C^{cr} alelami, smoky cream je dvojitě ředění vraníka. Odlišit od sebe cremello, perlino a smoky cream koně je pouhým okem obtížné. Na základě výsledků DNA testů to však možné je (Gower 2000).

Všichni pseudo-albíni mají světle béžovou barvu v různých odstínech. Je u nich však možné rozpoznat bílé odznaky na nohou nebo hlavě. Cremello koně jsou ze všech nejsvětější, jejich srst, hřívá i ocas jsou skoro bílé, smetanové, zatímco perlino koně mají sytější béžovou barvu. Hříbata se rodí velmi světlá, téměř bílá a s věkem mohou získat zlatavý nádech. Pokožka je růžová, řasy smetanové a oči světle modré. Oči absorbují mnohem více světla, což někdy působí světloplachost a citlivost vůči slunečnímu záření. Jsou také náchylnější na vznik spálenin, hlavně na více exponovaných místech jako je huba, nozdry nebo patky na končetinách. V minulosti to bylo důvodem, proč někteří chovatelé v slunečných oblastech pseudo-albinistické jedince vyřazovali z chovu. Nicméně v chladnějších a méně slunečných oblastech se těmito koním daří velmi dobře. Gower (2000) dále uvádí, že i v současné době jsou pseudo-albíni považováni za defektní zbarvení a nejsou zařazováni do plemenných knih. U

anglických a arabských plnokrevníků, haflingů a mnohých chladnokrevných plemen nebyly alely C^{cr} v genofondu nalezeny.

Pseudo-albinističtí jedinci se nejčastěji získávají plemenitbou dvou heterozygotních jedinců pro gen Cream. V takovém případě je fenotypový štěpný poměr 1:2:1 dle 2. Mendelova zákona. Pokud se chovatel chce vyhnout narození pseudo-albína a jedním z chovných koní je vybělující bělouš, je nezbytné znát jeho původní barvu, neboť gen pro vybělování svým fenotypem překrývá projev genu Cream.

Tab. 4) Dvojitě ředění základních barev lokusem Cream podle Gower (2000)

Cream lokus	Agouti a Extension lokus (základní zbarvení)	barevný fenotyp
$C^{cr} C^{cr}$	-- $E^e E^e$ (ryzák)	cremello
$C^{cr} C^{cr}$	A^A- $E^+ E^+$ (hnědák)	perlino
$C^{cr} C^{cr}$	$A^A A^A$ $E^+ E^+$ (vraník)	smoky cream

3.3.1.2 Palomino

Koně se zbarvením palomino jsou ryzáci nesoucí jednu alelu C^{cr} na lokusu Cream. V češtině je označujeme také jako izabely nebo žluťáky. Jejich tělo, hlava i konce nohou nesou stejný odstín žlutého zbarvení, hřívá a ocas jsou bílé nebo krémové. Palomino koně se navzájem liší různými škálami žluté barvy, od sytě zlatých jedinců po světle žluté. Nejžádanější odstín koní je ten, který se původně přirovnával k nově vyražené zlaté minci. Objevují se i velmi tmaví palomino koně s tmavými chlupy po těle. Takoví jedinci jsou často zaměňováni s ryzáky. Někteří palomino koně mají tmavé žíně v ocasu nebo hřívě, což působí stříbrnou barvou (Sponenberg & Bellone 2017). Oči palomino koní jsou hnědé barvy, řasy jsou žluté. Hříbata se rodí velmi světlá a s věkem tmavnou (Kurskaya 2017).

Za účelem získání palomino hřібěte v ideálním odstínu (zlatá srst, bílá hřívá a ocas) se k plemenitbě nejčastěji využívá spojení ryzáka a palomina. Je to proto, že je vyloučeno narození pseudo-albinistického jedince. Ryzák by měl být po těle sytě červený, se světlou hřívou a ocasem a bez příměsi tmavých chlupů (např. grošování), neboť jedna C^{cr} alela eumelanické chlupy neovlivňuje. Palomino má mít zlatý odstín bez příměsi tmavých chlupů a bílou hřívu a ocas, taktéž bez příměsi tmavých chlupů. Plemenitba dvou palomino koní se využívá méně, protože je zde riziko narození pseudo-albinistického cremella (Gower 2000).

Tab. 5) 3 typy plemenitby za účelem narození palomina

palomino × ryzák = fenotypově 50 % palomino, 50 % ryzák
palomino × palomino = fenotypově 50 % palomino, 25 % ryzák, 25 % cremello
cremello × ryzák = fenotypově 100 % palomino

3.3.1.3 Plavák

Toto zbarvení je způsobeno výskytem právě jedné alely C^{cr} na lokusu Cream u koní, kteří jsou v základní barvě hnědáci. Obecně mají tyto koně žlutou barvu trupu, krku a hlavy, ale černé konce končetin, hřívu a ocas.

V angličtině nazýváme tyto plaváky buckskin. Současně však čeština označuje jako plaváky i koně, kteří nesou na zádech táhnoucí se tzv. úhoří pruh a další primitivní znaky. Nicméně geneticky jsou plaváci s úhořím pruhem založení jinak, jsou podmíněni přítomností alespoň jedné alely D^D na lokusu Dun. I v angličtině však dochází k záměně označení, kdy buckskin koně jsou označováni za dun a naopak (Gower 2000).

Stejně jako u základních i ostatních modifikovaných zbarvení, i zde existuje více odstínů srsti. Všichni plaváci mají černou hřívu a ocas. Končetiny jsou černé, ve spodních částech kolem korunek jsou často tmavě hnědé. Právě plaváci jsou žlutí, tmaví plaváci mají srst zbarvenou dohněda, ti nejtmaší často s výskytem grošování. Nejtmaší chlupy jsou na trupu rozprostřeny podél páteře, břicho je světlejší. Jejich identifikace pouhým okem je obtížná, jsou zaměňováni s hnědáky či vraníky. Při pečlivém pozorování je ale prozrazují světlejší oblasti slabin, vnitřních částí končetin a nozder. Světlí plaváci mají srst zbarvenou nejsvětleji, bývá pojmenovaná jako pískově žlutá. Zlatí plaváci jsou oblíbeni pro jejich na slunci lesklý zlatavý odstín. Oči plaváků jsou oříškově hnědé až jantarové. Hříbata se rodí světlá, po shoení hříběcí srsti jsou tmavší (Kurskaya 2017).

U velšských pony a kob je výskyt plaváků častý a oblíbený. Mezi další britská plemena zahrnující plaváky řadíme shetlandské pony nebo connemary. Naopak za plemena bez výskytu plavých koní jsou považováni angličtí a arabští plnokrevníci (Gower 2000).

Plemenitba za účelem získání koně zbarvení plavák je obdobná jako u palomino koní. Nejčastěji se využívá spojení plaváka s hnědákem. Je to proto, aby se předešlo narození pseudo-albinistického jedince. Ideální je homozygotní hřebec (E^+E^+), který nikdy nezplodil ryzáka. U

tohoto plemeníka bude zajištěno, že i při přípuštění heterozygotní klisny (E^+E^c) nebude hříbě palomino.

3.3.2 Lokus Dun

Zbarvení koní podmíněné lokusem Dun v češtině označujeme jako plavé. Na rozdíl od plaváků zmíněných v kapitole pojednávající o lokusu Cream, tyto koně jsou nositeli tzv. primitivních znaků, které je odlišují právě od buckskin koní. Také se někdy nazývají jako plaváci divokého typu.

3.3.2.1 Plavák (divokého typu)

Dominantní alela Dn^+ (někdy označovaná jako Dn^D) je zodpovědná za plavé zbarvení divokého typu. Tato alela je současně považovaná za divokou. Fenotypový projev této alely je, že zesvětluje černý pigment do modro šedé barvy, červený pigment do světle hnědé u hnědáků a světle červené u ryzáků. Konce končetin nejsou barevně ovlivněny, zatímco hlava bývá tmavší než zbytek těla (Adrian 2013).

Podstatou tohoto zbarvení je asymetrické ukládání pigmentu ve chlupu, které způsobuje světlejší vzezření, než je tomu u koní, kteří nejsou divoce plaví. Koně, jejichž genotyp nese dominantní alelu lokusu Dun, mají pigment v chlupcích symetricky rozprostřen po těle chlupu. Dun je lokusem genu T-box 3 (TBX3) s jeho třemi alelami. TBX3 se nachází na chromozomu 8. Alela Dn^+ zodpovídá za divoké plavé zbarvení, zbylé dvě alely ne-plavák 1 (Dn^{d1}) a ne-plavák 2 (Dn^{d2}) podmiňují jiné než divoké plavé zbarvení (Imsland et al. 2016).

Alela non-dun 1 (Dn^{d1}) vznikla genovou mutací substitucí báze G za T v řetězci DNA genu TBX3. Tato alela podmiňuje přítomnost úhořího pruhu, ale nezesvětluje pigment v srsti. Byla nalezena u vzorků koní těsně před domestikací, jedná se tedy o starší alelu. Alela non-dun 2 (Dn^{d2}) vznikla genovou mutací delecí dvou úseků řetězce DNA genu TBX3. Tyto delece se nachází blízko sebe, jedna delece zahrnuje 1609 bází, druhá pouze 8 bází. Zmíněné delece postihují expresivitu genu a stejnoměrnost rozložení pigmentu v chlupu, a tudíž zanechávají tmavší barvu. Homozygotní jedinci ($Dn^{d2} Dn^{d2}$) jsou tedy prostí primitivních znaků a nemají zředěnou barvu srsti (Sponenberg & Bellone 2017).

Lokus Dun tedy ovlivňuje 3 varianty zbarvení – ne-plavák, ne-plavák nesoucí primitivní znaky a plavák divokého typu. Genetické testy jsou dostupné pro všechny 3 zmíněné alely (Sponenberg & Bellone 2017).

Přítomnost alely Dn^+ zahrnuje změnu zbarvení vraníka v modrého plaváka neboli grullo, hnědáka v standardního žlutého plaváka a ryzáka v červeného plaváka. Odstíny srsti se mohou různit.

Primitivní znaky jsou okem viditelné, protože mají barvu původní nezesvětlené srsti jedince, tudíž tmavší než je zbytek okolní srsti (Imsland et al. 2016). Nejznámějším primitivním znakem je po celé délce hřbetu táhnoucí se tzv. úhoří pruh. Na různých jedincích může být různě široký, je dobře ohraničený a někdy zasahuje i do linie hřívky a ocasu. Tím vzniká populární dvoubarevná hřívka a ocas. V tomto případě jsou tmavé žíně situované ve středu a světlé žíně po krajích. V některých případech je úhoří pruh přerušen nebo zakřiven a nejedná se o souvislou linii.

Dalším primitivním znakem je horizontální pruhování na zadních stranách končetin, které se nazývá zebrování. Má stejnou barvu jako úhoří pruh a rozprostírá se až nad karpální kloub či hlezno. Ne u všech plaváků divokého typu je zebrování dobře patrné (Gower 2000).

Méně často se vyskytují primitivní odznaky v oblasti kohoutku a plecí označované jako oslí kříže nebo koncentrické odznaky na hlavě připomínající pavoučí síť. Tmavé ohraničení ušních boltců podle Sponenberga a Bellone (2017) nelze považovat za primitivní znak, ačkoli je velmi výrazné. To proto, že je přítomné u drtivé většiny koňských zbarvení, přičemž u tmavých je často přehlíženo.

Úhoří pruh je přítomen u všech plaváků divokého typu a je pro ně signifikantní. Oproti tomu ostatní primitivní znaky jsou více diverzifikované a nemusí se na daném koni vůbec vyskytnout. V extrémním případě se mohou koně pruhováním přibližovat zbarvení typickému pro zebry. Tito jedinci však spíše než bílou podkladovou barvu chlupů ponosou světle hnědou nebo krémovou (Sponenberg & Bellone 2017).

Popisované zbarvení srsti se považuje za původní zbarvení divokých koní. Jeho typickým nositelem je kůň Převalského (*Equus ferus przewalskii* Poliakov, 1881), stejně tak jako jeho ostatní divocí příbuzní kiang (*Equus kiang* Moorcroft, 1841) nebo onager (*Equus hemionus onager* Boddaert, 1785) (Imsland et al. 2016). U velšských koní se toto zbarvení nyní vyskytuje zejména u sekce WPBR, která zahrnuje tzv. podílové velše.

Tab. 6) Názvosloví dun modifikace podle Kurskaya (2017)

zbarvení	Dun modifikace
hnědák	bay dun
tmavý hnědák	brown dun
vraník	grullo
ryzák	red dun
palomino	dunalino
plavák	dunskin

3.3.3 Lokus Silver Dapple

Pro zbarvení ovlivněná lokusem Silver Dapple (někdy též uváděné jako Taffy) nemá čeština vhodný český ekvivalent. Proto se tyto koně označují Silver. Pro jejich špatnou identifikaci u hříbat jsou koně často chybně označováni za tmavé či játrové ryzáky. Tento lokus v dominantní sestavě ředí pouze pigment eumelanin, feomelanin nechává beze změny. Znamená to, že koně v základním zbarvení ryzáci nejsou tímto genem ovlivněni (Sponenberg & Bellone 2017).

Zbarvení Silver je podmíněno přítomností dominantní alely Z^Z , která vznikla missense mutací z původní divoké alely Z^+ v exonu 11 záměnou aminokyseliny argininu za cystein (Arg618Cys). Silver Dapple je lokusem genu PMEL17 (pre-melanosomal protein), který kóduje stejnojmenný protein a nachází se na chromozomu 6 (ECA 6q23) (Brunberg et al. 2006). PMEL17 se podílí na produkci eumelaninu a je přítomen v melanosomu, jeho přesná funkce ale zůstává neobjasněna (Theos et al. 2005).

Dá se říci, že v heterozygotní sestavě tento gen funguje opačně než heterozygotní sestava C^{cr} alely genu MATP, která ovlivňuje pouze červený pigment a černý nikoli (Sponenberg & Bellone 2017). Brunberg et al. (2006) uvádí, že homozygoti ($Z^Z Z^Z$) jsou zesvětlení více než heterozygoti ($Z^Z Z^+$).

Fenotypový projev alely Z^Z je nejlépe pozorovatelný na hřívě a ocasu a vyskytuje se pouze u koní nesoucí černý eumelanin – hnědáci, vraníci a z nich odvození plaváci (Sponenberg et Bellone, 2017). Vraníci mají srst po těle a končetinách zesvětlenou do tmavě hnědé až čokoládové barvy, hříva a ocas vzdáleně působí stříbrnou barvou. Při bližším pozorování se jedná o směs černých a krémových žíní. Po těle je možný výskyt světlého grošování. U hnědáků

ovlivňuje alela Z^Z hřívu, ocas a konce končetin (místa s černou srstí). Hříva a ocas se zbarví do stříbrné barvy, konce končetin se zesvětlí do světle hněda až šeda (Gower 2000). Hříbata se rodí světlá a v průběhu života tmavnou. Kopyta nesou dočasné známky pruhování a během 1 roku zmizí. Oční řasy a chlupy kolem nozder jsou téměř bílé. Tato skutečnost pomáhá při identifikaci (Brunberg et al. 2006).

Ryzáci a zbarvení z nich odvozená nejsou lokusem Silver Dapple fenotypově ovlivněná. Tito koně však mohou být nositeli dominantní Z^Z alely. V případné plemenitbě s hnědákem nebo vraníkem se může narodit potomek s fenotypovým projevem Silver.

Silver zbarvení koně jsou velmi oblíbení napříč všemi plemeny. Jejich výskyt u velšských koní, oproti jiným (zejména pony plemenům) je poměrně vzácný, není však vyloučený. Nejznámější pro Silver Dapple zbarvené koně jsou islandští koně, američtí miniaturní koně nebo rocky mountain horse (Brunberg et al. 2006).

Mnoho studií prokázalo, že PMEL17 je spojený s očními poruchami koní. Syndrom mnohočetných vrozených očních anomálií MCOA (Multiple Congenital Ocular Anomalies) byl poprvé popsán u rocky mountain koní (Ramsey et al. 1999), nyní je jeho výskyt potvrzen i u dalších plemen (Andersson et al. 2013). Heterozygoti ($Z^Z Z^+$) jsou náchylní k tvorbě cyst duhovky, řasnatého tělíska nebo sítnice (tzv. cyst-fenotyp). Homozygoti ($Z^Z Z^Z$) jsou postiženi abnormalitami více (tzv. MCOA-fenotyp). Mimo výše zmíněných cyst se u nich může vyskytnout dysplazie sítnice, megaloglobus, katarakt (šedý zákal) nebo hypoplazie stromatu duhovky. Koně s MCOA-fenotypem jsou postiženi zhoršenou adaptabilitou na světelné podmínky a poruchou vidění. Nejhuře postižení jedinci se mohou chovat abnormálně, což omezuje nebo zcela znemožňuje jejich pracovní využití (Andersson et al. 2011).

3.3.4 Lokus Champagne

Čtvrtý lokus způsobující ředění základních barev se nazývá Champagne. Stejně jako u zbarvení Silver, čeština nemá vhodný český ekvivalent, proto se používá přejatého názvu z anglického Champagne.

Zbarvení champagne je řízeno jedním autosomálně dominantním genem na lokusu Champagne (Ch). Tento lokus byl mapováním lokalizován na chromozomu 14 (ECA 14) mezi mikrosatelity UM010 a TKY329. Byla zjištěna tzv. missense mutace na pozici 76 exonu 2 u genu SLC36A1 (Solute Carrier Family 36 Member 1) jindy označovaného LYAAT1 nebo PAT1 podle výskytu u myši a lidí. Tato mutace způsobená záměnou báze C za G (c188 C >G) vede k substituci aminokyseliny threoninu za arginin v produkovaném proteinu genem SLC36A1, což dále vede k ředění pigmentu (Cook et al. 2008).

Původní alela je divoká recesivní alela Ch^+ . Dominantní alela Ch^C zesvětluje eumelanin do hněda a feomelanin do žluta. Homozygotní sestava (Ch^CCh^C) a heterozygotní sestava (Ch^CCh^+) jsou fenotypově prakticky nerozlišitelné (Sponenberg & Bellone 2017).

Fenotyp zbarvení Champagne je typický svým metalickým odleskem a chovateli je obecně velmi ceněn. I přes to se často plete s Cream a Silver zbarveními (Rieder 2009).

Hříbata se rodí s tmavší srstí a kůží, která s přibývajícím věkem se zesvětluje. Stejně tak barva očí, která je po narození světle modrá, se postupně stává nazelenalou, žlutou či oříškovou (Kurskaya 2017).

Tab. 7) Názvosloví champagne modifikace podle Kurskaya (2017)

zbarvení	Champagne modifikace
hnědák	amber champagne
tmavý hnědák	sable champagne
vraník	classic champagne
ryzák	gold champagne
palomino	gold cream champagne
plavák	amber cream champagne
divoký plavák	linebacked champagne
silver zbarvení	silver champagne

Tab. 8) Přehled lokusů modifikujících základní zbarvení

lokus	gen	pozice lokusu	symbol alely	pojmenování alely
Cream	MATP	ECA 21	C ⁺	divoká
			C ^{cr}	cremello
			C ^{pr}	pearl
Dun	TBX3	ECA 8	Dn ⁺ / Dn ^D	divoká
			Dn ^{d1}	non-dun 1
			Dn ^{d2}	non-dun 2
Silver	PMEL17	ECA 6q23	Z ⁺	divoká
			Z ^Z	silver
Champagne	SLC36A1	ECA 14	Ch ⁺	divoká
			Ch ^C	champagne

3.4 Bílá zbarvení

Fenotyp bílého zbarvení na koňském těle je podmíněn několika různými geny. Ačkoli někteří autoři (Bowling & Ruvinsky 2000) řadí bílé zbarvení koní mezi jedno ze základních, není tomu tak (Gower 2000; Sponenberg & Bellone 2017). Je to proto, že epistatický účinek dominantní sestavy alel pouze překrývá danou základní barvu koně, popř. modifikovanou jedním z výše popsanych genů (Cream, Dun, Silver Dapple, Champagne).

3.4.1 Lokus Grey

Grey je lokusem pro dvě alely. G^G je alela dominantní, G^g je alela recesivní. Původní alelou je recesivní G^g . Dominantní alela G^G vznikla z původní alely G^g duplikací 4,6 kilobází do intronu 6 genu STX17 (Syntaxin-17) na chromozomu 25 (Pielberg et al. 2008). Zdá se, že tato mutace nejdříve způsobuje strmý nárůst počtu melanocytů vlasového folikulu. To potvrzuje fakt, že hříbata se rodí velmi tmavá. Tyto melanocyty se však brzy vyčerpají, a to vede k postupnému vybělování koní. Rychlost vybělování a změny barvy u koní záleží na několika faktorech. Mimo jiné na tom, zda je daný jedinec na lokusu Grey homozygotní ($G^G G^G$) nebo heterozygotní ($G^G G^g$). Homozygoti obecně vybělují rychleji (Pielberg et al. 2008; Curik et al. 2013; Hofmanová et al. 2015b). Dále svou roli hraje plemenná příslušnost. Pravděpodobnost výskytu tečkování na bílé srsti v závěru vybělování je vyšší u heterozygotů ($G^G G^g$) (Sponenberg & Bellone 2017).

S tímto zbarvením je spojen zvýšený výskyt melanomů a depigmentací kůže (Seltenhammer et al. 2003). Obecně jsou homozygoti ($G^G G^G$) náchylnější ke vzniku melanomů a výskytu vitiliga (Pielberg et al. 2008). Vitiligo je druh depigmentace – ztráty kožního pigmentu, jejímž důsledkem jsou bílé skvrny na kůži. Melanom je zhoubný nádor z pigmentových buněk obsahujících melanin (Vokurka & Hugo 2006). Na rozdíl od lidí, u koní nejsou melanomy zvláště život ohrožujícím onemocněním, protože ve většině případů se jedná o benigní léze. Jednotlivé studie se však od sebe svými výsledky liší (Metcalf et al. 2015).

3.4.1.1 Vybělující bělouš

Popularita vybělujících běloušů vzrostla dle Gower (2000) zejména během posledních 90 let. Jejich srst je směsí bílých a tmavých chlupů, které s věkem vybělují.

Zdali se jedná o vybělujícího bělouše lze po jeho narození odhadnout podle několika znaků, např. dle přítomnosti bílých chlupů v okolí očních víček, někdy vytvářejících dojem

bílých obrouček. Dále dle vyskytujících se bílých chlupů v uších, nozdřích, ocasu a hřívě, protože proces vybělování začíná od hlavy (Gower 2000).

Postup a intenzita vybělování chlupů se u jedinců liší. V zásadě jsou tu dvě skupiny koní. Jedni vybělují kompletně celí včetně hřívky a ocasu. Druzí naopak vybělují zejména chlupy po těle, přičemž hřívka a ocas si zanechávají znatelně tmavší barvu. Barva kůže u vybělujících koní v zásadě zůstává pigmentovaná. Někteří jedinci mohou o pigmentaci přijít pod vlivem vitiliga (Sponenberg & Bellone 2017).

Vliv základního zbarvení (popř. modifikovaného jedním z již uvedených genů) na samotné vybělování je značný. Po narození mají vybělující bělouši svou původní barvu, ovšem velmi sytou. Např. vybělující bělouš, který je v základní barvě hnědák, má po narození konce končetin černé. Kdyby takový kůň nebyl nositelem dominantní alely G^G , jeho končetiny by byly světlé, jak je tomu obvykle u novorozených hnědáků.

S postupem času se u vybělujících koní objevuje grošování. Závěrečnou fází je vybělení do bílé barvy. U některých koní se může objevit bílé tečkování nebo tmavé tzv. krvavé skvrny (Kurskaya 2017).

3.4.2 Lokus Roan

Pro zbarvení podmíněné lokusem Roan se v češtině zavedlo označení smíšený bělouš nebo přívlastek prokvetlý. Jeho dědičnost je autozomálně dominantní, dominantní alela je Rn^{Rn} . Místo lokusu Roan je na chromosomu 3 (ECA 3) blízko lokusu genu KIT. KIT je genem, jehož mutace způsobují některé ze strakatých vzorů srsti. Přesná mutace roan, která způsobila vznik dominantní Rn^{Rn} alely, zatím není známa (Sponenberg & Bellone 2017).

Gen KIT hraje velkou roli v embryonálním vývoji a kóduje bílkovinu pro receptor SCFR (Mast/Stem Cell Growth Factor) (Marklund et al. 1999). Tento receptor se podílí na zvyšování počtu melanocytů v časně embryogenezi a dále se podílí na udržování počtu melanocytů během každého obnovovacího cyklu růstu srsti. Naproti tomu mutace Roan s největší pravděpodobností způsobuje snížení počtu melanocytů během embryogeneze, což vede k typickému fenotypu těchto koní – přítomnost bílých nepigmentovaných chlupů v srsti (Sponenberg & Bellone 2017).

Marklund et al. (1999) zmiňují, že gen KIT a gen pro Roan zbarvení jsou v genové vazbě. Andersson a Sandberg (1982) uvádějí existenci genové vazby mezi geny pro zbarvení Extension (e), Roan (Rn) a Tobiano (To) s geny sérových proteinů Esterase (Es), Vitamin D Binding Protein (Gc) a Albumin (Al) v následujícím pořadí Al – Gc – KIT – To – e – Es na chromozomu.

Hintz a Van Vleck (1979) uvádějí, že homozygotní sestava alel ($Rn^{Rn}Rn^{Rn}$) je embryonálně letální pro daného jedince. Nyní je však potvrzen výskyt homozygotních jedinců u mnoha plemen koní včetně velšských koní. K dispozici je také DNA test pro dominantní alelu (Kurskaya 2017).

3.4.2.1 Smíšený bělouš

Bílé chlupy rozptýlené mezi chlupy pigmentovanými vytváří fenotyp typický pro smíšené bělouše. Tyto pigmentované chlupy představují základní (popř. modifikovanou) barvu koně. Bílé chlupy jsou nejvíce rozprostřeny po koňském trupu. Na koncích končetin a hlavě, v hřívě a ocasu je podíl bílých chlupů oproti tělu nižší, převažují zde chlupy pigmentované (Marklund et al. 1999).

Vybělující bělouši se se smíšenými častokrát zaměňují. Pravděpodobně proto, že smíšení bělouši jsou u mnoha plemen méně zastoupení nebo se nevyskytují vůbec (anglický plnokrevník, arabský plnokrevník). Nikoli však u velšských koní, kde jsou smíšení bělouši často k vidění. Ovšem liší se v mnoha ohledech. Smíšení bělouši jsou jen zřídka grošovaní. Pokud se již grošování vyskytne, groše jsou obvykle „obrácené“ než u vybělujících běloušů, tzn. vnitřek groše je světlejší než okolní srst. Smíšení bělouši se rodí již prokvetlí, čili s přibývajícím věkem nevybělují. Naopak mohou s přibývajícím věkem tmavnout, což bylo pozorováno zejména u klisen. Odstín jejich srsti také podléhá barevným změnám dle ročního období. Srst je zpravidla nejsvětlejší na jaře po pravidelné výměně srsti (přelínání), v létě nepatrně ztmavne. Zimní srst je nejtmavší, u koní s menším podílem bílých chlupů nemusí být v zimě zřejmé, že je kůň smíšený bělouš. Nově narostlá srst po prodělání zranění nebo výžehu je zpravidla pigmentovaná, nikoli bílá (Sponenberg & Bellone 2017).

3.5 Strakaté vzory srsti

Strakaté vzory srsti jsou jedny z prvních znaků, jež byly studovány z hlediska své dědičnosti. Tyto vzory srsti se mohou vyskytnout na jakékoli základní barvě či její modifikaci. Dokonce se mohou jednotlivé vzory mezi sebou kombinovat. Jejich fenotypové projevy jsou často velmi podobné, a proto dochází k jejich chybné identifikaci. Z toho důvodu jsou využívány testy DNA, zejména mezi chovateli westernových plemen koní (Chowdhary 2013).

V současné době se strakatá zbarvení dělí na 2 kategorie – tobiano a overo. Overo se dále dělí na frame overo, sabino a splashed white. Souhrnný název pro strakaté koně, často přejímaný i do češtiny, je pinto nebo paint. U velšských koní se vyskytují vzory sabino a splashed white. U podílových velšských koní se vyskytují všechny zmíněné vzory.

3.5.1 Tobiano

Tobiano koně se vyznačují oválnými bílými skvrnami, které přecházejí přes hřbet a mají vertikální orientaci. Tyto bílé skvrny nesou dobře vykreslené okraje, přičemž hranice mezi bílou a pigmentovanou srstí je zřetelná. Dále jsou typické vysoké bílé odznaky na končetinách a světlá kopyta. Bílé skvrny nezasahují do oblasti slabin a hlava obvykle také není bílá. Kůže je v oblastech s bílou srstí růžová, v oblastech s barevnou srstí je pigmentovaná. Tato pigmentovaná kůže vytváří halo efekt, pokud zasahuje do oblasti bílé srsti. Výskyt tzv. inkoustových kaňek je signifikantní pro homozygoty (Kurskaya 2017).

Dědičnost tobiano vzoru zbarvení je autozomálně dominantní, dominantní alela je To^T . Lokus Tobiano se nachází na chromozomu 3 poblíž lokusu genu KIT (Chowdhary 2013). Na rozdíl od jiných barevných vzorů koňské srsti jsou dominantní homozygoti tobiano ($To^T To^T$) plně životaschopní.



Obr. 2) Vlevo minimální, vpravo maximální vyjádření tobiano vzoru srsti (Sponenberg & Bellone 2017).

3.5.2 Frame overo

Frame overo koně se od tobiano koní odlišují v mnohých znacích. Horizontálně vykreslené bílé skvrny se obvykle vyskytují na středu stran těla a nepřesahují linii hřbetu. Skvrny jsou více členité, nepůsobí oblým dojmem. Přejechod mezi bílou skvrnou a jinou barvou srsti je čistý, bez halo efektu. Jejich kopyta jsou tmavá a hlava je převážně bílá. V nesouladu s bílou hlavou se u množství koní vyskytuje pigmentovaný horní pysk (Gower 2000).

Dědičnost frame overo vzoru zbarvení je autozomálně dominantní, stejně jako tobiano. Dominantní alela genu EDNRB (Endothelin Receptor Type B) je Fr^F a nachází se na lokusu Frame. Ten se nachází na chromozomu 17 a ovlivňuje funkci stejnojmenného receptoru. Homozygotně dominantní sestava genu EDNRB ($Fr^F Fr^F$) je letální. Gen EDNRB hraje roli při embryonálním vývoji, kontroluje nárůst nervových a pigmentových buněk (Santschi et al. 1998).

Tzv. Overo Lethal White Syndrome (OLWS) způsobuje úhyn koně. Jeho podstatou je letální účinek genotypu dvou dominantních alel genu Frame (Brosnahan et al. 2010). Postižená převážně bíle zbarvená narozená hříbata uhynou během několika dnů po narození. Důvodem je nefunkční inervace zažívacího traktu, konkrétně střeva, které nedovoluje potravě střevem projít. Hříbata se rodí bílá kvůli nedostatku melanocytů, který byl zapříčiněn během embryonálního vývoje. Žádný postižený životaschopný jedinec nebyl nikdy zaznamenán. Genetické testy pro alelu Fr^F jsou dostupné. Pomáhají chovatelům vyvarovat se rizikové plemenitby a identifikovat koně, kteří mají minimálně vyjádřené frame overo zbarvení, ale jsou nositeli dominantní alely (Sponenberg & Bellone 2017).



Obr. 3) Vlevo minimální, vpravo maximální vyjádření frame overo vzoru srsti (Sponenberg & Bellone 2017).

3.5.3 Sabino

Pro vzor sabino jsou typické rozsáhlé bílé plochy na hlavě a končetinách. Na břicho je bílá barva vyjádřena v podobě prokvetlosti (jako u smíšených běloušů), tečkování nebo bílých skvrn. Mnoho sabino koní je prokvetlých nebo tečkovaných i jinde po těle. V extrémních případech vyjádření bílé barvy jsou pigmentované pouze okrajové části těla jako uši nebo kořen ocasu. Někteří koně s nepigmentovanou pokožkou mohou mít plně nebo částečně modré oči a bílé řasy. Částečně modré oči mají koně, u kterých hranice pigmentované a nepigmentované oblasti těla přechází přes oko. Rozsah bílé barvy po těle souvisí se základní barvou koně. K největšímu vyjádření bílé barvy dochází u červených ryzáků, méně u ostatních ryzáků a hnědáků a nejméně u vraníků (Gower 2000).

Zbarvení sabino je poměrně rozšířené napříč mnoha plemeny koní. Pokud je málo vyjádřeno, je často chovateli přehlíženo. V případě velkých bílých a ostře ohraničených bílých ploch na těle sabino koní může dojít ke špatné identifikaci koně a označení za frame overo. Pohled na končetiny, které mají sabino a frame overo koně odlišně zbarvené, však napomáhá správnému popisu koně. V případě vertikální tendence bílých skvrn se může plést s tobiano zbarvením. Zde sabino koně prozradí prokvetlost, tečkování či bílá hlava, které tobiano koně postrádají. Se smíšenými bělouši se sabino koně pletou v případě velmi výrazného a intenzivního prokvetení po celém těle. Oproti smíšeným běloušům mají sabino koně bílé končetiny a prokvetlou hlavu. U clydesdalských koní a tennesseeských mimochodníků jsou často chovateli chybně popisováni jako smíšení bělouši, ačkoliv jsou ze své genetické podstaty sabino. Velšští koně s minimálně vyjádřeným zbarvením sabino se označují jako „with roaning“. Např. sabino hnědák je tedy bay with roaning. Někdy se užívá označení blagdon pro sabino velšské koně podle hřebce, který byl takto zbarvený (Sponenberg & Bellone 2017).

Gen KIT pro vzor srsti se nachází na stejnojmenném lokusu KIT. Lokus KIT a jeho bezprostřední okolí je spojené s výše zmíněným zbarvením smíšený bělouš a vzorem tobiano. Alel, které podmiňují zbarvení sabino, je několik. První popsanou sabino alelou je sabino-1 ($Sb1^{sb1}$). Vznikla genovou mutací na intronu 16 genu KIT na chromozomu 3. Sabino-1 je neúplně dominantní. Homozygoti ($Sb1^{sb1} Sb1^{sb1}$) jsou téměř celí bílí (ale životaschopní, na rozdíl od homozygotních frame overo), zatímco heterozygoti mají pouze vyjádřené typické bílé skvrny a prokvetlost v oblasti nohou, břicha a hlavy (Chowdhary 2013).

Nonsense mutace na exonu 15 genu KIT zapříčiňuje exprimaci zkráceného proteinu, který redukuje počet melanocytů a způsobuje bílý vzor srsti. Nazývá se dominant white-1 (W1) a zbarvení koní se označuje jako dominantní bílá. Fenotyp těchto koní je takový, že jsou téměř

celí bílí, pigmentované oblasti mohou být na hřbetu podél páteře a na uších (Sponenberg & Bellone 2017).

Doposud bylo zdokumentováno 22 mutací genu KIT, které souvisí s fenotypem dominantní bílé, ale pravděpodobně to není konečné číslo (Hoban et al. 2017; Holl et al. 2017). Všechny tyto alely vedou k vzoru srsti sabino nebo dominantní bílé. V zásadě jsou tyto mutace omezené na konkrétní plemeno koní, s výjimkou alely W20, která je rozšířená u více plemen. Vzor sabino a dominantní bílá jsou fenotypově velmi podobné a jejich rozlišení pouhým okem je téměř nemožné (Sponenberg & Bellone 2017).



Obr. 4) Vlevo minimální, vpravo maximální vyjádření sabino vzoru srsti (Sponenberg & Bellone 2017).



Obr. 5) Vlevo minimální, vpravo maximální vyjádření dominantní bílé (Sponenberg & Bellone 2017).

3.5.4 Splashed white

Posledním vzorem strakatosti je overo vzor splashed white. Koně s tímto vzorem mají bílé končetiny, tělo je bílé z ventrální (břišní) strany a hlava je převážně či úplně bílá s vždy modrýma očima. Hranice mezi bílou a pigmentovanou srstí je dobře zřetelná, jako u vzoru tobiano. Fenotypy splashed white a sabino si jsou velmi podobné a poměrně špatně rozlišitelné. Málo prokvetlé sabino lze snadno zaměnit za splashed white. Oproti overo vzorům frame overo a sabino se splashed white vyskytuje napříč plemeny mnohem méně. Plemena s výskytem splashed white jsou právě velšští koně, dále islandští koně, finští chladnokrevníci nebo paint horse (Kurskaya 2017).

V minulosti byl výskyt splashed white poměrně vzácný. Dříve se tento vzor považoval za recesivně dědičný, nicméně na základě studií se nyní ví, že se dědí dominantně. Mutace, které mají fenotypový projev splashed white, jsou hned na dvou různých genech. Jedná se o geny MITF a PAX3. Mnoho koní je postiženo hluchotou (Hauswirth et al. 2012).

První a pravděpodobně nejstarší ze splashed white alel je lokalizována na chromozomu 16. Tato alela označovaná SW1 (splashed white 1) nebo MITF^{prom1} genu MITF (Melanogenesis Associated Transcription Factor) vznikla z původní alely mutací inzercí 11 bazí. Homozygotní jedinci (SW1SW1) mají oproti heterozygotům bílé skvrny po těle rozsáhlejší. Letalita u homozygotů nebyla prokázána. Především u quarter horse koní je splashed white fenotyp způsoben alelou SW2 (splashed white 2) genu PAX3. Na rozdíl od alely SW1, zde nebyli homozygotní jedinci (SW2SW2) zaznamenáni. Jedinci, kteří nesou jak SW1 alelu, tak SW2, jsou běžnější, než jedinci nesoucí pouze jednu z SW alel. Třetí alela SW3 neboli MITF^{C280fs*20} vznikla delecí na exonu 5. Tato delece způsobuje zkrácení řetězce výsledného proteinu. Homozygotní sestava (SW3SW3) je letální. Poslední alela SW4 byla nalezena pouze u appaloosa koní, kteří jsou navíc nositeli vzoru leopard complex. Jedná se o mutaci substituci genu PAX3 měnící řetězec aminokyselin v produkované bílkovině (Hauswirth 2012).



Obr. 6) Vlevo minimální, vpravo maximální vyjádření vzoru splashed white (Sponenberg & Bellone 2017).

3.6 Bílé odznaky

Pro snazší identifikaci a popis jsou koňské odznaky důležité. U koní se rozdělují na vrozené a získané. Mezi získané se řadí výžehy kmenové, rodové, plemenné, vlastnické nebo tetování.

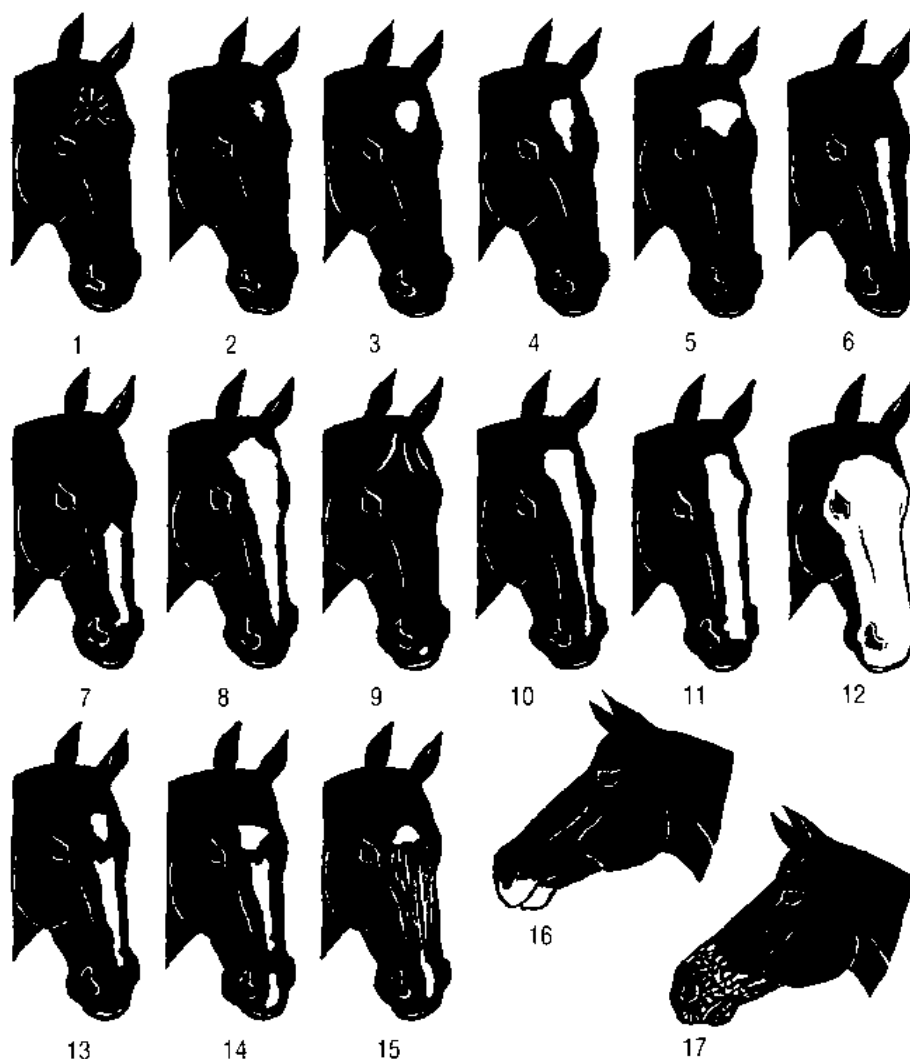
Vrozené odznaky jsou odchylky od typického zbarvení jedince. Vyskytují se na hlavě a končetinách. Mohou být souvisle bílé, prokvetlé nebo kombinované (Dušek 2011). Kůže je pod bílými odznaky růžová. Pokud bílé chlupy přesáhnou hranice růžové kůže a dostanou se na pigmentovanou, dochází k halo efektu jako u vzoru srsti tobiano. Velikost odznaků na hlavě a nohou spolu často souvisí. Proto koně s velkým odznakem na hlavě mají i vysoké odznaky na končetinách. Dále hraje roli základní barva koně, přičemž u ryzáků je výskyt odznaků nejrozšířenější (Kurskaya 2017).

V minulosti se myslelo, že každý druh odznaku determinuje jiná alela. Nyní je tato teorie vyvrácená moderními studiemi. Bílé odznaky se dědí jako kvantitativní znaky (Rieder et al. 2008). Gen MC1R nejenže podmiňuje ryzé zbarvení, má také vliv na rozsah bílých odznaků po těle koní. To je důvodem, proč rozsáhlé odznaky nesou nejčastěji ryzáci. Dále heterozygotní hnědáci ($A^A - E^+E^e$), jejichž genotyp nese ryzou E^e alelu, vykazují ve svém fenotypu více nebo rozsáhlejší odznaky, než homozygoti ($A^A - E^+E^+$) (Sponenberg & Bellone 2017).

Studie Haase et al. (2013) na koních plemene Freiburger neboli Franches-Montages potvrdila, že bílé odznaky jsou příklady tzv. komplexních znaků. Bylo nalezeno 7 lokusů kvantitativních znaků, které bílé odznaky determinují. Tři z nich, lokusy MC1R, KIT a MITF byly označeny za hlavní. Vliv lokusů KIT a MITF je veliký, přibližně poloviční z celého účinku všech sedmi lokusů na fenotypový projev.

3.6.1 Odznaky na hlavě

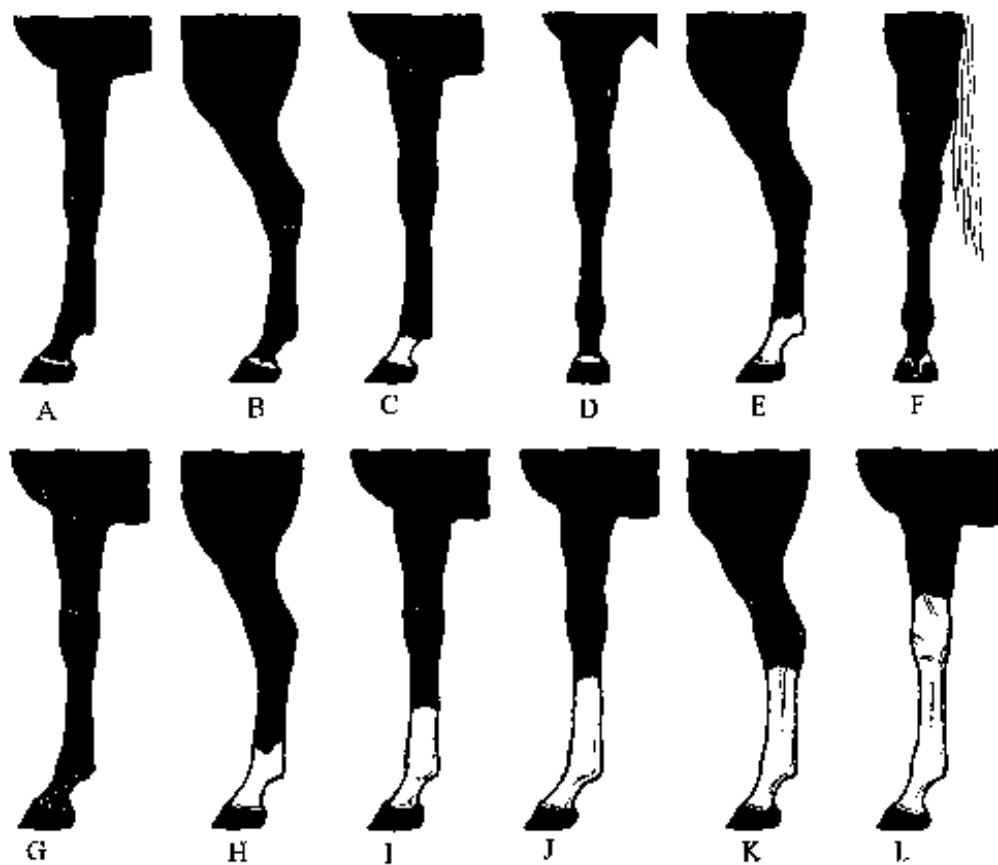
Na hlavě se může vyskytovat pouze jeden odznak, ale i dva a více. Liší se mezi sebou tvarem a velikostí. Rozlišujeme několik odznaků s ustálenými názvy, viz obr. 7) – prokvetlé čelo (1), kvítek (2), hvězda (3), zahrocená hvězda (4), velká hvězda (5), nosní pruh (6), široký nosní pruh (7), hvězda probíhající v nosní pruh (8), šňupka (9), probíhající úzká lysina (10), široká probíhající lysina (11), lucerna (12), hvězda, nosní pruh (13), hvězda, nosní pruh, šňupka (14), hvězda, prokvetlý nos, šňupka (15), oba pysky bílé (16), žabí huba – kropenatá (17).



Obr. 7) Odznaky na hlavě podle Duška (2011)

3.6.2 Odznaky na končetinách

Popis odznaků končetin má svá pravidla. Při popisu se začíná levou přední končetinou a pokračuje pravou přední, levou zadní, pravou zadní. Dle tohoto pravidla popisuje obr. 8) – levá přední – korunka bílá (A), levá zadní – v korunce vně bílá (2), levá přední – ve spěnce bílá (3), pravá přední korunka vpředu bílá (4), levá zadní – spěnkový kloub bílý (5), levá zadní – vnitřní patka bílá (6), levá přední – ve spěnce prokvetlá (7), levá zadní – nad spěnkový kloub nepravidelně bílá (8), levá přední – do půl holeně bílá (9), levá přední – nad půl holeně bílá (10), levá zadní – po hlezno bílá (11), levá přední – nad karpální kloub / vysoko bílá (12)



Obr. 8) Odznaky na končetinách podle Duška (2011)

3.7 Velšský pony a kob

Plemeno velšský pony a kob je britským původním plemenem ze skupiny plemen Mountain and Moorland (M&M) Pony. Oproti zbylým osmi M&M pony plemenům, mezi které se řadí connemara, daleský pony, dartmoorský pony, exmoorský pony, fellský pony, highlandský pony, newforestský pony a shetlandský pony, je však chov velšských koní v České republice nejrozšířenější, to vzhledem k jejich všestrannosti, líbivosti a mírné povaze.

Velšský pony a kob se dělí do 4 kategorií. Všechny tyto kategorie vychází z původního velšského horského ponyho.

- Sekce A: velšský horský pony (Welsh Mountain Pony)
- Sekce B: velšský pony (Welsh Pony)
- Sekce C: velšský pony v typu kob (Welsh Pony of Cob Type)
- Sekce D: velšský kob (Welsh Cob)

3.7.1 Historie plemene

Velšský horský pony, který dal základ všem velšským kategoriím, svůj původ nalézá v keltských pony. Tito velmi odolní koně, malí vzrůstem, obývali nehostinné krajiny Walesu na britských ostrovech před příchodem Římanů. Velšský temperament spolu s inteligencí a půvabem plemene prý zaujal samotného Julia Caesara při jeho tažení na britské ostrovy kolem roku 55 před Kristem. On proto nechal založit hřebčín na břehu jezera Bala ve středním Walesu. Římané během nadvlády používali k plemenitbě svých koní i lokální divoké pony. Potomci těchto koní si zachovali požadovanou houževnatost i půvab (Lynghaug 2009).

Základy velšského plemene, tak jak jej známe dnes, byly položeny koncem 15. století, když se křížáci vraceli zpět z Blízkého východu s arabskými hřebci. Za vlády Jindřicha VIII. Tudora byla nařízena likvidace koní nízkého vzrůstu. Díky částečné izolaci od lidí velšští koně přežili (podobně i exmoorští a dartmoorští pony) (Lynghaug 2009).

Hřelec Dyoll Starlight (*1894) je mnohými považován za zakládajícího hřebce moderních velšských horských pony. Matkou Dyoll Starlight byla Dyoll Moonlight. Prefix Dyoll je pozpátku jménem chovatele Meuricka Lloyda. Po jeho smrti hřebce získala Lady Wentworthová, majitelka stáje Crabber Arab, která jej prodala do Španělska, kde roku 1925 uhynul. Dalším důležitým hřebcem v historii plemene byl Coed Coch Glyndwr, zakladatel linie Coed Coch pocházející ze stejnojmenného hřebčína z waleského Dolwenu. Matkou Glyndwra byla Starlightova vnučka Dinarth Henol (Edwards 1997).

Velšský kob vznikl na základě křížení velšských horských pony s římskými koňmi v dobách římské nadvlády. Později v jedenáctém a dvanáctém století se využívalo k plemenitbě španělských koní, čímž vznikly 4 kategorie koní. Mezi nimi byl i tzv. powys kob (kůň pro armádní účely) a již vymřelý velšský tažný kůň (Davies 1998). Základy moderního velšského koba položilo křížení powys kobů s norfolkskými a yorkshirskými koňmi v devatenáctém století. Pony sekce B a C jsou výsledkem křížení velšských horských pony s menšími koby. Za zakladatele B sekce se považuje hřebec Tan-y-Bwlch Berwyn. Jeho otcem byl arabský kůň Sahara a matkou Brynhir Black Star, vnučka Dyoll Starlighta (Edwards 1997).

3.7.2 Plemenný standard

Nejmenší ze sekcí je velšský horský pony. Jeho KVH nesmí přesáhnout 122 cm (12 hands). Řád PK velšských plemen pony a kob ASCHK ČR jej uvádí jako tvrdého, odvážného a poníkovského koně. Pony mají malou a suchou hlavu, velké a výrazné oči, dlouhý a dobře nesený krk, u klisen štíhlejší, u hřebců se sklonem k mohutnému hřebenu. Plece jsou dlouhé a nazad zešikmené, hrudník hluboký, záď dlouhá a kulatá, kopyta tvrdá. Jejich pohyb je energický, vycházející rovně z plece, vepředu prostorný. Nejnižší KVH a především mírná a krotká povaha je předurčují pro děti. Dříve pracovali jako soumaři a důlní koně.

Velšský pony sekce B má KVH omezenou 137 cm (13 hands 2 inches). Standard sekce B je stejný jako u sekce A, ale s důrazem na jezdecké využití ponyho. Své uplatnění nachází ve skokovém i drezurním ježdění.

KVH velšského ponyho v typu kob nesmí přesáhnout 137 cm (13 hands 2 inches), stejně jako u sekce B. KVH velšského koba musí být vyšší než 137 cm, horní hranice výšky je neomezená. Plemenný standard pro sekci C a D je stejný. Koně musí být silní, tvrdí a aktivní, s poníkovským výrazem a co nejmohutnější. Hlava je ušlechtilá, hrubá hlava a klabonos jsou nanejvýš nežádoucí. Oči jsou výrazné a smělé, posazené široce od sebe. V přirozeném stavu je povolené přiměřené množství hedvábných rousů na končetinách, ale hrubé a drátovité rousy jsou naprosto nežádoucí. Hřbet a bedra jsou svalnatá, silná a dobře vázaná, žádoucí je hluboký a klenutý hrudník. Pohyb je volný, korektní a monumentální. V klusu se musí karpální kloub výrazně ohýbat a celá přední noha se musí natáhnout rovně z plece a co nejvíce dopředu. Hlezenní klouby se ohýbají pod tělo a zadní nohy dopadají rovně a mocně.

3.7.3 Podílový velš (WPBR)

Podílový velš (Welsh Part-Bred) tvoří samostatnou sekci WPBR, kam mohou být zapsáni koně, jejichž podíl registrované velšské krve dosahuje alespoň 12,5 % (počítáno jak ze strany matky, tak otce nebo kumulativně od obou). Jejich KHV je neomezená.

3.7.4 Pravidla pro zápis do sekcí

$A \times A = A$	$B \times B = B$	$C \times C = C$
$A \times B = B$	$B \times C = C^*$	$C \times D = C$ nebo D
$A \times C = C$	$B \times D = C$ nebo D^*	
$A \times D = C$		$D \times D = D$

* Od 1. ledna 2005 do konce dubna 2005 platilo ve Velké Británii:

$B \times C =$ sekce X

$B \times D =$ sekce X

3.7.5 Zbarvení velšských koní

Standard plemene udává shodně pro 4 sekce velšských koní, že jsou povolena všechna zbarvení s výjimkou strakošů. V minulosti, zejména v britské literatuře, se však strakatý vzor srsti dělil pouze na piebald a skewbald. Tato označení používá i britská Welsh Pony & Cob Society. Řád PK velšských plemen pony a kob ASCHK ČR uvádí následující: „Strakoš je kůň, jehož zbarvení srsti tvoří velké nepravidelné skvrny: černé a bílé u zbarvení „piebald“, bílé a jakékoli jiné barvy kromě černé u zbarvení „skewbald“. Hranice mezi těmito dvěma různými barvami jsou zpravidla velice dobře vykreslené“. V současně užívaném názvosloví se u velšských koní můžeme setkat se zbarveními sabino a splashed white ze skupiny overo. Tobiano a frame overo se nevyskytují. Podíloví velši (WPBR) mají nejen neomezenou KVH, ale i neomezenou paletu zbarvení srsti včetně všech vzorů srsti.

Původně se velšští koně vyskytovali nejčastěji ve zbarveních hnědák, tmavý hnědák, plavák divokého typu a vraník. Vybělující bělouš hřebec Dyoll Starlight však přinesl změnu. Původ jeho matky vede k arabskému hřebci Crawshay Bailly Arab, jenž se považuje za koně, který vnesl gen pro vybělování mezi velšské koně (Lynghaug 2009). Vybělující bělouši jsou typičtí výskytem u sekce A, v sekci D je výskyt výjimečný. Rychlost vybělování je u velšských pony velmi rychlá, již tříletí koně mohou být zcela vybělení (Sponenberg & Bellone, 2017).

4 Závěr

Na základě dostupné vědecké literatury jsem se rozhodla vypracovat bakalářskou práci ve formě literárního přehledu, který se zabývá problematikou genetické determinace zbarvení u koní. Neboť jsem sama chovatelkou velšských koní, zaměřila jsem se při psaní práce na toto plemeno.

Spektrum zbarvení u koní je v současné době velmi rozmanité. Je to důsledek nejen snížené potřeby ochrany před predátory díky domestikaci člověkem, ale také záměrného šlechtění ze strany člověka s cílem získat konkrétní barvu koně. Vzhledem k zvyšující se rozmanitosti zbarvení se postupně ustálilo speciální názvosloví pro jednotlivá zbarvení, odstíny, vzory srsti či odznaky. Toto názvosloví v českém jazyce ne vždy odpovídá genotypovému založení daného koně. To souvisí jak s nedokonalostí názvosloví, tak s mnohdy obtížným odhadováním genotypu koně pouze na základě jeho fenotypu. Díky pokročilým genetickým metodám jsme však nyní schopni na základě testování určit výskyt konkrétních alel v genotypu koně.

Ačkoli je zbarvení srsti jedním z prvních znaků, který byl z hlediska dědičnosti studován, i nadále zůstávají některá fakta neobjasněná. Například konkrétní mutace genu, jež způsobuje zbarvení Roan, úloha alely A^t či existence a případný lokus alely E^D a zbarvení dominantních vraníků.

Problematika zbarvení srsti mě začala velmi zajímat i nad rámec mé bakalářské práce. Chtěla bych se o ní v budoucnu dozvědět více, nejen v rámci samovzdělávání, ale i navazujícího vysokoškolského studia.

5 Literatura

- Adrian JAL. 2013. Equine Color Genetics and Deoxyribonucleic Acid Testing. *Journal of Veterinary Science and Technology* (e100134) DOI 10.4172/2157-7579.1000134.
- Andersson L, Sandberg K. 1982. A linkage group composed of three coat color genes and three serum protein loci in horses. *Journal of Heredity* **73**:91-94.
- Andersson LS, Axelsson J, Dubielzig RR, Lindgren G, Ekesten B. 2011. Multiple congenital ocular anomalies in Icelandic horses. *BMC Veterinary Research* **7**:1-5.
- Andersson LS, Wilbe M, Viluma A, Cothran G, Ekesten B, Ewart S, Lindgren G. 2013. Equine Multiple Congenital Ocular Anomalies and Silver Coat Colour Result from the Pleiotropic Effects of Mutant PMEL. *PLoS ONE* **8** (e75639) DOI: 10.1371/journal.pone.0075639
- Bowling AT, Ruvinsky A. 2000. *The Genetics of the Horse*. CAB International. Wallingford.
- Brosnahan MM, Brooks SA, Antczak DF. 2010. Equine clinical genomics: A clinician's primer. *Equine Veterinary Journal* **42**:658-70.
- Brunberg E, Andersson LS, Cothran G, Sandberg K, Mikko S, Lindgren G. 2006. A missense mutation in PMEL17 is associated with the Silver coat color in the horse. *BMC Genetics*. **7**:46-56.
- Castle WE. 1948. The Abc of Color Inheritance in Horses. *Genetics* **33**:22-35.
- Cichorek M, Wachulska M, Stasiewicz A, Tyimińska A. 2013. Skin melanocytes: biology and development. *Postępy Dermatologii i Alergologii* **30**: 30–41.
- Cook D, Brooks S, Bellone R, Bailey E. 2008. Missense Mutation in Exon 2 of SLC36A1 Responsible for Champagne Dilution in Horses. *PLoS Genetics* (e1000195) DOI: 10.1371/journal.pgen.1000195
- Curik I, Druml T, Seltenhammer M, Sundström E, Pielberg GR, Andersson LS, Sölkner J. 2013. Complex Inheritance of Melanoma and Pigmentation of Coat and Skin in Grey Horses. *PLoS genetics* (e1003248) DOI: 10.1371/journal.pgen.1003248.
- Davies W. 1998. *The Welsh Cob*. J.A. Allen. London.
- d'Ischia M. 2018. Melanin-Based Functional Materials. *International Journal of Molecular Sciences* **19**:228-232.

- Druml T, Grilz-Seger G, Horna M, Brem G. 2018. Discriminant Analysis of Colour Measurements Reveals Allele Dosage Effect of ASIP/MC1R in Bay Horses. *Czech Journal of Animal Science* **63**:347-355.
- Dušek J. 2011. *Chov koní*. Brázda. Praha.
- Gower J. 2000. *Horse Colour Explained: A Breeder's Perspective*. The Crowd Press. Marlborough.
- Edwards EH. 1997. *Velká kniha o koních*. Media klub. Bratislava.
- Haase B, Signer-Hasler H, Binns MM, Obexer-Ruff G, Hauswirth R, Bellone RR, Burger D, Rieder S, Wade CM, Leeb T. 2013. Accumulating Mutations in Series of Haplotypes at the KIT and MITF Loci Are Major Determinants of White Markings in Franches-Montagnes Horses. *PLoS ONE* 8 (e75071) DOI: 10.1371/journal.pone.0075071.
- Hauswirth R, et al. 2012. Mutations in MITF and PAX3 cause “Splashed White” and Other White Spotting Phenotypes in Horses. *PLoS genetics* (e1002653) DOI: 10.1371/journal.pgen.1002653
- Hintz HF, Van Vleck LD. 1979. Lethal dominant roan in horses. *Journal of Heredity* **70**:145-146.
- Hofmanová B, Kohoutová P, Vostrý L, Vostrá Vydrová H, Majzlík I. 2015a. Quantitative aspects of coat color in old Kladruher Black Horses. *Poljoprivreda* **21**:224-227.
- Hofmanová B, Vostrý L, Majzlík I, Vostrá Vydrová, H. 2015b. Characterization of greying, melanoma, and vitiligo quantitative inheritance in Old Kladruher horses. *Czech Journal of Animal Science* **60**:443-451.
- Hurst CC. 1906. On the Inheritance of Coat Colour in Horses. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **77**:388-394.
- Chowdhary BP. 2013. *Equine Genomics*. Wiley-Blackwell. Texas.
- Imsland F, et al. 2016. Regulatory mutations in TBX3 disrupt asymmetric hair pigmentation that underlies Dun camouflage color in horses. *Nature Genetics* **48**:152-158.
- Kurskaya V. 2017. *Horse Color Explored: Over 150 Breeds, Types, and Variations*. Trafalgar Square Books. Vermont.

- Locke MM, Ruth LS, Millon LV, Penedo MCT, Murray JD, Bowling AT. 2001. The cream dilution gene, responsible for the palomino and buckskin coat colours, maps to horse chromosome 21. *Animal Genetics* **32**:340-343.
- Lynghaug F. 2009. *The Official Horse Breeds Standards Guide: The Complete Guide to the Standards of All North American Equine Breed Associations*. Voyageur Press. Minneapolis.
- Ludwig A, et al. 2009. Coat color variation at the beginning of horse domestication. *Science* **324**:485.
- Mahler Z. 1995. *Člověk a kůň*. Dona. České Budějovice.
- Mariat D, Taourit S, Guérin G. 2003. A mutation in the MATP gene causes the cream coat colour in the horse. *Genetics Selection Evolution* **35**:119-133.
- Marklund L, Johansson Moller M, Sandberg K, Andersson L. 1996. A missense mutation in the gene for melanocyte-stimulating hormone receptor (MC1R) is associated with the chestnut coat color in horses. *Mammalian Genome* **7**:895-899.
- Marklund S, Moller M, Sandberg K, Andersson L. 1999. Close association between sequence polymorphism in the KIT gene and the roan coat color in horses. *Mammalian Genome* **10**:283-288.
- Metcalf LV, O'Brien PJ, Papakonstantinou S, Cahalan SD, McAllister H, Duggan VE. 2015. Malignant melanoma in a grey horse: case presentation and review of equine melanoma treatment options. *Irish Veterinary Journal* (66:22) DOI:10.1186/2046-0481-66-22.
- Nasti TH, Timares L. 2015. Invited Review MC1R, Eumelanin and Pheomelanin: their role in determining the susceptibility to skin cancer. *Photochemistry and Photobiology* **91**:188–200.
- Pielberg GR, et al. 2008. A cis-acting regulatory mutation causes premature hair graying and susceptibility to melanoma in the horse. *Nature Genetics* **40**:1004–1009.
- Pizinger K. 2003. *Kožní pigmentové projevy*. Grada. Praha.
- Polidori C, Jorge A, Ornos C. 2017. Eumelanin and pheomelanin are predominant pigments in bumblebee (*Apidae: Bombus*) pubescence. *PeerJ* (e3300). DOI: 10.7717/peerj.3300
- Ramsey DT, Ewart SL, Render JA, Cook CS, Latimer CA. 1999. Congenital ocular abnormalities of Rocky Mountain Horses. *Veterinary Ophthalmology* **2**:47-59.

- Rieder S, Taourit S, Mariat D, Langlois B, Guérin G. 2001. Mutations in the agouti (ASIP), the extension (MC1R), and the brown (TYRP1) loci and their association to coat color phenotypes in horses (*Equus caballus*). *Mammalian Genome* **12**:450–455.
- Rieder S, Hagger C, Obexer-Ruff G, Leeb T, Poncet PA. 2008. Genetic analysis of white facial and leg markings in the Swiss Franches-Montagnes Horse Breed. *Journal of heredity* **99**:130-136.
- Rieder S. 2009. Molecular tests for coat colours in horses. *Journal of Animal Breeding and Genetics* **126**:415-424.
- Sansinenea E, Ortiz A. 2015. Melanin: a photoprotection for *Bacillus thuringiensis* based biopesticides. *Biotechnology Letters* **37**:483-490.
- Santschi EM, Purdy AK, Valberg SJ, Vrotsos PD, Kaese H, Mickelson JR. 1998. Endothelin receptor B polymorphism associated with lethal white foal syndrome in horses. *Mammalian genome* **9**:306-309.
- Seltenhammer MH, Simhofer H, Scherzer S, Zechner P, Curik I, Sölkner J, Brandt SM, Jansen B, Pehamberger H, Eisenmenger E. 2003. Equine melanoma in a population of 296 grey Lipizzaner horses. *Equine veterinary journal* **35**:153-157.
- Snustad DP, Simmons MJ. 2017. *Genetika*. Masarykova univerzita. Brno.
- Sponenberg DP, Weise MC. 1997. Dominant black in horses. *Genetics Selection Evolution* **29**:403-408.
- Sponenberg DP, Bellone R. 2017. *Equine color genetics*. John Wiley & Sons. Virginia.
- Theos AC, Truschel ST, Raposo G, Marks MS. 2005. The Silver locus product Pmel17/gp100/Silv/ME20: controversial in name and in function. *Pigment Cell Research* **18**:322-336.
- Thiruvankadan AK, Kandasamy N, Panneerselvam S. 2008. Coat colour inheritance in horses. *Livestock Science* **117**:109-129.
- Thody AJ, Higgins EM, Wakamatsu K, Ito S, Burchill SA, Marks JM. 1991. Pheomelanin as well as Eumelanin Is Present in Human Epidermis. *Journal of Investigative Dermatology* **97**:340-344.
- Tsatmali M, Ancans J, Thody AJ. 2002. Melanocyte Function and Its Control by Melanocortin Peptides. *The Journal of Histochemistry & Cytochemistry* **50**:125-133.

- Urban T, Vyhnánek T. 2006. Virtuální svět genetiky 1: Tištěná forma multimediálního hypertextu na CD. Mendelova zemědělská a lesnická univerzita. Brno.
- Vigué J. 2011. Atlas lidského těla. Rebo. Čestlice.
- Vokurka M, Hugo J. 2006. Velký lékařský slovník. Maxdorf. Praha.
- Wagner H-J, Reissmann M. 2000. New polymorphism detected in the horse MC1R gene. *Animal Genetics* **31**:280-291.
- Wutke S, et al. 2016. Spotted phenotypes in horses lost attractiveness in the Middle Ages. *Scientific reports* (p38548) DOI: 10.1038/srep38548.

WEBOVÉ ZDROJE

- Český svaz chovatelů velšských koní. 2009. Řád plemenné knihy velšských plemen pony a kob (pdf). Goldmane, Customify. Available from <http://www.welsh.cz/docs/rad-plemenne-knihy-velsskych-plemen-pony-a-kob.pdf> (accessed January 2019).
- The Welsh Pony and Cob Society. 2000-2011. Breed Information. Fanatic. Available from <http://wpcs.uk.com> (accessed January 2019).

6 Seznam použitých zkratek a symbolů

- ASIP – agouti signalizující protein
- EDNRB – Endothelin Receptor Type B
- KVH – kohoutková výška hůlková
- MATP – Membrane-Associated Transporter Protein
- MC1R – melanocortin-1 receptor
- MCOA – Multiple Congenital Ocular Anomalies
- MITF – Melanogenesis Associated Transcription Factor
- MSH – melanocyty stimulující hormon
- OLWS – Overo Lethal White Syndrome
- PMEL17 – Pre-Melanosomal Protein
- SCFR – Mast/Stem Cell Growth Factor
- SLC36A1 – Solute Carrier Family 36 Member 1
- STX17 – Syntaxin-17
- TBX3 – T-box 3
- TYR – tyrozináza
- TYRP1 – Tyrosinase-Related Protein 1
- WPBR – Welsh Part-Bred