

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra obecné zootechniky a etologie



**Vývoj a vliv zbarvení srsti a chlupových vírů
na chování koní**

Bakalářská práce

Autor práce: Klára Ničová

Vedoucí práce: Ing. Jitka Bartošová, Ph.D.

© 2015 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Vývoj a vliv zbarvení srsti a chlupových vírů na chování 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 _____

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala Ing. Jitce Bartošové, Ph.D. za cenné rady a odbornou pomoc při zpracování mé bakalářské práce. Dále bych chtěla poděkovat své rodině za podporu a trpělivost.

Vývoj a vliv zbarvení srsti a chlupových vírů na chování koní

Souhrn

Vývoj zbarvení a chování koní byl podmíněn v průběhu evoluce součinností genotypu a působením vnějších vlivů měnícího se prostředí, ve kterém koně žili. Do dnešní doby si koně zachovali typické vzorce chování, které jim ve volné přírodě zajišťovaly přežití. Domestikace umožnila lidem začít koně využívat k různým účelům, ne jen jako zdroj potravy. Spolu s domestikací došlo k rozvoji fenotypové variability srsti koní. V minulosti však původní barva srsti divokých koní byla velmi pravděpodobně barvy hnědé s černými žíněmi. Postupnou změnou prostředí se začala vyskytovat u koní i tmavší hnědá a černé zbarvení. Ostatní světlá, bílá a šedá zbarvení srsti se objevila v populaci až později právě důsledkem domestikace a cíleného chovu.

Srst koní obsahuje velký počet chlupových vírů, které dle mnohých autorů prokazatelně souvisejí s mechanikou pohybu a lateralitou. U koní je kladen velký důraz na správný pohyb, obzvláště pak u koní sportovních či koní využívaných v hiporehabilitaci. Podle chlupových vírů, tak lze objektivně posoudit pohybové schopnosti koně a využít je při koupi.

S rozvojem znalostí v oblasti genetiky byly objeveny tzv. pleiotropní efekty vážící se k určitým typům zbarvení. Pleiotropní efekty vznikají následkem mutací a dalších změn genů zbarvení a mají často dopad na chování, projevy a zdraví koní. Příkladem jsou zbarvení leopard, tobiano či overo související s poruchami sluchu či zraku. Další zbarvení mohou být naopak náchylnější k různým onemocněním, jako jsou melanomy, kožní léze či smrtelné syndromy. Závěrem lze říci, že souvislost barvy srsti a chování koní byla již některými autory potvrzena. Toto téma nicméně stále vyžaduje další vědecké studie s přesně stanovenou metodikou s porovnatelnými výsledky.

Klíčová slova: kuň domácí, barva srsti, chlupový vír, chování

Evolution and influence of coloration and hair whorls on equine behaviour

Summary

Coloration and behaviour of domestic horses resulted from the evolution. Both of these characteristics were influenced by cooperation of genes and external factors of changing environment in which horses used to live. Present horses still bear the typical behavioural patterns which allowed them to survive in wild nature. Later domestication enabled people to begin with using horses for different purposes beside as a food source. The phenotypic variability have been developed during the domestication. Nowadays we can see numerous variations of phenotypes. However in the past the coat color of the original wild horse was most likely brown with black mane. Gradual change of environment let to occur horses with darker brown and black coat. Other bright, white and gray coat color have appeared in the population later as the result of domestication and horse breeding.

In horse coat there are various hair whorls which are clearly related with biomechanical traits and laterality movement by many authors. There is a big focus on biomechanics, especially in sport's horses and equine assisted therapies. Knowledge of the hair whorls may thus serve important information during a horse purchase.

With the development of knowledge of genetics there were discovered pleiotropic effects linked to certain types of coat colour. The pleiotropic effects occur as a result of mutations and other alterations of genes underlying coloration. They have often significant impact on the health of the horses. Some of the pleiotropic effects are suggested to cause the colour effects on horse behavior, such as in leopard, tobiano and overo coat colour. Other colours can be more sensitive to certain diseases such as melanoma or skin lesions. Specific coat colours can be also associated with hearing or vision disorders. In conclusion, the link between the coat color and behavior has been referred by some authors in horses. Nevertheless, further research is needed in this topic employing proper methodology producing comparable results.

Keywords: coloration, domestic horse, behaviour, hair whorls

Obsah

1	Úvod	1
2	Cíl práce	2
3	Literární rešerše	3
3.1	Evoluce koní	3
3.1.1	Vývojová řada.....	4
3.2	Domestikace.....	5
3.2.1	Průběh domestikace	5
3.2.2	Změny vzniklé v průběhu domestikace.....	6
3.2.3	Příbuznost volně žijících a domestikovaných koní.....	7
3.3	Zbarvení srsti koní	8
3.3.1	Srst	8
3.3.2	Pigmentace.....	9
3.3.3	Základní barvy srsti.....	10
3.3.4	Genetika zbarvení	12
3.3.4.1	Lokus Colour	13
3.3.4.2	Lokus Agouti.....	14
3.3.4.3	Lokus Extension	14
3.3.4.4	Lokus Grey.....	14
3.3.4.5	Lokus White	15
3.3.4.6	Lokus Roan	15
3.3.4.7	Lokus Overo	15
3.3.4.8	Lokus leopard komplex.....	16
3.3.4.9	Lokus Sabino	16
3.3.4.10	Lokus Tobiano.....	16
3.3.4.11	Geny ředící pigmentaci	16
3.3.4.12	Modifikace základních typů zbarvení.....	18
3.3.5	Evoluce zbarvení.....	18
3.4	Chlupové víry	20
3.5	Vliv zbarvení a vírů na chování koní.....	22

3.5.1	Chování koní.....	22
3.5.2	Smysly a komunikace	25
3.5.2.1	Zrak.....	25
3.5.2.2	Sluch	27
3.5.3	Komfortní chování	27
3.5.4	Abnormální chování.....	28
3.5.5	Pohyb, lateralita a výkon	28
3.5.6	Vliv zbarvení na zdraví koní	30
3.5.6.1	Letální syndrom bílých hříbat (LWFS).....	31
3.5.6.2	Levandulový syndrom hříbat (LPS)	31
3.5.6.3	Kožní léze.....	31
3.5.6.4	Melanomy a STX17.....	32
3.5.6.5	Zbarvení a termoregulace.....	32
4	Závěr	34
5	Seznam literatury	35

1 Úvod

Lidé byli vždy přitahováni krásou koní. Vztahy, které se mezi nimi vyvinuly, jsou odrazem jejich společné historie. Počátek domestikace koní je datován do doby 3 500 let př. n. l. V průběhu historie se způsob využívání koní měnil.

Vývoj a přežití koní do dnešní doby je odrazem adaptace chování na měnící se podmínky prostředí. Postupným vývojem si koně upevňovali typické vzorce chování, které jsou k vidění dodnes. Hlavním z nich je život ve stádě s dokonale vyvinutými vztahy mezi jedinci.

V průběhu evoluce došlo k mnohým změnám, jak morfologickým, tak fyziologickým. Jedním z nejviditelnějších znaků je zbarvení srsti koní, které patří k důležitým faktorům ovlivňujícím přežití zvířete ve volné přírodě. Předpokládá se, že barva srsti koní odpovídala životnímu prostředí, ve kterém koně žili. Tak jediné mohla zaručovat nenápadnost a splynutí s okolím. S pozdější domestikací došlo ke vzniku mnohých dalších zbarvení srsti koní, která se dříve v přírodě nevyskytovala.

Barva koní měla v minulosti velkou váhu a ovlivňovala i jejich využití. Význam zbarvení se nevytratil ani v dnešní době, kdy je fenotyp koně jedním ze selekčních vlastností pro chovatele a často i preferenční záležitostí majitelů.

2 Cíl práce

Odborná a populární literatura a zejména jezdecké kuloáry přisuzují barvě koně souvislost s chováním, temperamentem nebo snadností manipulace s koněm. Cílem bakalářské práce je tedy literární rešerše relevantních vědeckých pramenů na téma možného vlivu zbarvení srsti, a též chlupových vírů, na chování a využitelnost koně. Pokud by skutečně existovala souvislost mezi barvou (chlupovým vírem) a chováním či personalitou koně, bylo by možné je využít jako jedno z kritérií výběru koně pro danou disciplinu či účel.

3 Literární rešerše

3.1 Evoluce koní

Vývoj koňovitých probíhal 60 milionů let (Prothero et Schoch, 1989). Do nedávné doby však evoluce koní nebyla zcela objasněná. Studie mnohých autorů se lišily v určení prapředka koní, ale i následných vývojových linií (Froehlich, 2002). Až pomocí nových technických možností v oblasti genetiky a dalších fosilních nálezů se průběh evoluce koní, i jejich pozdější domestikace, postupně stává jasnější (Ludwig et al., 2012). Díky tomu byly také objeveny i některé slepé vývojové linie koňovitých, které byly dříve mylně považovány za vývojové linie (Froehlich, 2002).

Groves et Ryder (2000) popisují, že během evoluce koní došlo k mnohým změnám v jejich vzhledu, ubývání počtu prstů na končetinách, nárůstu výšky, k přestavbě těla, změně chrupu, ale také ke změnám ve způsobu života. Důkazem změn jsou nalezené fosilní pozůstatky.

Za místo původu koní je pokládáno území Severní Ameriky, kde probíhal vývoj mnohých předků a slepých linií koní, tehdejší spojení kontinentů pevninskými mosty umožnilo prapředkům koní rozšířit se i na další území (Groves et Ryder, 2000). Po oddělení kontinentů žili koně v oblasti Severní Ameriky, než došlo v období pozdního pleistocénu k prudkým klimatickým změnám (Guthrie, 2006). Postupně se populace koní měnila v závislosti na změnách prostředí, zmenšovala se tělesná velikost a celkový počet jedinců v populaci se snižoval (Groves et Ryder, 2000). Následkem změn prostředí bylo vyhynutí koní na území Severní Ameriky (Guthrie, 2006). Následný vývoj se tak odehrál na území Eurasie, kde se dále koně vyvíjeli do dnešní podoby (Clutton-Brock, 1999).

Do 20. století přežili pouze dva volně žijící druhy *Equus ferus ferus* a *Equus ferus przewalskii* (Orlando, 2013). Jak uvádí Olsen (2006) *Equus ferus ferus* se vyznačoval menším vzrůstem a vymřel pravděpodobně v roce 1918 v Polsku. Barva srsti byla tzv. mouse-dun se světlejším odstínem břicha, ale končetiny, hřívá i ocas byly černé barvy (Olsen, 2006). Toto zbarvení odpovídá označení grullo, vznikajícímu za přítomnosti zesvětlujícího genu dun (Bowling, 2000).

Equus ferus przewalskii, neboli kůň Převalského, je sesterský druh divokých předků domácích koní (Kavar et Dovč, 2008). Hlavní odlišností je počet chromozomů, kterých mají 66 oproti 64 u domestikovaných koní (Groves et Ryder, 2000). Odlišnost počtu chromozomů nebrání páření s koněm domácím, potomek má 65 chromozomů a je plodný (Kavar et Dovč, 2008). Kohoutková výška koní Převalského je menší, zbarvení je často plavé s úhořím pruhem táhnoucím se středem hřbetu, břicho je světlejšího odstínu (Clutton-Brock, 1999). Mezi primitivní znaky dále patří chybějící kštice, vzpřímená hřiva a žihání žíní u kořene ocasu (Groves et Ryder, 2000). Populace Převalských koní se pomalu, ale jistě rozrůstá díky záchranným a reintrodukčním programům (Liu et al., 2014).

3.1.1 Vývojová řada

Koně patří do řádu *Perissodactyla*, tento řád je charakteristický zbytněním 3. prstu končetin a změnou chrupu (Groves et Ryder, 2000). Prothero et Schoch (1989) publikovali systematický přehled tohoto řádu, do kterého kromě koní patří i zástupci *Ceratomorpha*, což jsou tapíři a nosorožci. Čeleď *Equidae* se vyvinula z podřádu *Hippomorpha* (Froehlich, 2002). *Equidae* je známá od počátku eocénu (Groves et Ryder, 2000). Fylogeneze koní v období eocénu byla poměrně přímočará (Froehlich, 2002).

Za prapředka koní bylo dle mnohých autorů považováno *Hyracotherium* synonymně označované *Eohippus* Marsch, 1876 (Prothero et Schoch, 1989), neboli nověji *Sifrhippus sandrae* (Froehlich, 2002). Tento kůň svou velikostí připomínal spíše lišku obývající pralesní prostředí a při pohybu využíval na předních končetinách čtyři a na zadních tři prsty (MacFadden, 1994).

Další vývoj čeledi probíhal postupně z rodu *Cymbalophus* (Evander, 1989). Froehlich (2002) uvádí předky koní z období eocénu postupně takto: *Minippus*, *Arenahippus*, *Xenicohippus*, *Eohippus*. Dalším nástupcem byl *Orohippus*, prakůň, u kterého došlo k přizpůsobení zubů na drcení a mletí tužší potravy, se vyvinul před 54 miliony lety (Groves et Ryder, 2000). Následníkem byl zástupce rodu *Epihippus* žijící v pozdějším eocénu (Froehlich, 2002).

V oligocénu došlo k diferenciaci v několik rodů: *Astrohippus*, *Dinohippus*, *Hippidion*, *Onohippidion*, *Pliohippus* a *Protohippus* (Evander, 1989). Vývojově následoval *Mesohippus*, žijící v oligocénu a mladší *Miohippus* z miocénu, tito předci koní měli lépe vyvinutý chrup s ostřejšími hranami zubů pro drcení potravy (Groves et Ryder, 2000). V závislosti na změně

potravy se měnil i tvar těla a jeho výška. Dalším vývojovým znakem bylo zredukování počtu prstů na tři na všech končetinách (Prothero et Shubin, 1989). Většina předků koní však v Severní Americe vyhynula na rozmezí pleistocénu a holocénu (Evander, 1989).

K osamostatnění pravých koní došlo velmi pravděpodobně před 2,4 miliony let (Orlando et al., 2013). Rod *Equus* v současné době zahrnuje žijící druhy oslů, zeber a koní: *Equus kiang*, *Equus hemionus*, *Equus asinus*, *Equus grevyi*, *Equus quagga*, *Equus zebra*, *Equus ferus* a *Equus caballus* (Groves et Ryder, 2000).

3.2 Domestikace

Domestikace je považována za velmi důležitý bod historie, k domestikaci koní došlo podle různých literárních pramenů mezi lety 5 000 - 3 500 př. n. l. (Outram et al., 2009). Z pohledu vědy má domestikace nejedno vysvětlení a je námětem zkoumání vědců odlišných odvětví. Do dnešní doby bylo zformulováno mnoho definic, které vypovídají jak o vzniku, tak o průběhu domestikace. Jednou z nich je tvrzení od Russell (2002) považující domestikaci za proces, který je součástí evoluce genetické informace zvířete drženého v nepřírodných podmínkách. Thompson (1917) uvádí proces zdomácnění jako člověkem stanovenou cílevědomou selekci namísto přirozeného výběru.

3.2.1 Průběh domestikace

Anthony et Brown (2000) datují domestikaci mezi 5 000 až 4 000 lety př. n. l. Zatím nejstarší datace doložená analýzou DNA zasazuje domestikaci koňovitých do doby 3 500 př. n. l. (Outram et al., 2009).

Podle vzorků DNA Cieslak et al. (2010) zjistili, že koně žili ve dvou oblastech v období pozdního pleistocénu, a to v Evropě a na území dnešní Sibíře a Východní Asie. Byla zjištěna panmiktická populace žijící v období pozdního pleistocénu od Aljašky až po oblast Pyrenejského pohoří. V počátku holocénu a doby měděné byly objeveny dvě, více či méně, oddělené sub-populace koní. První se vyskytovala na Iberském poloostrově a druhá v místech euroasijských stepí. Podle studie Outram et al. (2009) bylo místem domestikace oblast severního Kazachstánu.

Proces domestikace je podle Olsena (2006) rozdělen do 4 fází. První fází je život koní v přirozeném prostředí, tedy žijící divocí koně, dále následuje chycení koní do zajetí, následné ochočení a vznik domestikovaných koní.

Koně byli důležitou potravou pravěkých obyvatel evropských stepí a věděli, že koňské maso je výhodným zpestřením jejich výživy (Anthony et Brown, 2000). Nesčetné malby v jeskyních Francie či Španělska zobrazují lov koní pravěkými lidmi již v době před 15 000 lety (Goodwin, 1999).

Počátek využívání koní k záprahu a jízdě je datováno do 3 500 - 3 000 př. n. l. Záznamy o využití koní k jezdeckým účelům byly poprvé objeveny v oblasti stepí východně od Uralu (Brown et Anthony, 1998). Dle Levine (2005) byly volně žijící klisny odchyceny a drženy v zajetí po určitou dobu, poté byly obsednuty a ježděny či využívány pro tah. Na sklonku jejich života je pravěcí lidé zabili a využili jako potravu.

Jízda na koních lidem umožnila cestovat za potravou, obchodem, ale i možnost bojovat a vyhrát proti lidem, kteří koně neměli. Mohli začít objevovat vzdálenější neobydlená území a postupně je obsazovat. Lidé se mohli díky koním dostat i k novým surovinám. Později byli koně využíváni jako zdroj síly v bojích a bitvách. Podkladem popisu způsobů využívání koní jsou umělecká díla či spisy datované ke konci 3 000 př. n. l. (Levine, 2005).

3.2.2 Změny vzniklé v průběhu domestikace

Jednou z prvotních indicií o průběhu domestikace je změna celkové velikosti těla a jeho proporcí (Anthony, 2007). Důvodem pro rozrůznění fenotypů a velikostí dnešních koní byl vliv prostředí, ve kterém divocí koně žili (Kavar et Dovč, 2008). Panmiktická populace koní se lišila v různých znacích již v době domestikace (Clutton-Brock, 1999). Anthony (2007) datuje vznik odlišností tvarů těla koní do doby 2 500 př. n. l. Další rozrůznění koní bylo podporováno umělou selekcí (Clutton-Brock, 1999). Příkladem může být výskyt větších jedinců v oblasti Kazachstánu a menší v oblasti Ukrajiny a Rumunska (Anthony, 2007). Dále stojí za povšimnutí výskyt menších pony z oblasti centrální a západní Evropy, obývajících spíše horské části (Olsen, 2006). Naopak větší koně žili v oblasti jihovýchodní Asie a euroasijských stepí (Clutton-Brock, 1999).

Charakteristickým znakem pro moderní domestikované druhy zvířat je větší variabilita zbarvení. Ta se u divokých příbuzných zvířat neobjevuje, divoká zvířata spíše vykazují uniformní zbarvení (Cieslak et al., 2011). Ludwig et al. (2009) uvádějí, že barva byla

selekčním znakem přirozeného výběru v průběhu evoluce koní. Další vliv sehrálo měnící se prostředí, kdy vlivem klimatických změn, docházelo k postupným změnám typu srsti a barvy. Nové prostředí ustálilo nově vzniklá zbarvení srsti (Cieslak et al., 2011).

3.2.3 Příbuznost volně žijících a domestikovaných koní

Předky domestikovaných koní se zabývá mnoho studií. Podle DNA analýzy ve studii Warmuth et al. (2011) bylo popsáno, že v Evropě existují místa, kde domácí koně pocházejí z divoké populace koní daného regionu, a naopak místa, kam byli domácí koně dovezeni. V této studii se největší genetická variabilita domácích koní prokázala u plemen z Iberského poloostrova a od Kaspického moře. Tyto oblasti korespondují s tehdejšími rozmístěním otevřené krajiny bez lesů v době na počátku holocénu. Cieslak et al. (2010) uvádí označení těchto oblastí jako holocénní refugia, na jejichž vznik měla vliv přirozená bariéra, v případě Iberského refugia to bylo Pyrenejské pohoří.

Dále existují oblasti střední Evropy a Velké Británie, kde domácí koně mají malou genetickou variabilitu (Warmuth et al., 2011). Tato místa byla v době na počátku holocénu pokrytá lesy, a tak představovala pro koně zvýšené nebezpečí predátorů (Linklater et al., 2000). Divocí koně se proto v těchto místech nevyskytovali a zřejmě tam byli koně dovezeni ze dvou holocénních refugií, Iberského poloostrova a z oblasti Východních stepí (Warmuth et al., 2011).

Ve studii Kavar et Dovč (2008) bylo prokázáno, že haplotypy divokých koní, žijících před domestikací, přežily do dnešní doby. Haplotypy jsou sekvence mitochondriálních nukleotidů předávané potomkům ve stejné podobě, jako se vyskytují u matek (Xu et Arnason, 1994). Značná variabilita haplotypův mateřské linii, jak uvádí Cieslak et al. (2010), je pravděpodobně výsledkem postupného začleňování lokálních divokých klisen do populace domestikovaných koní, se kterými člověk expandoval na nová území (Vilà, 2001). Možným dalším vysvětlením byla existence více domestikačních center koní (Cieslak et al., 2010).

Mateřská linie byla ovlivněna v průběhu evoluce výraznými předěly, tzv. bottleneckefekty (Kavar et Dovč, 2008). Následkem zásadního snížení počtů jedinců během bottleneck efektu je snížení genetické variability v populaci (Schurink et al., 2012). První bottleneck efekt proběhl při tzv. velkém vymírání savců před 10 000 lety (pomezi pleistocénu a holocénu) a druhý byl způsoben domestikací (Kavar et Dovč, 2008). U domestikovaných koní se vyskytují pouze takové haplotypy, které přežily oba zmíněné

bottleneck efekty (Kavar et Dovč, 2008). Tyto haplotypy pocházejí z výše zmíněných holocéních refugií, kde koně přežili klimatické změny (Cieslak et al., 2010).

Určení patrilinie je možné pomocí dědičného chromozomu Y (Wallner et al., 2013). Cieslak et al. (2010) uvedli, že otcovská linie koní je oproti mateřské linii extrémně homogenní. Analýza DNA 15 plemen koní (Lindgren et al., 2004) prokázala malou variabilitu v chromozomu Y u 52 hřebců pocházejících z několika odlišných chovů. Studie Wallner et al. (2013) poukázala na 6 haplotypů populace domestikovaných koní. Tyto haplotypy označují počet hřebců zakladatelů domestikovaných koní a dále byly zjištěny 2 haplotypy u koně Převalského.

Dle Wallner et al. (2003) je vysvětlením využívání menšího počtu hřebců k rozmnožování v počátcích domestikace. Důvodem pro nízkou genetickou variabilitu hřebců může být i přirozené harémové uspořádání stáda (Vilà et al., 2001).

V počátcích domestikace docházelo k rozmnožování více různých klisen s jedním vybraným hřebcem. Jelikož klisny byly adaptovány na prostředí, ve kterém žily, bylo u nich možné vysledovat morfologické rozdíly. Počátky rozrůznění populace koní v jednotlivá plemena jsou spojené právě se zmíněnými adaptacemi klisen (Clutton-Brock, 1999).

3.3 Zbarvení srsti koní

Lidé byli zbarvením zvířat vždy fascinováni a již v době kamenné se snažili zobrazit barevné podoby zvířat na stěny jeskyní (Pruvost et al., 2011). Dušek et al. (2011) zmiňují, že zbarvení srsti koní byla přičítána důležitá hodnota. Například ve středověku symbolizovala bílá barva koní určitý status, důstojnost a bohatství (Tresidder, 2011). Dříve chovatelé přisuzovali koním světlejších zbarvení bez pigmentované kůže sníženou konstituční odolnost. Naopak leucističtí bělouši byli považováni za vytrvalé, s čímž zřejmě souvisí lidové přísloví „kdo neseděl na bílém koni, neseděl nikdy na dobrém koni“ (Dušek et al., 2011).

3.3.1 Srst

Většina savců má tělo pokryté srstí. Srst má mnoho funkcí. Mezi ně patří ochrana proti ztrátě tepla, izolace a regulace teploty těla (Tregear, 1965), ochrana proti

elektromagnetickému záření, či UV záření (Stenn et Paus, 2001), nebo ochrana proti obtěžujícímu hmyzu (Horváth et al., 2010).

Vzhled srsti koní je ovlivněn rozmístěním, stavbou chlupů a přítomnosti melaninu v chlupu (Searle, 1968). Samotný chlup se skládá ze tří částí: vnější ochranné kutikuly, střední vrstvy – kortexu a vnitřní části meduly (Harkey, 1993).

Pilliner et Davis (1996) rozdělují chlupy do tří skupin dle místa jejich růstu. Základní chlupy utváří hlavní část srsti těla, hmatové chlupy jsou u huby, uší a očí. Třetí typ chlupů tvoří hřívku, ocas a řasy. Zajímavostí je, že srst koně v místech s větším množstvím dopadu slunečního záření je hustší, dokáže tak zabránit vyšší intenzitě slunečních paprsků na kůži (Pilliner et Davis, 1996).

Barva srsti vzniká v závislosti na přítomnosti pigmentů, jejich rozmístění a počtu uvnitř chlupů (Searle, 1968). Hlavní podmínkou je přítomnost pigmentových buněk, pokud nedojde k jejich proniknutí dovnitř chlupu, je chlup bez pigmentu (Thiruvankadan et al., 2008). Důležitá je i četnost melanocytů v kůži a jejich umístění, v opačném případě se jedná o albíny, kteří mají růžovou kůži kvůli prosvítajícímu krevnímu řečišti (Sponenberg et Bowling, 1996). Někdy dochází k neobvyklé distribuci pigmentových buněk uvnitř chlupu, například na jediném chlupu mohou být oba typy pigmentů (Thiruvankadan et al., 2008).

3.3.2 Pigmentace

Zbarvení srsti úzce souvisí s melanogenezí (Thiruvankadan et al., 2008). Citovaná práce dále popisuje, že vývoj pigmentové buňky neboli melanocyту předurčuje zbarvení srsti savců, přičemž vznik a vývoj melanocytů v těle savců začíná již v době vývoje embrya. Počátek procesu se odehrává v místě struny hřbetní, jejíž multipotentní tkáň je zásobárnou buněk a struktur. Dochází zde k tvorbě specifických buněk, jako jsou nervové buňky střev, Švanovy buňky, viscerální kostra a další (Horstadius, 1950).

Vznik melanoblastů v oblasti struny hřbetní popisují například Sponenberg et Weise (1997). Melanoblast je oválná, malá buňka, která se později změní v dozrávající dendritickou buňku. Postupně dochází k přesunu vyzrálých dendritických buněk neboli melanocytů z oblasti struny hřbetní na místa určení. Melanocyty jsou složeny z melanosomů. Zrající melanosom se přesouvá z oblasti jádra melanocyту do oblasti s aktinem. Tento posun je zprostředkován pomocí mikrotubulární sítě a kinesinu. Když se melanosom přemístí

do konců dendritů, dojde k jeho přesunu do okolní tkáně. Přesněji do kůže, chlupů, hřív, ocasu a očí (Sponenberg et Weise, 1997).

Druhou částí procesu je melanogeneze, biologický proces probíhající uvnitř melanosomů, které odpovídají za syntézu melaninu (Searle, 1968). Existují dva typy melanosomů, eumelanosom a feomelanosom. V každém vzniká odlišný typ pigmentu. Eumelanin udává hnědé a černé zbarvení srsti. Účinkem feomelaninu vzniká barva srsti od červené po žlutou (Searle, 1968).

Funkcí melanocytů je i zajišťování ochrany zvířete proti škodlivým účinkům způsobených dopadem UV záření. Dále mají protizánětlivý účinek a podílí se na snižování vazby s reaktivním kyslíkem (Plonka et al., 2009)

3.3.3 Základní barvy srsti

Slovní popis stejné barvy srsti dvou koní nemusí vždy odpovídat stejnému genetickému základu (Bowling, 1996). Slovní pojmenování je založené na zbarvení těla a dalších částí jako jsou končetiny, hřív, ocas a uši. V důsledku různých změn zbarvení v průběhu života koní může být identifikace zbarvení v nízkém věku hříbat nesprávná. Zbarvení se mění například z důvodu změny kvality výživy koní, zdraví a v závislosti na kondici (Sponenberg, 2003).

U savců Heráň (1976) popisuje tři vzory srsti skvrnitost, pruhování a monochromatismus čili jednobarevnost. Cieslak et al. (2011) rozdělují zbarvení pouze do dvou skupin, první skupinu tvoří určité vzory, skvrny a tečky. Druhá skupina tvořená celistvými barvami srsti je častější, příkladem může být ryzák, vraník nebo albín (Cieslak et al., 2011). Za nejpůvodnější je považované monochromatické zbarvení, poté pruhování a následně skvrnitost (Heráň, 1976). Dle Sponneberga (1996) můžeme koně rozdělit do dvou skupin, a to, podle přítomnosti nebo nepřítomnosti černých odznaků na těle. Dále se u koní vyskytují pruhy, neboli zebrování, ty jsou považovány za atavistický znak (Heráň, 1976).

Základní barvy srsti jsou dány poměrem pigmentů. Rozhoduje míra eumelaninu a feomelaninu. Pokud převažuje eumelanin, utváří se černá barva srsti. Naopak z převahy feomelaninu vzniká červená/rezavá barva (Cieslak et al., 2011).

Pojmenování určitých zbarvení je nepřesné, jelikož je založeno pouze na vnějším vzhledu barvy srsti koní (Bowling, 1996). Podrobný popis působení genů a příslušných

zbarvení srsti je uveden níže (Tab. 1.) (Thiruvankadan, et al., 2008; Bowling, 2000; Sponenberg, 1996; Dušek, 2011).

Díky dnešním vědomostem a objevům v molekulární biologii a genetice můžeme zjistit, jaké alely genů daly vzniknout danému fenotypu. Rozdílné fenotypy mohou vznikat účinkem odlišných alel jediného genu. Naopak stejná zbarvení mohou vzniknout za účinku jiných genů. Některá zbarvení vznikají důsledkem mutací (Thiruvankadan et al., 2008).

Tab. 1. Popis zbarvení srsti. Shrnutí terminologie podle Thiruvankadan et al. (2008), Bowling (2000), Sponenberg (1996) a Dušek et al. (2011).

Český název zbarvení	Anglický název	Slovní popis	Lokusy	Zastoupení alel genů
Základní zbarvení				
Hnědák	Bay	Srst je hnědá, hřívá, ocas a spodní části končetin jsou tmavě hnědé až černé.	Agouti (A)	EEAA EEAa EeAA EeAa
Vraník	Black	Srst, hřívá a ocas jsou černé, kůže je tmavošedá.	Agouti (A)	EEaa Eeaa
Ryzák	Chestnut	Jednotná červená barva srsti těla, končetin, hřívý a ocasu.	Extension (E)	eeAA eeAa eeaa
Zbarvení na základě bílé barvy				
Vybělující bělouš	Grey	Základní barva srsti postupně zesvětluje. Kůže obsahuje tmavý pigment (leucismus).	Grey (G)	GG, Gg
Nevybělující bělouš	Roan	Základní barva srsti prokvétá bílými chlupy, prokvétání se zastaví v určitém stupni.	Roan (Rn)	RnRn, Rnrn
White	White	Bíle zbarvení srsti a kůže je bez přítomnosti pigmentu, hřívá a ocas jsou bílé, oči jsou tmavě hnědé.	White (W)	Ww
Albín	Albino	Kůže má růžovou barvu (bez přítomnosti pigmentu), hřívá a srst jsou bílé. Oči často červené či modré.	Colour (C)	cc
Strakoš tobiano	Tobiano	Hlava je jednobarevná, bílé skvrny přecházejí přes hřbet, končetiny jsou v bílé barvě.	Tobiano (To)	ToTo, Toto
Strakoš overo	Overo	Hlava má bílé odznaky, končetiny jsou tmavé a skvrny na trupu jsou ostře ohraničené a horizontálně uspořádané.	Overo (O)	OO, Oo
Strakoš leopard	Leopard spotting	Různé typy bílých skvrn, často symetrické, pruhovaná kopyta, skvrny jsou i kolem huby a genitálií.	Leopard spotting (Lp)	LpLp, Lplp
Strakoš sabino	Sabino	Skvrny jsou rozmístěné na hlavě a ventrálně na straně břicha.	Sabino (Sb)	Sbsb

Český název zbarvení	Anglický název	Slovní popis	Lokusy	Zastoupení alel genů
Základní zbarvení modifikovaná účinkem ředících genů				
Žluták / isabela	Polomino	Kůže je s pigmentem či bez pigmentu. Srst má různé odstíny, končetiny, hřívá a ocas musí být ve stejné barvě, jako je zbytek těla. Kopyta jsou světlá a oči často šedomodré.	Cream (C)	CC ^{Cr}
Plavák	Buckskin	Kůže obsahuje tmavý pigment. Srst má různé odstíny žluté, časté atavistické znaky. Končetiny, hřívá a ocas jsou v tmavě šedé až černé.	Cream (C)	CC ^{Cr}
Perlino	Perlino	Zesvětlení hnědé či černé barvy na tzv. slonovinovou barvu srsti, kůže je růžová a oči modré.	Cream (C)	C ^{Cr} C ^{Cr}
Cremello	Cremello	Zesvětlení ryzé barvy na krémovou, kdy kůže je růžová a oči jsou v modré barvě.	Cream (C)	C ^{Cr} C ^{Cr}
Dun	Dun	Zesvětluje základní barvu srsti a způsobuje atavistické znaky	Dun (D)	DD, Dd
Silver	Silver dapple	Projevuje se u hnědáků, vraníků a plaváků, srst se stříbrným nádechem, hřívá a ocas jsou v bílé barvě.	Silver dapple (Z)	ZZ, Zz
Champagne	Champagne	Zesvětlená základní barva srsti je popisovaná s kovovým leskem.	Champagne (Ch)	ChCh, ChCh ⁺

3.3.4 Genetika zbarvení

Shrnutím základních pojmů genetiky je možné využít prací Zeigler (2014), Bowling (1996) a Thiruvankadan et al. (2008). Gen označuje část DNA, která je tvořena sekvencí nukleotidů a je jednotkou genetické dědičnosti. Na chromozomu má každý gen své přesné umístění nebo li lokus. Každý gen je tvořen ze dvou alel a každý rodič předá svému potomkovi právě jednu alelu od každého genu. Existují dvě formy alel recesivní (a) a dominantní (A). Homozygot je jedinec, který má stejnou formu obou alel. Existuje recesivní homozygot aa nebo dominantní homozygot AA. Opakem je heterozygot, který má alely nestejně formy Aa.

K porozumění proměnlivosti zbarvení je důležité vymezení základních pojmů genetiky. Každý jedinec je unikátní, jeho soubor genetických informací se nazývá genotyp. Skupina znaků a vlastností, viditelných na první pohled, je označována za fenotyp. Ten vzniká součinností genotypu a vlivu životního prostředí (Bowling, 1996).

Geny zodpovídají za vznik jednoho či více typů zbarvení (Sponenberg et al., 2009). Nejčastěji zodpovídají za produkci a distribuci melaninu (Sponenberg et al., 2009). Velmi časté jsou i mutace genů. Příkladem je polymorfismus, duplikace či delece (Cieslak et al., 2011).

Do dnešní doby bylo na molekulární úrovni definováno 17 druhů zbarvení srsti koní a identifikováno mnoho genů souvisejících se zbarvením (Sponenberg et al., 2009). Podle této studie rozlišováno u domestikovaných koní 31 genů, které zodpovídají za barvu srsti a skvrnitost. Studie zabývající se vývojem zbarvení v průběhu evoluce a domestikace (Ludwig et al., 2009), uvádí 6 genů, které determinují základní barvy srsti koní. Podle Thiruvankadan et al. (2008) je fenotyp koně převážně ovlivňován geny rozmístěnými na 12 lokusech.

Variabilita barvy srsti savců je podmíněna mnohými faktory (Searle, 1968). Základní podmínkou pro jakékoli zbarvení srsti je přítomnost pigmentových buněk v kůži a srsti. V opačném případě vzniká zbarvení albín. Pokud pigmentová buňka, melanocyt, doputuje do oblasti kůže, závisí barva srsti i na počtu a rozmístění těchto buněk, a dále na vzájemném působení jednotlivých genů ovlivňujících zbarvení srsti (Searle, 1968). Pigmentace srsti je ovlivněna velkým počtem genů, nazývanými multipotentní epistáze. Zbarvení srsti patří mezi kvalitativní znaky, neboť jej není možné vyjádřit hodnotou čísel neboli kvantitativně (Sponenberg et Bowling, 1996).

3.3.4.1 Lokus Colour

Tento gen má funkci řídicí. Zodpovídá za syntézu tyrozinázy a tím určuje intenzitu zbarvení. Dominantní alela C a recesivní alela c udávají stupeň albinismu u zvířete. V podobě homozygotně dominantní (CC) je barva intenzivní, u heterozygota (Cc) se projevuje slaběji a u recesivních homozygotů (cc) může dojít až k úplnému zmizení činnosti tyrozinázy. V důsledku toho vzniká zbarvení albín (Thiruvankadan et al., 2008). U albínů jsou v kůži zastoupeny melanocyty, avšak nejsou funkční. Jejich kůže je růžová, hříva a srst jsou bílé barvy. Toto neobvyklé zbarvení zvířat, se vyskytuje často i u plemen koní jako je appalosa či arabský plnokrevník (Wu et al., 1998).

3.3.4.2 Lokus Agouti

Agouti gen ručí za rozmístění eumelaninu, tedy černého pigmentu. Vlivem tohoto genu vzniká hnědák nebo vraník. Gen agouti je závislý na činnosti genu extension. Kůň se zastoupením alel AA/Aa v agouti genu a EE/Ee na extesion má výsledné zbarvení hnědé. Recessivní homozygot aa agouti genu v kombinaci s EE/Ee v extensit genu předpovídá vraníka (Bowling et Ruvinsky, 2000). Schopností genu je i uložení pigmentu pouze na oblast hřívky, ocas a dolních částí končetin (Bowling, 1996). Rozmístění a odstín hnědé ovlivňují alternativní alely agouti A^+ , A^t (Bowling, 2000).

3.3.4.3 Lokus Extension

Funkcí genu je podpora syntézy tyrozinázy v melanocytech. Udává typ syntetizovaného pigmentu v melanocytech. Melanin vzniká, pokud se na MC1R naváže hormon stimulující melanocyty MSH. Naopak při nedostatku tyrozinázy se syntetizuje feomelanin (Thiruvankadan et al., 2008).

Alely genu extension podmiňují fenotypový projev agouti genu. Výše popsaný vznik hnědáků a vraníků. Zbarvení ryzáků vzniká u recesivních homozygotů ee genu extension. Dochází k recesivní epistázi, neboli neprojevení se činnosti genu agouti, je tzv. překryt činností genu extension (Marklund et al., 1996). Jediná odlišnost mezi vraníky a ryzáky je záměna v DNA nukleotidu T za C (Bowling, 2000).

3.3.4.4 Lokus Grey

Přítomnost genu agouti a grey má za následek vybělování běloušů, tento projev zbarvení je také označován jako leucismus (Bowling, 2000). Charakteristické je přetrvání pigmentu v kůži a v očích (Sundström et al., 2012). Koně se rodí v jedné ze základních tmavších barev a postupem věku vybělují (Thiruvankadan et al., 2008). Kůže koní v průběhu života zůstává pigmentovaná, i když srst s přibývajícím věkem postupně bělá (Bowling, 2000). Rychlost vybělování ovlivňuje alela silver (Z), ovšem za přítomnosti dominantní alely probíhá vybělování rychleji (Thiruvankadan et al., 2008). Vybělování začíná v oblasti hlavy, nejprve od očního okolí a postupně se rozšiřuje po celém těle (Bowling, 2000).

3.3.4.5 Lokus White

Gen W neboli white způsobuje vznik celoplošně zbarveného bělouše, který má bílé žíně hřívý i ocasu. Kůže je růžové barvy, tedy nepigmentovaná, jelikož v kůži chybí melanocyty tvořící pigment. Barva očí je modrá či tmavě hnědá. Tento popis odpovídá heterozygotní sestavě alel (Ww). Recesivně homozygotní sestava (ww) nemá žádný vliv na zbarvení srsti (Bowling, 1996), ovšem přítomnost homozygotní sestavy dominantních alel (WW) má letální následek (Haase et al., 2007). Bowling (2000) uvádí, že bíle zbarvená hříbata, narozená tmavě klisně i hřebci, přenášejí dominantní alelu W. A objevují se u nich tmavě zbarvené oči, které postupem věku blednou.

3.3.4.6 Lokus Roan

Heterozygotní zastoupení alel (RnRn) dává původ nevybělujícím běloušům. Hříbě se rodí v jedné ze základních barev, později po přelínání se objevují bílé chlupy v srsti. Přimísení bílých chlupů dochází pouze na některých částech těla, nikoli na oblast hlavy, žíní a končetin (Bowling, 1996). Hlava a končetiny mohou být v jedné ze základních barev srsti nebo s bílými odznaky (Bowling, 2000).

Dominantní sestava alel (RnRn) je důvodem k úmrtí plodu (Thiruvankadan et al., 2008). Bowling (2000) uvádí souvislost s mezi genem KIT a roan mající společný vliv na úmrtí.

3.3.4.7 Lokus Overo

Jak shrnul Bowling (2000) zbarvení overo je charakteristické asymetrickými skvrnami zasahující krk a trup. Tělo koně v oblasti boků a břicha má bílé skvrny, které nejsou ostře ohraničené. Častý je výskyt odznaků na hlavě a oči jsou tmavé či modré. Končetiny mohou být pokryté bílými skvrnami, ale nemusí. Kůže je růžová v místech odznaků, tedy neobsahuje pigmentové buňky. Projevení zbarvení dochází pouze u heterozygotů (Oo).

Letální je sestava dominantních alel (OO), vzniká syndrom způsobující úmrtí narozených bílých hříbat (Bowling et Ruvinsky, 2000). Metallinos et al., (1998) uvedli, že tento syndrom souvisí i s mutací genu EDNRB.

3.3.4.8 Lokus leopard komplex

Toto zbarvení je charakteristické velkou proměnlivostí. V případě dominantní sestavy alel (LpLp) vzniká srst pokrytá malými skvrnami v jedné ze základních barev a zbytek těla je v bílé barvě. Heterozygoté mají skvrny větší a je jich na těle mnohem více. Skvrny jsou po těle rozmístěné symetricky přes boky. Základní barva srsti může být účinkem genů zesvětlená či naopak ztmavená, což je nejvíce viditelné na zimní srsti koní (Bowling, 2000).

Recesivní homozygoté se sestavou alel lp lp jsou nazýváni few-spot leopard (Bowling, 2000). V případě dominantních homozygotu se s tímto zbarvením pojí noční slepota (Bowling, 1996).

3.3.4.9 Lokus Sabino

Koně zbarvení sabino se zastoupením dominantních alel (SbSb) jsou velmi zaměnitelní s nevybělujícími bělouši, jelikož tak vzniká bílé zbarvení většinou skoro po celém těle. Naopak srst se skvrnami je charakteristická pro heterozygotní sestavu alel (Sbsb). Odznaky se vyskytují na oblasti hlavy a ventrálně na břicho (Brooks et Bailey, 2005).

3.3.4.10 Lokus Tobiano

Již hříbata se rodí v tobiano skvrnitém zbarvení. Charakteristické jsou rozsáhlé bílé skvrny. V oblasti bílé srsti je kůže růžová, tedy bez pigmentu, mimo skvrny obsahuje kůže tmavý pigment. Barva očí je tmavá nebo modrá. Oblast hlavy je často bez bílých skvrn (Bowling, 1996). Tobiano je dominantně dědičné zbarvení. Alely TO/to jsou odpovědné za vznik bílých skvrn zasahující přes páteř z jedné strany na druhou. V homozygotní sestavě alel je srst pokrytá mnoha malými skvrnami, naopak v heterozygotní převládají velké skvrny (Bowling, 2000).

Zajímavé je spojení dvou zbarvení overo a tobiano. Nový typ barvy srsti se jmenuje tovero. Zbarvení tovero se vyskytuje u appalosa koní (Bowling, 1996).

3.3.4.11 Geny ředící pigmentaci

Základní barvy srsti koní jsou zesvětlovány geny dun, cremello, champagne a silver. Čtyři odlišné lokusy jsou ovlivňovány těmito geny (Thiruvankadan et al., 2008). Tato

zbarvení jsou v dnešní době známá u mnoha plemen koní, nejsou však velmi časté (Bowling, 2000).

3.3.4.11.1 Lokus Dun

V přítomnosti alel genu *dun* dojde ke změně barvy srsti na světlejší odstín (Wu et., 1998). Účinkem genu je zesvětlení feomelaninu a melaninu (Bowling, 2000). Sponenberg et Bowling (1996) uvádí, že z červené/ryzé barvy se srst stane žlutočervenou (*buckskin dun*) a z černé světle béžovou (*red dun*). Černá srst zesvětluje na myšovitě hnědou barvu (*grullo*). Všechna tato zbarvení jsou považována za plavá. Častý je výskyt primitivních znaků, mezi které patří úhoří pruh, zebrování končetin, oslí kříž v oblasti kohoutku, tmavší oblast na hlavě, tzv. maska, a další (Bowling, 2000).

Alely *D/d* jsou občas mylně považované za alely *cream*, jejíž výsledný projev je velmi podobným (Bowling, 2000). V homozygotní sestavě se alela *dun* neprojevuje v takové míře jako v heterozygotní (Bowling, 2000).

3.3.4.11.2 Lokus Cremello

Typické zbarvení srsti je zlatavé, v české nomenklatuře nazývané žluťák. Gen *cream* způsobuje zesvětlení feomelaninu na světle žlutou barvu srsti. Zlatá srst na podkladu tmavé kůže je význačná pro zbarvení *palomino* a *buckskin*, zbarvení se objeví, pokud sestava alel bude v heterozygotní sestavě (*CC^{cr}*). Odlišností je, že koně zbarvení *palomino* mají bílou hřívu i ocas, oproti *buckskin*, kteří mají tmavou hřívu i ocas (Bowling, 2000).

Světlé zbarvení srsti až krémové je označován jako *perlino* a *cremello* (Locke et al., 2001). Barvy srsti *perlino* a *cremello* jsou dány homozygotním zastoupením alel (*C^{cr}C^{cr}*). Základem *perlino* zbarvení je hnědák, který má tmavší barvu žíní než je celkové zbarvení těla. *Cremello* vzniká zesvětlením ryzé barvy srsti, a proto mají žíně světlejší (Bowling, 2000).

3.3.4.11.3 Lokus Champagne

Bowling et Ruvinsky (2000) popisují výsledné zbarvení srsti jako kovově lesklé. Gen ovlivňuje působení eumelaninu i feomelaninu zároveň, a tak srst nabývá světlejších odstínů, které mohou být hnědo-olivové až žluté či zlatavé. Koně se rodí s modrou barvou očí, která však postupem času přechází v zelenou až hnědou. Kůže je růžová a postupně tmavne (Sponenberg et Bowling, 1996).

3.3.4.11.4 Lokus Silver

Symbol označující gen je *Z/z*, který je děděný dominantně (Bowling, 2000). Zesvětlení v důsledku působení genu silver je nejvíce viditelné na žíních hřívy a ocasu, ale i řasách. Projev genu má vliv pouze na přítomný eumelanin, což má za následek projevení genu pouze u vraníků a hnědáků. Černá srst zesvětlá po účinku genů na čokoládově tmavou a hnědá srst na stříbřitě šedou (Bowling, 2000). Ryzáci jsou možnými nositeli genu, který se neprojevuje ve fenotypu v takové míře (Brunberg et al., 2013). Bowling (2000) uvádí, že je zbarvení označováno za silver sorrel.

3.3.4.12 Modifikace základních typů zbarvení

Shade, *Sooty*, *Mealy* a *Point colour* jsou anglické pojmy označující modifikace základních zbarvení (hnědá, černá a ryzá zbarvení srsti). V mnohých případech není zatím přesně objasněná genetika vzniku těchto změn (Sponenberg, 1996).

Thiruvankadan et al. (2008) shrnují ve své práci aktuální informace týkající se jednotlivých modifikací. Jako první uvádí, že *Shade* značí změnu základní barvy na světlejší či tmavší odstín, změna je výrazně viditelná na ryzácích a hnědácích. Vzniká tak například zbarvení červený hnědák (blood bay / dark red), světlý hnědák (washed-out yellow / light bay), tmavý ryzák (liver chestnut) nebo světlý ryzák (light / sandy chestnut). Modifikace *Sooty* se v překladu dá vyložit například jako „zamazaný od sazí“ a u koní se projevuje viditelně na hnědácích, kde se na srsti objevují místa s tmavými chlupy. Světlejší oblasti břicha, boků, vnitřních stran končetin a dalších částí hlavy jsou modifikované dominantně podmíněným genem Pa^+ projevujícím se na ryzácích. Tato změna se označuje *Mealy* a podmiňuje vznik zbarvení sorrel, které je světlejší než základní barva chestnut. Přítomnost dominantní alely se projeví i u černé barvy srsti, toto zbarvení je označované jako seal brown. U ryzáků je pozorovaný výskyt modifikace označované jako *Point colour*, což představuje změnu zbarvení hřívy a ocasu na tmavší či světlejší odstín. V případě světlého odstínu se projevuje přítomnost gen flaxen (F).

3.3.5 Evoluce zbarvení

Historické podoby divokých zvířat dokládá umění pravěkých lidí. Jeskynní malby nám umožňují nahlédnout do minulosti koní (Pruvost et al., 2011). Vědci se domnívají,

že v dobách starší doby kamenné bylo zbarvení spíše jednotné. Zbarvení bylo odrazem selekčního tlaku prostředí, ve kterém koně v dané době žili (Ludwig et al., 2012).

V dnešní době je možné s pomocí znalostí a technických možností genetiky k odhalení zbarvení koní v průběhu evoluce (Ludwig et al., 2012). Ke zjištění původní barvy je možné využít DNA z fosilních nálezů. Nejstarší kosterní nálezy použité ve studii Ludwig et al. (2009), pocházejí z doby pozdního pleistocénu a raného holocénu. Po bližší analýze v kostech DNA bylo objeveno jednotné hnědé zbarvení (bay) koní žijících v této době.

Malby v jeskyni Chauvet ze starší doby kamenné poukazují u divoce žijících koní na zbarvení označované v angličtině bay dun, neboli hnědák, s působícím genem dun (Lau et al., 2009). Genetické testy nicméně neprokázaly přítomnost genu ředící hnědou barvu na světlejší odstín u pravěkých koní (tzv. nondun mutace). Do dnešní doby nebyla nalezena mutace způsobující toto zbarvení (Pruvost et al., 2011). Hofreiter (2013) uvádí, že dle jeskynních maleb v době paleolitu žila divoká stáda koní hnědé (bay), ale i černé barvy. Dále popisuje i zbarvení strakatých koní. Pruvost et al. (2011) zjistil, že v oblasti východní Evropy žili též koně s leopardím zbarvením. Dle kosterních nálezů z doby pleistocénu byla tato barva poměrně častá. Naopak nálezy z Asie na výskyt tohoto zbarvení neukazují.

V pozdním pleistocénu měli koně žijící na území Sibíře ani Evropy hnědé zbarvení srsti (Ludwig et al., 2009). Černá barva srsti se objevila až na počátku holocénu, jako výsledek vlivu změny prostředí (Anderson et al., 2009). Změny klimatu raného holocénu vedly k rozrůstání lesů po území Evropy, a jelikož v nich začali lovit vlci (Anderson et al., 2009), byla tmavší barva srsti výhodnější a vhodněji splynula s tmavším prostředím lesa (Ludwig et al., 2009).

Následně poté v době mezi 7 000 - 6 000 př. n. l. převažovalo hnědé zbarvení nad černým, které mělo již 24 % jedinců z populace koní ve východní Evropě. Součástí genomu byl i gen MC1R způsobující ryzé zbarvení koní (Ludwig et al., 2009).

Outram et al. (2009) datují domestikaci koní do období zhruba 3 500 let př. n. l. do oblasti dnešního Kazachstánu. V této době došlo k závratnému přelomu a vzniku velkého množství alel a zbarvení srsti. Recentní dokazování rozvoje zbarvení v průběhu domestikace je postavené na rozboru DNA získané z kosterních nálezů (Ludwig et al., 2009).

Z fosilních nálezů byl objeven výskyt strakatých typů zbarvení srsti. Prvním strakatým zbarvením bylo sabino, které je datované do pozdější doby bronzové (2 500 - 3 000 př. n. l.)

na území dnešní Moldavie a Arménie. Dalším typem je tobiano, které bylo nalezeno ve východní Evropě v době 1 500 – 1 000 let př. n. l. a v oblasti Sibíře 619- 608 př. n. l. (Ludwig et al., 2009).

Některé geny způsobují zesvětlení základní barvy srsti, gen silver byl nalezen u koně žijícího v Evropě 1 500 př. n. l. a na Sibíři v době 800 př. n. l. Dalším zesvětlujícím genem je gen cream způsobující zbarvení buckskin, výskyt tohoto zbarvení je datován do 619 - 608 let př. n. l. (Ludwig et al., 2009).

Svensson et al. (2012) shrnuli dosavadní informace o zbarvení koní v době železné na území Švédska. Uvádí, že koně měli v této době ve společnosti velkou váhu, jejímž důkazem nám mohou být četné malby a mytologické báje týkající se koní. Nicméně malby o zbarvení koní nevyprávějí často pravdivě, například v próze Eda je zmínka o šedých koních žijících v této době. Písemné poznámky německých kmenů píší o svatých bílých koních. Realističtější Islandské ságy vypráví o ryzácích a hnědácích a napovídají zde i jednotlivá pojmenování koní, například kůň Gyllir je v překladu ten zlatavý či Golltoppr, kůň se zlatým pramenem v čele. Výsledkem genetické analýzy fosilních nálezů z oblasti Švédska je výskyt zbarvení hnědáků, ryzáků, vraníků, hnědých a ryzích tobiano, dále je velmi pravděpodobné, že se objevovala i silver zesvětlení hnědé a černé srsti koní, což odpovídá výsledkům dříve publikované studie Cieslak et al., (2009).

Ludwig et al. (2009) zjistili, že barva srsti koní ze Sibíře a Východní Evropy se měnila v průběhu jejich vývoje a vlivem domestikace. Ale u koní z Iberského poloostrova bylo zjištěno stejné zastoupení alel zbarvení v době neolitu i v době bronzové. Koně prokazovali hnědé a černé zbarvení srsti, které se neměnilo až do doby středověku, kdy nastal rozvoj různých fenotypů i u španělských koní.

3.4 Chlupové víry

Vrozené a získané znaky jsou spolu s chlupovými víry součástí grafické identifikace koní (Dušek et al., 2011). Při vzniku virů hraje svou roli genetika a vývoj jedince, Widelitz et al. (2006) uvádějí, že uspořádání a orientace chlupů závisí na utváření kůže během ontogenetického vývoje. Základy utvářející chlupové folikuly se postupně šíří od střední linie na hřbetu těla po celém povrchu kůže. Rozmístění chlupových folikulů a jejich regenerace

jsou dalším faktorem ovlivňující růst chlupů a umístění chlupových vírů na těle (Randall et al., 2007). Neopominutelnou roli hraje i vliv prostředí (Murphy, 2007).

Každý kůň se rodí s určitými typy vírů, které se mohou v průběhu života měnit v závislosti na pracovním využití, náročnosti práce (Murphy, 2007). V důsledku různých poruch a vad se chlupové víry přesouvají na jiná místa (Deesing et Grandin, 2014).

Murphy (2007) rozděluje chlupové víry podle směrů chlupů, které se stáčí spirálovitě, na jdoucí po směru hodin a proti směru hodinových ručiček. Dalším typem je radiální, neboli paprskovitě odstupující typ víru, kde chlupy vycházejí z jednoho bodu.

Górecka et al. (2007) rozlišují čelní víry na prodloužený typ a jednoduchý, kdy se z víru chlupy rozbíhají nebo sbíhají v jednom bodě. Dle umístění jsou čelní víry ležící na spojnicí očí, pod spojnicí a nad spojnicí očí. Dále odlišují dvojitý vír, který se vyskytuje méně často na hlavě koní.

Chovatelská literatura (Taufér, 2010) popisuje odlišné typy chlupových vírů, například párové či samostatné víry a podle jejich tvarů rozlišuje typ brkový a křivolaký. Příkladem brkového víru je slabinový vír, vír na prsou či rovnoběžný vír pod hřívou v horní třetině krku. Němec (1981) nazval tento typ víru peříčkovitý. Vír křivolaký je typově brkový vír s měnícím směrem, mnohdy se nachází v oblasti prsou a má nejasný střed (Taufér, 2010). Němec (1981) dále uvádí hřebínkovitý typ víru, který se tvoří na střetu dvou linií opačných proudů růstu srsti. A posledním typem jsou pyramidové víry mající sbíhavé proudy srsti do podoby jehlanu Němec (1981).

Klement (1998) popsal víry dle jejich rozmístění na těle se vztahem k mechanice pohybu koně. Vír na temeni tzv. křížový je umístěný mezi ušima na temenní kosti. Víry římských mečů jsou párové víry na krku. Nacházejí se v oblasti hřebenu, kde dochází k tahu svalů krku. Taufér (2010) se domnívá, že pokud jsou na koni zřetelné, má dobře vázaný krk k hlavě a dobrou hybnost, což u koní značí potenciál ke skoku. Oblast mezi žuchvami je oblast vírů hrdelních. Zde se rozcházejí dlouhé kývače hlavy, víry se formují v závislosti na činnosti čelistí a hrtanu. Krk jeleního typu má vyklenutý krk v hrdelním okraji vzhůru, zde vzniká lineární vír. Pokud jsou prsní víry symetrické, chody koně jsou menší s plochou akcí. Vír, který je více tažený na jednu stranu, způsobuje kratší krok koně na stranu opačnou. Dlouhé víry značí vysokou akci končetin. Slabinové víry se pojí s mechanikou zadních končetin.

3.5 Vliv zbarvení a vírů na chování koní

Mezi studie popisující vliv zbarvení na chování a projevy zvířat patří domestikací studie D. K. Běljajeva z roku 1959, jejímž cílem bylo postupnou selekcí divoce žijících polárních lišek dojít ke krotké formě. Pokus byl úspěšný a spolu se změnou chování lišek, došlo ale i ke změnám jejich fenotypů, začaly se u nich objevovat bílé odznaky na částech těla. Změna byla patrná i na tvaru ocasu a kvalitě srsti, pokusy tak podpořily hypotézu pro existenci souvislosti mezi barvou a chováním zvířat (Trut, 2009).

Trut (2009) také zmiňuje, že fenotypy ovlivnily selekci a chov zvířat, i když původně měla mít umělá selekce efekt hlavně na povahu a chování zvířat. Studium chování zvířat se zabývá etologie, jejíž odnoží je aplikovaná etologie zkoumající chování zvířat žijících v blízkosti či pod přímým vlivem člověka (McGreevy, 2007). Obecně chování považujeme za reakci organismu na podněty (Plomin, 1990). Chování úzce souvisí se schopností organismu poznávat nové, učit se, získávat a ukládat si zkušenosti do paměti. Vývin chování začíná již během prenatálního vývoje a pokračuje dále po narození. Hříbata koní se rodí plně vyvinutá, s motorickými dovednostmi a s částečnou schopností se o sebe postarat, patří tedy mezi prekociální mláďata (Waring, 2003).

Největší změny v chování důsledkem domestikace jsou patrné na útěkových reakcích, aktivitě a reaktivitě koní. Méně patrné jsou změny sociální a komunikační (VanDierendonck et Spruijt, 2012).

Ve vztahu ke zbarvení koní byly provedeny studie zabývající se tzv. pleiotropními efekty, které vznikají v důsledku mutací genů. Mezi často uváděné příklady vlivu pleiotropních efektů genů zbarvení patří dopad na zdraví, délku života, projevy a chování koní (Riesmann et Ludwig, 2013). Pleiotropie se vyznačuje tím, že jeden produkováný protein může mít vliv na utváření více znaků v různých oblastech těla (Trut, 2009). Proto jsou spojovány některá zbarvení se závažnými nemocemi, jako jsou hluchota, noční slepota, zvětšení tlustého střeva či nedostatek mikroorganismů v trávicím traktu (Metallinos et al., 1998).

3.5.1 Chování koní

Koně jsou vysoce sociální zvířata a vytvářejí organizované skupiny, které jsou principiálně dvojího druhu (harém, mládenecká tlupa) Harém volně žijících ferálních koní

se skládá většinou z jednoho hřebce, několika klisen a jejich potomků. Zhruba ve věku 2 až 4 let se mladí jedinci obojího pohlaví oddělují od stáda. Druhým typem stáda je seskupení mladých hřebců (bachelor band, mládenecká tlupa), ve kterých se sdružují hřebci po odchodu z rodného harému do dosažení dospělosti. Poté hřbec (zhruba ve věku 5 až 6 let) z mládenecké skupiny odchází s cílem stát se držitelem vlastního harému (Waring, 2003).

Každý jedinec má ve stádě své místo, určené tzv. sociální hierarchií neboli dominantním pořádkem. Hierarchické uspořádání je poměrně stálé. Jakmile se situace (většinou po několika dnech) ustálí, přísluníci daného stáda vzájemné vztahy dominance a submitivity většinou respektují a agonické chování (tj. prvky dominantního a submisivního chování související s vytvářením a udržováním hierarchického žebříčku) zahrnuje především nekontaktní prvky ve formě hrozeb či pasivního ustupování (Mills et McDonnell, 2005).

Vědecké studie, zabývající se rozdílnostmi v chování, byly zaměřeny na souvislost mezi projevy chování a temperamentem. Studie o vztahu chování a temperamentu byla dříve provedená na telatech a vysledovala vztah mezi místem výskytu víru na čele a typem temperamentu zvířete (Grandin et al., 1995). Později výzkum toho vztahu na koních provedli Górecka et al. (2007) a zjistili korelaci mezi pozicí vírů a temperamentem koní. Ke studii bylo využito 55 ročních koní, kteří byli rozděleni dle umístění čelních vírů do menších podskupin. Po testování bylo zjištěno, že pro koně je nejčastější postavení víru na spojnici mezi očima. Jedinci s vírem nad spojnicí očí se projevovali plašivě oproti koním s vírem na spojnici očí. Koně s prodlouženým vírem či dvěma čelními víry byli podezíravější a opatrnější. V rámci studie byla zkoumána rychlost přiblížení se k novému objektu, koním s prodlouženým a dvěma víry trvalo výrazně delší dobu se přiblížit k novému objektu. Koně s jinými typy vírů rozdíl v rychlosti přiblížování se k novému objektu nevykazovali (Górecka et al., 2007).

Tato studie dále prokázala, že s temperamentem souvisí i ovladatelnost koní. Koně s chlupovým vírem umístěným nad spojnicí očí prokazovali menší stupeň ovladatelnosti oproti koním s chlupovým vírem umístěným na spojnici očí a pod ní. Každodenní manipulace je s koňmi s vírem na spojnici očí snadnější (Górecka et al., 2007).

Górecka et al. (2007) dále uvádějí, že postavení vírů a typ temperamentu jsou znaky vysoce dědičné. Posun víru nad spojnicí očí je spojený s nadměrným pohybem uší a potažmo větším využíváním sluchu. Dále bylo zjištěno, že koně právě s tímto typem víru se chovali hbitěji a celkově rychleji reagovali na určité podněty (Deesing et Grandin, 2014).

Umístění víru pod spojnicí očí značí koně flegmatictějšího, upřednostňující krmivo a často se u těchto koní projevuje v podobě přežvykování udidla. Vír umístěný mezi očima uprostřed, předurčuje koně aktivnějšího, živějšího a vzrušivějšího (Deesing et Grandin, 2014).

Vztah mezi zbarvením koně a jeho vlivu na chování je diskutován mezi chovateli, majiteli i cvičiteli koní. Na základě jejich zkušeností s odlišnými typy koní se šíří pověsti, ve kterých jsou světle zbarvení koně nervóznější a neklidnější. Mají vykazovat silnější reakce na podněty, jejich jezditelnost má být obtížnější a celková manipulace s nimi komplikovanější. Zacházení tak musí být více citlivé (Brunberg et al., 2013). Rehman et al. (1984) uvádějí, že zbarvení leopard ovlivňuje chování koně v určitých situacích, koně prokazují nervozitu, znepokojení a trénink je náročnější.

Dle výsledků studie Brunberg et al. (2013) koně s genem silver byli při jednotlivých úkolech testu váhavější oproti koním bez tohoto genu. Při každém testu tyto koně zaujímali mnohem horší místa u krmicího boxu. Vysvětlení chování můžeme najít v genetickém podkladu zbarvení s genem silver, kdy objevená mutace genu PMEL je přímo spojována s abnormalitami očí (tzv. MCOA). Míra abnormalit očí je podmíněna typem zastoupení alel daného genu, u heterozygotních jedinců je prokazatelné mírné zhoršení zraku. Kdežto koně s homozygotní sestavou genů mají zrakové postižení výraznější (Komáromy et al., 2011). Proto je chovatelům doporučováno, nerozmnožovat koně homozygotní v genu PMEL (Brunberg et al., 2013).

Lloyd et al. (2008) prozkoumali jednu ze stále diskutovaných hypotéz o existenci rozdílů v chování a vlastnostech mezi jednotlivými plemeny koní. Ve studii využili plemena: Irský tažný kůň, Anglický plnokrevník, Arabský kůň, Shetlandský pony, Welsh pony a cob, Americký quarter a appaloosa. Nejvýraznější rozdíl byl zjištěn mezi Irským tažným koněm a Anglickým plnokrevníkem. Irský tažný kůň je dominantní, vzrušivý, družný a zvědavý. Nízké byly naměřené hodnoty související s úzkostlivostí a vysoké hodnoty ochranných vlastností. Anglický plnokrevník se dle průzkumu vyznačuje dominancí, úzkostlivostí, vzrušivostí, družností a zvědavostí. Naopak ochranné projevy byly zjištěny velmi nízké. Rozdílnost vlastností chování těchto koní je odrazem selektivního chovu, který je zaměřen u každého plemene na jiné cíle (Clutton-Brock, 1999).

3.5.2 Smysly a komunikace

Jako sociální zvířata vyvinuli koně sofistikovaný systém vzájemné komunikace (Mills et McDonnell, 2005). Reakce, chování a komunikace koní je založená na vnímání podnětů, které jsou získávány smyslovými orgány (Goodwin, 1999). Komunikace je vrozená a s postupem věku se rozvíjí, je založená na využití jednotlivých smyslů, například čich umožňuje identifikaci jedinců stáda, nebezpečí predátorů a informuje o zdrojích potravy (Waring, 2003). S komunikací a projevy souvisí činnost i dalšího smyslového orgánu zraku. Nischler et al. (2013) popisují, že se projevuje korelace mezi zbarvením srsti, funkcí pigmentových buněk v oku a schopností zraku. Platí, že barva očí ovlivňuje funkčnost zraku (Nischler et al., 2013). Rebhun et al. (1984) zmiňují světloplachost u zbarvení leopard. Gen PMEL u koní způsobuje vznik očních defektů a cyst, zbarvení srsti je silver s tmavým zbarvením očí (Andersson et al., 2011). Správný vývoj melanocytů a jejich dostatečné množství určují schopnosti sluchu, při nedostatku hrozí vada vrozená hluchota, mechanismus nebyl do dnešní doby úplně objasněn (Strain, 1999). Vrozená hluchota je u koní spojená účinkem genu PAX3, tělo koně je pokryté mimořádně velkými bílými znaky a barva očí je modrá (Hauswirth et al., 2012). Určujícím znakem pro vadu sluchu je chlupový vír, který se přemísťuje směrem k funkčnímu orgánu (Murphy, 2007).

3.5.2.1 Zrak

Jak shrnuje například Waring (2003) mají koně obrazový typ vidění uskutečňovaný komorovým okem. Oči se otevírají ihned po porodu a do 25 minut se rozvíjí binokulární vidění. Waring (2003) popisuje zorné pole, které tvoří téměř 360°, jelikož jsou oči umístěné na bocích hlavy a jejich osy směřují sbíhavě, slepé zóny jsou přímo za zády a před frontální linií hlavy koně. Saslow (2002) zjistil, že koně jsou schopni rozeznat žlutou, bílou, zelenou, šedou a růžovou barvu, nikoliv však černou a červenou.

Nischler et al. (2013) uvádějí, že kvalita melaninu v duhovce předurčuje barvu oka. Typ melaninu v duhovce je dán geny zbarvení (Thiruvankadan et al., 2008). Funkčnost zraku a ostrost jsou dle Nischler et al. (2013) ovlivněny barvou srsti, redukce pigmentu v duhovce zapříčiňuje změny při vývoji a funkci oka. Světloplachost byla zmíněna u zbarvení leopard z důvodu malého množství pigmentu v sítnici a duhovce (Rebhun et al., 1984). Reismann et Ludwig (2013) popisují, že nesprávná funkce oka může korelovat s barvou očí a dále uvádí, že světlé zbarvení oka často souvisí s onemocněním duhovky. Mezi taková onemocnění patří

vrozená nepřenositelná noční slepota, která se projevuje jako nezhoršující se porucha vidění v šeru a slabším osvětlení (Sandmeyer et al., 2007).

Bellone et al. (2008) spojují onemocnění duhovky se strakatým zbarvením tzv. leopard, které se vyznačuje symetrickými bílými oblastmi v místě boků koně. Leopard komplex dále souvisí s dalšími odznaky, jako jsou světlé pruhy na kopytech, nepigmentované okolí oka, skvrnitě okolí řitního otvoru a huby (Sponenberg et al., 2009). Shrnutím dosavadních informací Bellone et al. (2008) uvádějí, že srst posetá četnými flíčky je výsledkem homozygotního zastoupení dominantních alel LPLP, naopak heterozygoti LP_{lp} mají jen pár velkých skvrn po těle, dále také uvádějí, že zbarvení leopard je nejznámější u koní plemene Apaloosa.

Toto zbarvení souvisí s činností genu TRPM1, který ovlivňuje správnou funkci melanocyty čili produkci pigmentů v melanocytech. Efekt genu TRPM1 se projevuje, jak v barvě srsti, tak v zbarvení retiny v oku. Mutace genu způsobuje noční slepotu, která se projevuje pouze u homozygotních jedinců (Sandmeyer et al., 2007).

Ke zbarvení leopard jsou přidružené vady očí jako je bilaterální dorsomediální strabismus nebo mimovolní pohyby očí (Sandmeyer et al., 2007). Rebhun et al. (1984) uvádějí, že schopnost vidění u zbarvení leopard přímo ovlivňuje chování koně v určitých situacích, koně například reagují citlivěji na změny osvětlení, a proto může být trénink koní obtížnější v přesvětlených či tmavších místech.

Dalším onemocněním jsou vrozené oční anomálie, které se pojí s účinkem genu silver. Ten patří do kategorie genů ovlivňující utváření melanosomu a má zesvětlující účinek na konečný fenotyp jedince. Mutací genu dochází k útlumu eumelanogeneze, tedy zamezení tvorby tmavého pigmentu. Zbarvení ovlivněné účinkem genu Silv je typické svou změnou barvy hřívy a ocasu na bílou. Mutace se pojí s pleiotropním efektem projevující se jako porucha stavby očí (Andersson et al., 2011).

Jedná se o dominantně podmíněný znak. Zjistilo se, že u heterozygotů se častěji vyskytují pouze velké cysty, naopak homozygoté mívají více typů anomálií najednou (Grahn et al., 2008). Ewart et al. (2000) popisuje výskyt velkých cyst, které pocházejí z části spánkového řasnatého tělesa periferní sítnice. Dále mohou být abnormality na rohovce, duhovce a čočce. Dalším ze znaků vrozených očních anomálií je i odlišnost barvy očí.

Odlišným typem jsou oční cysty utvářející se u koní s odstínem silver-bay, kde je zodpovídajícím genem PMEL (Reissmann et Ludwig, 2013).

3.5.2.2 Sluch

Zvuk koně vnímají pomocí sluchových orgánů. Sluchová orientace se rozvíjí 40 minut po porodu (Waring, 2003). Reissmann et Ludwig (2013) uvádí sluch jako jeden ze základních schopností organismu. Důležitou roli ve vývoji sluchu hrají i buňky produkující pigment. Mechanismus však do dnešní doby nebyl přesně objasněn. Avšak zdá se, že organismus ke správnému vývoji sluchového ústrojí potřebuje i správný vývoj melanocytů. Hluchota je spojována s nedostatkem melanocytů ve vnitřním uchu. Melanocyty zde zodpovídají za správný vývoj kochleárního ústrojí (Pla et Larue, 2003). Pokud je zaznamenán nedostatek pigmentových buněk ve středním uchu, vzniká porucha sluchu, vrozená hluchota (Strain, 1999). Souvislost vzniku vady sluchu je spjatá s účinkem mutace genu MITF a PAX3 (Hauswirth et al., 2012). Dále mutace genu EDNRB způsobující hypopigmentaci, ovlivňuje schopnost sluchu (Metallinos, 1998).

Murphy (2007) uvádí, že víry se mění v případě vady smyslových orgánů, tedy vady sluchu jsou spojené s umístěním víru na hlavě koně. Pokud je vír posunutý více k jedné ze stran čela, poukazuje na vadu smyslů koně. Vír se v tomto případě poté přesouvá na stranu k funkčnímu orgánu. Nedoslýchavost jednoho ucha může být identifikována podle posunu víru na stranu k funkčnějšímu uchu. Stejně je to i u poruchy očí a nefunkčnosti nervu inervující oblasti svalů horní čelisti (Deesing et Grandin, 2014). Praktickým využitím tohoto vztahu je předvídatelnost reakcí a chování, které můžeme využít v pozdější práci a tréninku koně (Górecka et al., 2006).

3.5.3 Komfortní chování

Do této skupiny patří chování, při kterém se koně jemně okousávají a provozují tzv. grooming (Waring, 2003). Vyskytuje se u všech koní různého věku a pohlaví. Hříbě nejprve drbe samo sebe a je časté tak vidět, jak se hříbě drbe na hlavě a krku pomocí zadní končetiny. V průběhu prvního týdne se hříbě začíná zajímat o grooming i s ostatními jedinci stáda (Waring, 2003).

Waring (2003) uvádí, že nejčastěji se koně této aktivitě věnují po dobu 3 minut. Feh et de Mazieres (1993) zjistili, že drbání jak sebe, tak ostatních ve stádě má uklidňující efekt

a také má vliv na napětí a vztah mezi jednotlivými jedinci ve stádě. Dalšími činnostmi komfortního chování je drbání se o předměty, válení, olizování, otřásání se kvůli obtěžujícímu hmyzu (Waring, 2003).

Ludwig et al. (2009) popisují bílou barvu srsti jako barvu, která je méně atraktivní pro obtěžující hmyz. K potvrzení slouží studie Horváth et al. (2010), ve které bylo zjištěno, že hmyz je více přitahován horizontálně polarizovaným světlem, které je více odráženo od tmavé srsti koní. Podmínkou je i lesklost srsti, která je velmi atraktivní pro hmyz a také souvisí s tmavším zbarvením srsti. Bylo prokázáno, že na hnědáky sedaly mouchy 3,7 krát více než na bělouše a proto se prokazatelně více otřásali, váleli a odháněli mouchy ocasem. Rozdíl byl i v jiném typu chování, které napomáhalo koním v odhánění hmyzu, hnědáci trávili 2,2 krát více času mimo slunná místa výběhu. Naopak u běloušů bylo zaznamenáno pouze 1,2 krát více času stráveného v lese, tedy mimo slunná místa výběhu a obtěžující hmyz.

Zbarvení může být považováno za přirozenou výhodu proti hmyzu. Důsledkem je i lepší ekonomické využití, kdy koně nejsou obtěžováni hmyzem, nestresují se tolik, nesnižují množství přijímané potravy a nehubnou (Horváth et al., 2010).

3.5.4 Abnormální chování

Dříve bylo abnormální chování uváděné pod pojmy, jako je problémové chování či zlozvyky (Mair et Lane, 1990). Abnormální chování je ovlivněné prostředím, ve kterém kůň žije, vliv má způsob krmení i ustájení (Leme et al., 2014). Dále vzniká nedůsledným zacházením, péčí a tréninkem koně (Waring, 2003).

Někteří jezdci přisuzují zbarvení ryzáků větší reaktivitu vůči stimulům, proto ve studii Mills et al. (2002) předpokládali, že by tento vztah mohl existovat i mezi výskytem stereotypního chování a ryzím zbarvením srsti. Pozorování probíhalo v průběhu aukcí 4 061 Anglických plnokrevníků. Výsledek ukázal, že 144 z 2 789 hnědáků, 53 z 976 ryzáků a 11 z 296 koní dalších zbarvení projevovali vždy alespoň jeden typ stereotypního chování, proto nebylo možné prokázat souvislost určité barvy srsti s častějším výskytem stereotypního chování.

3.5.5 Pohyb, lateralita a výkon

Prvním pohybem po narození hříběte je vzpřimovací reflex, díky kterému hříbě protrhne plodové obaly a začne dýchat. Po 15 minutách od porodu se hříbě začíná snažit vstát

na vlastní nohy. Pohyb vpřed, do stran či dozadu se rozvíjí postupně. Nejprve se první krůčky podobají nemotornému kroku. Pohybové vzorce se postupně zdokonalují se stářím hříběte. Pohybové vzory koní jsou výsledkem evoluce, kdy postupně došlo k zredukování počtu prstů na končetině pouze na prostřední prst nesoucí celou váhu těla. Díky tomu jsou koně schopni ujít velké vzdálenosti a pákový systém končetin umožňuje vyvinout velkou rychlost během pár sekund. Mezi základní chody koní patří krok, klus, cval a trysk (Waring, 2003).

Pomocí moderních genetických metod je možné zjistit, zda existuje souvislost mezi výkonem koně a jeho barvou. Sponenberg (2003) uvádí hypotézu souvislosti barvy a výkonu koně vycházející z lidových pověr. Jak uvádějí Stachurska et al. (2006) touto otázkou se lidé zabývali odnedávna. Předpoklad existence toho vztahu by mohlo umožňovat vztah mezi geny zodpovídající za produkci barvy spolu s geny mající vliv na fyziologii, motoriku, nervy a psychiku zvířete. Další možná souvislost je v případě genů kvantitativních znaků. Což jsou úseky DNA, které mají propojení s geny udávající fenotyp (Stachurska et al., 2006).

Ve studii Stachurska et al. (2006) se zabývali srovnáním výkonnosti a zbarvení u dvou plemen koní - Anglického plnokrevníka a Arabského plnokrevníka. Výsledky studie ukázaly, že lepší skóre v dostihu získali tmaví hnědáci oproti hnědákům, světlým hnědákům a ryzákům Anglického plnokrevníka. Arabský plnokrevník neprokazoval žádné výrazné rozdíly. Anglický plnokrevník tmavě hnědé barvy měl vyšší zisk v dostihu než hnědák, světlý hnědák, ryzák a vraník. Zisk z dostihu byl u Arabských plnokrevníků byl vyšší u světlých hnědáků a běloušů než u ryzáků. Dle výsledků ryzáků u obou plemen bylo celkově vyhodnoceno, že na neúspěšnosti může mít vliv odlišný druh melaninu v srsti, jelikož vlastnosti feomelaninu se liší. Příkladem je odlišná absorpce slunečních paprsků oproti eumelaninu (Cena et al., 1957).

Prokázalo se, že gen grey nemá vliv na výkon závodních koní. Ale zdá se, že mohou existovat spojitosti s působením genu MC1R a jasu barvy srsti ve vztahu k výkonnosti. Pouze další studie umožní zjistit vliv dalších genů, za úvahu stojí například spojitost s genem ASIP (Stachurska et al., 2006).

Dalším sledovaným faktorem je mechanika pohybu koní (Waring, 2003). Náповědou o kvalitě mechaniky pohybu přesněji o symetričnosti nám mohou být chlupové víry, které odhalují lateralitu pohybu koně (Murphy, 2007). Lateralita pohybu se vyznačuje upřednostňováním pohybu jedné části těla více než druhé, tuto vlastnost je možné pozorovat

v kroku, při pastvě i během skoku koně (Dalin et al., 1985). Důvody vzniku lateralit pohybu jsou různé a například Klar (1996) uvádí, že existuje spojitost lateralit pohybu s genetickými predispozicemi jedince.

Víry jednoznačně souvisí s pohybem koně a jednotlivým využíváním a zatěžováním svalů, Murphy (2007) zjistil souvislost umístění vírů s lateralitou pohybu koně. Každý kůň je na jednu stranu ohebnější. Tuto křivost lze pozorovat ze směru vírů v srsti. Dále byl zjištěn jednoznačný vztah mezi pohlavím a lateralitou. Levá strana byla preferována samci. Klisny naopak upřednostňovaly pohyb na pravou stranu (Murphy et al., 2005). Další průzkum proběhl na 219 koních s čelním vírem. Z čehož bylo 125 hřebců / valachů a 94 kobyl ve věku od 4 do 6 let. Výsledkem bylo, že koně s lepším pohybem na pravou ruku měli čelní vír po směru hodinových ručiček. Koně lépe prostupní na levou ruku měli vír proti směru hodinových ručiček (Murphy, 2007). Dle výsledků se autoři domnívají, že preference stran při pohybu jsou předem geneticky stanovené, ale mohou být i podpořené způsobem výcviku koně (Murphy et al., 2005). Široce studovanou oblastí je lateralizace mozkových hemisfér a příslušných funkcí, která může mít vliv na lateralizaci pohybu (Vallortigara et Rogers, 2005).

Ve studii Savin et Randle (2011) využili pedometru, kterým měřili u 22 koní preference směru pohybů. Ze skupiny koní mělo 9 čelní vír po směru a 13 proti směru hodinových ručiček. Výsledkem bylo zjištění, že skupina koní preferuje více pohyb na levou stranu. Koně s čelním vírem po směru hodinových ručiček prokazovali celkově větší míru pohybu.

McGreevy et Thomson (2006) objevili u odlišných typů plemen rozdílnost v preferované straně pohybu. U Anglického plnokrevníka a Amerického klusáka levostrannou preferenci pohybu, ale u plemene Quarter Horse preference objevena nebyla.

3.5.6 Vliv zbarvení na zdraví koní

Zbarvení a jeho vliv na organismus byl pozorován hlavně ve vztahu ke zdraví koní. Pleiotropní efekty vznikající v důsledku mutací genů zbarvení, mají vliv na zdraví i délku života (Riesmann et Ludwig, 2013). Některé z nich způsobují vážná onemocnění. V případě chronických onemocnění koní můžeme pozorovat i změny a přesuny chlupových vírů do určitých oblastí těla (Murphy, 2007)

3.5.6.1 Letální syndrom bílých hříbat (LWFS)

McCabe et al. (1990) identifikoval první z pleiotropních efektů letální syndrom bílých hříbat. Syndrom je autozomálně recesivním onemocněním. Vyskytuje se pouze u homozygotních jedinců s genem EDNRB. Heterozygoti mohou být přenašeči. Syndrom je spojován se zbarvením overo, které se projevuje u homozygotů (Bowling et Ruvinsky, 2000).

Homozygotní hříbata se rodí s celistvě bílou srstí a růžovou nepigmentovanou kůží (Metallinos, 1998). Dle Hultgren (1982) hříbata trpí střevní aganglionozou, dochází tak k nedostatečné inervaci tkání střeva. Hříbata nejsou schopna vylučovat, vznikají střevní blokády a rozvíjí se u nich akutní kolika. Hříbě následkem umírá do 48 hodin od porodu (Metallinos, 1998). Studie Magdesian et al. (2009) uvádějí, že hříbata s LWFS byla i hluchá. Není prozatím nalezena účinná léčba, proto se hříbata nechávají uspat. Onemocnění se nejvíce vyskytuje u plemene Appaloosa u linie frame overo.

3.5.6.2 Levandulový syndrom hříbat (LPS)

Levandulový syndrom hříbat (LPS) byl syndrom popsán jako velmi světle zbarvená srst hříbat, která umírají brzy po narození. Srst hříbat může být od bledě šedé po světle ryzé barvy. Projevuje se křečí svalů, hyper extenzí hlavy a krku, neúčelným pohybem očí a zvláštním pohybem nohou - pádlováním (Bowling et al., 1996). Syndrom je letální v recesivním zastoupení alel.

Přenos a transport pigmentů ovlivňují geny RAB27A, MYO5A A MLPH. Přemístění melanosomu uvnitř melanocyty předurčuje činnost této skupina genů. V případě mutací genů vzniká Levandulový syndrom. Při vzájemném působení genu KIT vzniká zbarvení tobiano a roan. Důsledkem zbarvení tobiano dochází k úmrtí plodu již v děloze (Brook et al., 2010).

3.5.6.3 Kožní léze

S bílým zbarvením srsti koní je spjata větší citlivost kůže, která vede k výskytu zhoubných rakovin kůže (Pielberg et al., 2008). Johnson (1998) zjistil, že u koní s šedou barvou srsti, tedy vybělující běloušů, byl prokázán až 80% výskyt melanomů v kůži. Sundstrom et al. (2012) uvádějí, že výskyt melanomů je častější po 15. roku věku zvířete.

Melanomy vznikají v důsledku mutace genu *SXT17*, přesněji duplikací intronu genu *STX17* (Pielberg et al., 2008). Proliferace melanocytů v kůži koní je zdrojem pro vývoj melanomů. Melanocyty v chlupovém váčku hyper proliferují a vyčerpávají kmenové buňky. Melanomy se objevují v tmavě pigmentovaných nodulech nepigmentované kůže. Nejčastěji v oblastech pysků, kolem očí, na spodní straně ocasu, v okolí řitního otvoru a genitálií (Seltenhammer et al., 2004). Melanomy jsou často spojovány s procesem vybělování (Sundstrom et al., 2012). Redukce pigmentace u běloušů a přechod k bílému zbarvení je v rozmezí od 6 do 8 let (Bowling, 1996). Mnoho koní má později i metastáze v ledvinách, slezině, plicích, ale i v okolních krevních cévách (MacGillivray et al., 2002).

Kožní léze jsou spojené s barvou srsti cremello. Vznikají v důsledku silného působení slunečního záření na nepigmentovanou pokožku. Mutace probíhá na genu *SLC45A2* (Reismann et Ludwig, 2013).

3.5.6.4 Melanomy a *STX17*

Melanomy jsou často spojovány s procesem vybělování (Sundstrom et al., 2012). Johnson (1998) zjistil, že u koní s šedou barvou srsti, tedy vybělujících běloušů, byl prokázán až 80% výskyt melanomů v kůži. Sundstrom et al. (2012) uvádějí, že výskyt melanomů je častější po 15. roku věku zvířete.

Melanomy vznikají v důsledku mutace genu *SXT17*, přesněji duplikací intronu genu *STX17* (Pielberg et al., 2008). Proliferace melanocytů v kůži koní je zdrojem pro vývoj melanomů. Melanocyty v chlupovém váčku hyper proliferují a vyčerpávají kmenové buňky. Melanomy se objevují v tmavě pigmentovaných nodulech nepigmentované kůže. Nejčastěji v oblastech pysků, kolem očí, na spodní straně ocasu, v okolí řitního otvoru a genitálií (Seltenhammer et al., 2004). Mnoho koní má později i metastáze ledvinách, slezině, plicích, ale i v okolních krevních cévách (MacGillivray et al., 2002).

3.5.6.5 Zbarvení a termoregulace

Existuje potvrzený vztah mezi barvou srsti a termoregulací jedince. Různá zbarvené mají odlišné termoregulační vlastnosti. Absorbce a vylučování slunečních paprsků a tepla je rychlejší u tmavších zbarvení srsti (Cena et al., 1957). Tmavší barva přitahuje sluneční záření a je tak podporováno přehřívání (Caro, 2005). Výhodnější z pohledu termoregulace je pro

koně barva světlejší, jelikož má schopnost záření rozptylovat a tím nedochází k nárůstu vnitřní teploty těla (Caro, 2005). Ale je nevýhodná z důvodu možného přecitlivění kůže na sluneční a UV záření v souvislosti se vznikem kožních onemocnění (Pielberg et al., 2008).

4 Závěr

Práce shrnuje vědecké poznatky týkající se vývoje zbarvení a chlupových vírů v průběhu evoluce a domestikace, a dále souvislosti mezi jednotlivými typy zbarvení srsti (chlupových vírů) a chováním.

S rozvojem znalostí v oblasti genetiky byly objeveny pleiotropní efekty mající dopad na zdraví koní. Jednotlivé poruchy či defekty smyslových orgánů mohou mít za následek poruchy chování. Dosavadní studie vypovídají například o vztahu umístění chlupových vírů k temperamentu a vlastnostem koní, dále byla zjištěná korelace mezi chováním a zbarvením silver, overo a leopard. Naopak nebyla potvrzena hypotéza o souvislosti mezi ryzým zbarvením srsti a větší reaktivitou koní či vlivu genu grey na výkonnost koní.

Využití koní v rozdílném odvětví klade důraz na pohybové vlastnosti, obzvláště pak u koní sportovních či využívaných například pro hiporehabilitaci. Pomocným ukazatelem pohybových kvalit koní může být rozmístění chlupových vírů na těle koní. Dle mnohých autorů jsou chlupové víry indikátory mechaniky pohybu, laterality neboli stranové preference koní.

Souvislost mezi barvou srsti, chlupovými víry a chováním koní byla mnohými autory potvrzena, zatímco jinými naopak vyvrácena. A proto si toto téma podle mého názoru žádá další cílené vědecké studie.

5 Seznam literatury

Anderson, T. M., Von Holdt, B. M., Candille, S. I., Musiani, M., Greco, C., Stahler, D. R., Smith, D. W., Padhukasahasram, B., Randi, E., Leonard, J. A., Bustamante, C. D., Ostrander, E. A., Tang, H., Wayne, R. K., Barsh, G. S. 2009. Molecular and evolutionary history of melanism in North American gray wolves. *Science*. 323 (5919). 1339-1343.

Andersson, L. S., Axelsson, J., Dubielzig, R. R., Lindgren, G., Ekestén, B. 2011. Multiple congenital ocular anomalies in Icelandic horses. *BMC Veterinary Research*. 7 (1). 21.

Anthony, D. W. 2007. *The horse, the wheel, and language: how Bronze-Age riders from the Eurasian steppes shaped the modern world*. Princeton University Press. Princeton. p. 501. ISBN: 9780691058870.

Anthony, D. W., Brown, D. R. 2000. Eneolithic horse exploitation in the Eurasian steppes: diet, ritual and riding. *Antiquity*. 74 (283). 75-86.

Bellone, R. R., Brooks, S. A., Sandmeyer, L., Murphy, B. A., Forsyth, G., Archer, S., Bailey, E., Grahn, B. 2008. Differential gene expression of TRPM1, the potential cause of congenital stationary night blindness and coat spotting patterns (LP) in Appaloosa horse (*Equus caballus*). *Genetics*. 179 (4). 1861-1870.

Bowling, A. T. 2000. Genetics of Colour Variation. In: Bowling, A. T., Ruvinsky, A. (eds.). 2000. *The genetics of the horse*. CAB International. Wallingford. p. 53-70. ISBN: 0851994296.

Bowling, A. T., Ruvinsky, A. 2000. *The genetics of the horse*. CAB International. Wallingford. p. 531. ISBN: 0851994296.

Bowling, A. T. 1996. *Horse genetics*. CAB International. Wallingford. p. 224. ISBN: 0851991017.

Brooks, S. A., Bailey, E. 2005. Exon skipping the KIT gene causes a Sabino spotting pattern in horses. *Mammalian Genome*. 16 (11). 893-902.

- Brown, D. R., Anthony, D. 1998. Bit wear, horseback riding and the Botai site in Kazakstan. *Journal of Archaeological Science*. 25 (4). 331–347.
- Brunberg, E., Gille, S., Mikko, S., Lindgren, G., Keeling, L. J. 2013. Icelandic horses with the Silver coat colour show altered behaviour in a fear reaction test. *Applied Animal Behaviour Science*. 146 (1). 72-78.
- Caro, T. I. M. 2005. The adaptive significance of coloration in mammals. *BioScience*. 55 (2). 125-136.
- Cena, M., Czyszczek, W., Slomka, J. 1957. Studies on the influence of the color in horses on the absorption of sunrays. *Med Wet*. 6 (1). 261-264.
- Cieslak, M., Reissmann, M., Hofreiter, M., Ludwig, A. 2011. Colours of domestication. *Biological Reviews*. 86 (4). 885-899.
- Cieslak, M., Pruvost, M., Benecke, N., Hofreiter, M., Morales, A., Reissmann, M., Ludwig, A. 2010. Origin and history of mitochondrial DNA lineages in domestic horses. *PLoS One*. 5 (12). e15311.
- Clutton-Brock, J. 1999. *A natural history of domesticated mammals*. Cambridge University Press. Cambridge. p. 243. ISBN: 0521632471.
- Dalín, G., Magnusson, L. E., Thafvelin, B. C. 1985. Retrospective study of hindquarter asymmetry in Standardbred trotters and its correlation with performance. *Equine Veterinary Journal*. 17 (4). 292-296.
- Deesing, M. J., Grandin, T. 2014. Behaviour Genetics of the Horse (*Equus caballus*). In: Grandin, T., Deesing, M. J. (eds.). *Genetics and the Behavior of Domestic Animals*. Academic press. London. 237-290. ISBN: 9780123945860.
- Dušek, J., Misař, D., Müller, Z., Navrátil, J., Rajman, J., Tluchoř, V., Tlumov, P. 2011. *Chov koní*. Brázda. Praha. 400 s.. ISBN: 9788020903525.
- Evander, R. L. 1989. Phylogeny of the family Equidae. In: Prothero, D. R., Schoch, R. M. (eds.). *The Evolution of Perissodactyls*. Oxford University Press. Oxford. p. 109-127. ISBN: 0195060393.

- Ewart, S. L., Ramsey, D. T., Xu, J., Meyers, D. 2000. The horse homolog of congenital aniridia conforms to codominant inheritance. *Journal of Heredity*. 91 (2). 93-96.
- Feh, C., de Mazieres, J. 1993. Grooming at a preferred site reduces heart rate in horses. *Animal Behaviour*. 46 (6). 1191-1194.
- 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.
- Goodwin, D. 1999. The importance of ethology in understanding the behaviour of the horse. *Equine Veterinary Journal*. 31 (S28). 15-19.
- Górecka, A., Golonka, M., Chruszczewski, M., Jezierski, T. 2007. A note on behaviour and heart rate in horses differing in facial hair whorl. *Applied Animal Behaviour Science*. 105 (1). 244-248.
- Grahn, B. H., Pinard, C., Archer, S., Belone, R., Forsyth, G., Sandmeyer, L. S. 2008. Congenital ocular anomalies in purebred and crossbred Rocky and Kentucky Mountain horse in Canada. *The Canadian Veterinary Journal*. 49 (7). 675-681.
- Grandin, T., Deesing, M. J., Struthers, J. J., Swinker, A. M. 1995. Cattle with hair whorl patterns above eyes are more behaviorally agitated during restraint. *Applied Animal Behaviour Science*. 46 (1). 117-123.
- Groves, C. P., Ryder, O. A. 2000. Systematics and Phylogeny of the Horse. In: Bowling, A. T., Ruvinsky, A. 2000. *The genetics of the horse*. CAB International. Wallingford. p. 1-24. ISBN: 0851994296.
- Guthrie, R. D. 2006. New carbon dates link climatic change with human colonization and Pleistocene extinctions. *Nature*. 441 (7090). 207-209.
- Haase, B., Broks, S. A., Schlumbaum, A., Azor, P. J., Bailey, E., Alaeddine, F., Mevissen, M., Burger, D., Poncet, P. A., Reider, S., Leeb, T. 2007. Allelic heterogeneity at the equine KIT locus in dominant white (W) horses. *PloS Genetics*. 3 (11). e195.
- Harkey, M. R. 1993. Anatomy and physiology of hair. *Forensic Science International*. 63 (1). 9-18.

- Hauswirth, R., Haase, B., Blatter, M., Brooks, S. A., Burger, D., Drogemuller, C., Gerber, V., Henke, D., Janda, J., Jude, R., Magdesian, K. G., Matthews, J. M., Poncet, P., Svansson, V., Tozaki, T., Wilkinson-White, L., Penedo, M. C., Rieder, S., Leeb, T. 2012. Mutations in MITF and PAX3 cause “splashed white” and other white spotting phenotypes in horses. *PLoS Genetics*. 8 (4). e1002653.
- Heráň, I. 1976. *Animal Coloration: The nature and purpose of colours in vertebrate*. Hamlyn. London. p. 158. ISBN: 0600303039.
- Hofreiter, M. 2013. Genetics basis and evolutionary causes of color variation in vertebrates. *Seminars in Cell & Developmental Biology*. 24 (6-7). 515.
- Horstadius, S. 1950. *The Neural Crest: Its properties and derivatives in the light of experimental research*. Oxford University Press. London. p. 111. ISBN: neuvedeno.
- Horváth, G., Blaho, M., Kriska, G., Hegedus, R., Geric, B., Farkas, R., Akesson, S. 2010. An unexpected advantage of fitness in horses: the most horsefly- proof horse has a depolarizing white coat. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 277 (1688). 1643-1650.
- Hultgren, B. D. 1982. Ileocolonic aganglionosis in white progeny of overo spotted horse. *Journal of the American Veterinary Medical Association*. 180 (3). 289-292.
- Johnson, P. J. 1998. Dermatologic tumors (excluding sarcoids). *Veterinary Clinics of North America. Equine Practice*. 14 (3). 643-658.
- Kavar, T., Dovč, P. 2008. Domestication of the horse: Genetic relationships between domestic and wild horses. *Livestock Science*. 116 (1). 1-14.
- Klar, A. J. S. 1996. A single locus, RGHT, specifies preference for hand utilisation in humans. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. Cold Spring Harbor Laboratory Press. 61 (1). 59-65.
- Klement, J. 1998. Odhad vlastností koní podle utváření chlupových virů. *Jezdectví*. 46 (5). 23.
- Komáromy, A. M., Rowlan, J. S., La Croix, N. C., Mangan, B. G. 2011. Equine multiple congenital ocular anomalies (MCOA) syndrome in PMEL17 (Silver) mutant ponies: five cases. *Veterinary ophthalmology*. 14 (5). 313-320.

- Lau A. N., Peng L., Goto H., Chemnick L., Ryder O. A., Makova K. 2009. Horse domestication and conservation genetics of the Przewalski's horse inferred from sex chromosomal and autosomal sequences. *Molecular Biology and Evolution*. 26 (1). 199-208.
- Leme, D. P., Parsekian, A. B. H., Kanaan, V., & Hötzel, M. J. 2014. Management, health, and abnormal behaviors of horses: A survey in small equestrian centers in Brazil. *Journal of Veterinary Behavior: Clinical Applications and Research*. 9 (3). 114-118.
- Levine, M. A. 2005. Domestication and early history of the horse. In: Mills, D. M., McDonnell, S. M. (eds.). *The Domestic Horse: The Origins, Development, and Management of Its Behaviour*. Cambridge University Press. Cambridge. p. 5-22. ISBN: 0521814146.
- Lloyd, A. S., Martin, J. E., Bornett-Gauci, H. L. I., Wilkinson, R. G. 2008. Horse personality: Variation between breeds. *Applied Animal Behaviour Science*. 112 (3). 369-383.
- Lindgren, G., Backstrom, N., Swinburne, J., Hellborg, L., Einarsson, A., Sandberg, K., Cothran, G., Vila, C., Binns, M., Ellegren, H. 2004. Limited number of patrilineal lines in horse domestication. *Nature Genetics*. 36 (4). 335-336.
- Linklater, W. L., Cameron, E. Z., Stafford, K. J., Veltman, C. J. 2000. Social and spatial structure and range use by Kaimanawa wild horses (*Equus caballus*: Equidae). *New Zealand Journal of Ecology*. 24 (2) 139-152.
- Liu, G., Shafer, A. B., Zimmermann, W., Hu, D., Wang, W., Chu, H., Cao, J., Zhao, C. 2014. Evaluating the reintroduction project of Przewalski's horse in China using genetic and pedigree data. *Biological Conservation*. 171 (1). 288-298.
- Locke, M., Ruth, L. S., Millon, L., V., Penedo, M. C. T., Murray, J., D. Bowling, A. T. 2001. The cream dilution gene, responsible for the palomino and buckskin coat colours, maps to horse chromosome 21. *Animal Genetics*. 32 (6). 340-343.
- Ludwig, A., Pruvost, M., Bellone, R., Benecke, N., Sandoval-Castellanos, E., Morales-Muiz, A., O'Connor, T., Reissmann, M., Hofreiter, M. 2012. Reply to Bar-Oz and Lev-Yadun: Horse colors in time and space. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 109 (20). E1213.

- Ludwig, A., Pruvost, M., Reismann, 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 the horse domestication. *Science*. 324 (5926). 485.
- MacFadden, B. J. 1994. *Fossil horses: systematics, paleobiology, and evolution of the family Equidae*. Cambridge University Press. Cambridge. p. 371. ISBN: 0521340411.
- MacGillivray, K. C., Sweeney, R. W., Del Piero, F. 2002. Metastatic melanoma in horses. *Journal of Veterinary Internal Medicine*. 16 (4). 452-456.
- Magdesian, K. G., Williams, D. C., Aleman, M., Lecouteur, R. A., Madigan, J. E. 2009. Evaluation of deafness in American Paint Horses by phenotype, brainstem auditory-evoked responses, and endothelin receptor B genotype. *Journal of the American Veterinary Medical Association*. 235 (10). 1204-1211.
- Mair, T., Lane, G. 1990. Headshaking in horse. *In Practice*. 12 (5). 183-186.
- Marklund, L., Moller, M. J., Sandberg, K., Andersson, L. 1996. A missense mutation in the gene formelanocyte-stimulating hormone receptor (MC1R) is associated with the chestnut coat color in horses. *Mammalian Genome*. 7 (12). 895-899.
- McCabe, L., Griffin, L. D., Kinzer, A., Chandler, M., Beckwith, J. B., McCabe, R. B. 1990. Overo lethal white foal syndrome: equine model of aganglionic megacolon (Hirschsprung disease). *American Journal of Medical Genetics*. 36 (3). 336-340.
- McGreevy, P. D., McLean, A. N. 2007. Roles of learning theory and ethology in equitation. *Journal of Veterinary Behavior: Clinical Applications and Research*. 2 (4). 108-118.
- McGreevy, P. D., Thomson, P. C. 2006. Differences in motor laterality between breeds of performance horse. *Applied Animal Behaviour Science*. 99 (1). 183-190.
- Metallinos, D. L., Bowling, A. T., Rine, J. 1998. A missense mutation in the endothelin-B receptor gene is associated with Lethal White Foal Syndrome: an equine version of Hirschsprung disease. *Mammalian Genome*. 9 (6). 426-431.
- Mills, D. S., McDonnell, S. M. (eds.). 2005. *The domestic horse: The Origins, Development and Management of its Behaviour*. Cambridge University Press. Cambridge. p. 251. ISBN: 0521814146.

- Mills, D. S., Alston, R. D., Rogers, V., Longford, N. T. 2002. Factors associated with the prevalence of stereotypic behaviour amongst Thoroughbred horses passing through auctioneer sales. *Applied animal behaviour science*. 78 (2). 115-124.
- Murphy, J., Sutherland, A., Arkins, S. 2005. Idiosyncratic motor laterality in the horse. *Applied Animal Behaviour Science*. 91 (3). 297-310.
- Murphy, J., Arkins, S. 2007. Equine learning behaviour. *Behavioural Processes*. 76 (1). 1-13.
- Němec, T. 1981. Možnosti a problémy mezinárodní identifikace koní. *Studijní informace o chovu koní*, č. 8. Výzkumná stanice pro chov koní Slatiňany. 35–53 s.
- Nischler, C., Michael, R., Wintersteller, C., Marvan, P., van Rijn, L. J., Coppens, J. E., van den Berg, T. J. T. P., Emesz, M., Grabner, G. 2013. Iris color and visual functions. *Graefe's archive for clinical and experimental ophthalmology = Albrecht von Graefes Archiv für klinische und experimentelle Ophthalmologie*. 251(1). 195-202.
- 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 Presses of California. Princeton. p. 245-269. ISBN: 9780520246386.
- Orlando L., Ginolhac A., Zhang G., Froese D., Albrechtsen A., Stiller M., Schubert M., Cappellini E., Petersen B., Moltke I., Johnson P. L., Fumagalli M., Vilstrup J. T., Raghavan M., Korneliussen T., Malaspina A. S., Vogt J., Szklarczyk D., Kelstrup C. D., Vinther J., Dolocan A., Stenderup J., Velazquez A. M., 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., Ryder O., Andersson L., Mundy J., Krogh A., Gilbert M. T., Kjær K., Sicheritz-Ponten T., Jensen L. J., Olsen J. V., Hofreiter M., Nielsen R., Shapiro B., Wang J., Willerslev E. 2013. Recalibrating Equus evolution using the genome sequence of an early Middle Pleistocene horse. *Nature*. 499 (7456). 74-78.
- 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.

- Pielberg, G. R., Golovko, A., Sundstrom, E., Curik, I., Lennartsson, J., Seltenhammer, M. H., Druml, T., Binns, M., Fitzsimmons, C., Lindgren, G., Sandberg, K., Baumung, R., Vetterlein, M., Strömberg, S., Grabherr, M., Wade, C., Lindblad-Toh, K., Pontén, F., Heldin, C. H., Sölkner, J., Andersson, L. 2008. A cis-acting regulatory mutation causes premature hair graying and susceptibility to melanoma in the horse. *Nature Genetics*. 40 (8). 1004-1009.
- Pilliner, S., Davies, Z. 1996. *Equine science, health and performance*. Blackwell Publishing Ltd. Oxford. p. 304. ISBN: 0632039132.
- Pla, P., Larue, L. 2003. Involvement of endothelin receptors in normal and pathological development of neural crest cells. *International Journal of Development Biology*. 47 (5). 315-325.
- Plomin, R. 1990. The role of inheritance in behavior. *Science*. 248 (4952). 183-188.
- Plonka, P. M., Passeron, T., Brenner, M., Tobin, D. J., Shibahara, S., Thomas, A., Schallreuter, K. 2009. What are melanocytes really doing all day long...? *Experimental Dermatology*. 18 (9). 799-819.
- Prothero, D. R., Schuch, R. M. 1989. Classification of the Perissodactyla summary and synthesis. In: Prothero, D. R., Schuch, R. M. (eds.). *The Evolution of Perissodactyls*. Oxford University Press. Oxford. p. 530-537. ISBN: 0195060393.
- Prothero, D. R., Shubin, N. 1989. The evolution of Oligocene horses. In: Prothero, D. R., Schuch, R. M. (eds.). *The Evolution of Perissodactyls*. Oxford University Press. Oxford. p. 142-175. ISBN: 0195060393.
- Pruvost, M., Bellone, R., Benecke, N., Sandoval-Castellanos, E., Cieslak, M., Kuznetsova, T., 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.
- Randall, V. A. 2007. Hormonal regulation of hair follicles exhibits a biological paradox. *Seminars in cell & developmental biology*. 18 (2). 274-285.

- Rebhun, W. C., Loew, E. R., Riis, R. C., Laratta, L. J. 1984. Clinical manifestations of night blindness in the Appaloosa horse. *The Compendium on Continuing Education of the Practising Veterinarian*. 6 (1). S103-S106.
- Reissmann, M., Ludwig, A. 2013. Pleiotropic effects of coat colour-associated mutations in humans, mice and other mammals. *Seminars in Cell & Developmental Biology*. 24 (6). 576-586.
- Russell, N. 2002. The Wild Side of Animal Domestication. *Society Animals*. 10 (3). 285-302.
- Sandmeyer, L. S., Breaux, C. B., Archer, S., Grahn, B. H. 2007. Clinical and electroretinographic characteristics of congenital stationary night blindness in Appaloosa and the association with the leopard complex. *Veterinary Ophthalmology*. 10 (6). 368-375.
- Saslow, C. A. 2002. Understanding the perceptual world of horses. *Applied Animal Behaviour Science*. 78 (2). 209-224.
- Savin, H., Randle, H. 2011. The relationship between facial whorl characteristics and laterality exhibited in horses. *Journal of Veterinary Behaviour: Clinical Applications and Research*. 6 (5). 295-296.
- Searle, A. G. 1968. *Comparative Genetics of Coat Colour in Mammals*. Logos Press. London. p. 308. ISBN: 19680103237.
- Seltenhammer, M. H., Heere-Ress, E., Brandt, S., Druml, T., Jansen, B., Pehamberg, H., Niebauer, G. W. 2004. Comparative histopathology of grey-horse-melanoma and human malignant melanoma. *Pigment Cell Research*. 17 (6). 674-681.
- Schurink, A., Arts, D. J. G., Ducro, B. J. 2012. Genetic diversity in the Dutch harness horse population using pedigree analysis. *Livestock Science*. 143 (2). 270-277.
- Sponenberg, D. P., Archer, S., Bellone, R. R. 2009. Patterns of white with symmetric white patches: The leopard complex. In: Sponenberg, D. P. (ed.). *Equine Color Genetics*. Iowa State University Press. p. 296. ISBN: 0813829054.
- Sponenberg, D. P. 2003. *Equine color genetics*. Iowa State University Press. p. 216. ISBN: 0813829054.

- Sponenberg, D. P., Weise, E M. C. 1997. Dominant black in horses. *Genetics Selection Evolution*. 29 (4). 405-408.
- Sponenberg, D. P., Bowling, A. T. 1996. Champagne, a dominant color mutation of horses. *Genetics Selection Evolution*. 28 (5). 457-462.
- Stachurska, A., Pieta, M., Lojek, J., Szulowska, J. 2006. Performance in racehorses of various colours. *Livestock Science*. 106 (2). 282-286.
- Stenn, K. S., Paus, R. 2001. Controls of hair follicle cycling. *Physiological Reviews*. 81 (1). 449-494.
- Strain, G. M. 1999. Congenital deafness and its recognition. *The Veterinary Clinics of North America Small Animal Practice*. 29 (4). 895-907.
- Sundström, E., Imsland, F., Mikko, S., Wade, C., Sigurdsson, S., Pielberg, G. R., Golovko, A., Curik, I., Seltenhammer, M. F., Sölkner, J., Lindblad-Toh, K., Andersson, L. 2012. Copy number expansion of the STX17 duplication in melanoma tissue from Grey horses. *BMC genomics*. 13 (1). 365.
- Svensson, E. M., Telldahl, Y., Sjöling, E., Sundkvist, A., Hulth, H., Sjøvold, T., Götherström, A. 2012. Coat colour and sex identification in horses from Iron Age Sweden. *Annals of Anatomy-Anatomischer Anzeiger*. 194 (1). 82-87.
- Taufer, S. Co skrývají chlupové víry. *iFauna [online]*. 2010. 01. 01. [cit. 2015-03-02]. Dostupné z <<http://www.ifauna.cz/kone/clanky/r/detail/241/co-skrývaji-chlupove-viry/>>.
- Thiruvankadan, A. K., Kandasamy, N., Panneerselvam, S. 2008. Coat color inheritance in horses. *Livestock Science*. 117 (2-3). 109-129.
- Thompson D.'A. W. 1917. On growth and form. *Nature*. 100 (1). 21-22.
- Tregear, R. T. 1965. Hair density, wind speed and heat loss in mammals. *Journal of Applied Physiology*. 20 (4). 796-801.
- Tresidder, J. 2011. *The Watkins Dictionary of Symbols*. Duncan Baird Publishers. London. p. 348. ISBN: 1780283571.

- Trut, L., Oskina, I., Kharlamova, A. 2009. Animal evolution during domestication: the domesticated fox as a model. *Bioessays*. 31 (3). 349-360.
- VanDierendonck, M. C., Spruijt, B. M. 2012. Coping in groups of domestic horses – Review from a social and neurobiological perspective. *Applied Animal Behaviour Science*. 138 (3). 194-202.
- Vallortigara, G., Rogers, L. J. 2005. Survival with an asymmetrical brain: advantages and disadvantages of cerebral lateralization. *Behavioural and Brain Sciences*. 28 (4). 575-589.
- 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.
- Wallner, B., Vogl, C., Shukla, P., Burgstaller, J. P., Druml, T., Brem, G. 2013. Identification of genetic variation on the horse y chromosome and the tracing of male founder lineages in modern breeds. *PloS one*. 8 (4). e60015.
- Wallner, B., Brem, G., Muller, M., Achmann, R. 2003. Fixed nukleotide differences on the Y chromosome indicate clear divergence between *Equus przewalskii* and *Equus caballus*. *Animal Genetics*. 34 (6). 453-456.
- Waring, H. G. 2003. *Horse Behaviour*. Noyes Publications / William Andrew Publishing. Norwich. p. 442. ISBN: 0815514840.
- Warmuth, V., Eriksson, A., Bower, M. A., Canon, J., Cothran, G. 2011. European domestic horses originated in two Holocene refugia. *PLoS ONE*. 6 (3). e18194.
- Widelitz, R. B., Baker, R. E., Plikus, M., Lin, C. M., Maini, P. K., Paus, R., Chuong, C. M. 2006. Distinct mechanisms underlie pattern formation in the skin and skin appendages. *Birth Defects Research Part C: Embryo Today: Reviews*. 78 (3). 280-291.
- Wu, X., Bowers, B., Rao, K., Wei, Q., Hammer III, J. A. 1998. Visualization of melanosome dynamics within wild-type and dilute melanocytes suggests a paradigm for myosin V function in vivo. *Journal Cell Biology*. 143 (7). 1899-1918.
- Xu, X., Arnanson, U. 1994. The complete mitochondrial DNA sequence of the horse, *Equus caballus*: extensive heteroplasmy of the control region. *Gene*. 148 (2). 357-362.

Zeigler, D. 2014. *Evolution: Components and Mechanisms*. Academic Press. p. 206. ISBN: 0128004177.