

Vývojové vztahy mezi paroháči

1. Úvod a muntžaci

Jelenovití (*Cervidae*) představují na čtyřech kontinentech (v Evropě, Asii, Severní i Jižní Americe) druhově i početně nejbohatší skupinu sudokopytníků a velkých býložravců obecně. Jejich dominantním, výrazným a jedinečným znakem je přítomnost parohů u dospělých samců (až na řídké výjimky). Ačkoli patří mezi klíčové druhy pro lesníky a myslivce, v zoologických zahradách zůstávají zcela na okraji zájmu nejen mezi návštěvníky, ale také zaměstnanci. Cílem tohoto textu je proto shrnutí nejnovějších vědeckých poznatků ukazujících vývoj jednotlivých druhů v rámci této čeledi, která je druhou nejbohatší skupinou kopytníků – po turovitých (*Bovidae*).

Postavení jelenovitých v rámci savců

Systém vnitřního členění savců prodělal na počátku 21. stol. poměrně výrazné změny. Jejich jemným paradoxem je skutečnost, že drtivá většina klasických řádů placentálních savců (16 z 18) zůstala zachována. Jedním ze dvou řádů, které zanikly, jsou však sudokopytníci (*Artiodactyla*), kam náleželi mimo jiné právě jelenovití. K sudokopytníkům totiž přibyly kytovci (*Cetacea*; delfíni a jiní ozubení i velryby a další koticovci) a celý nově chápaný řád dostal název *Cetartiodactyla*. Postavení sudokopytníků v tomto širším slova smyslu je potom následující: jejich nejbližšími příbuznými jsou lichokopytníci (*Perissodactyla*), šelmy (*Carnivora*) a luskouni (*Pholidota*). S nimi a spolu s letouny (*Chiroptera*) a větší částí hmyzožravců (*Eulipotyphla*) tvoří skupinu *Laurasiatheria*. Z výše uvedeného vyplývá, že jelenům jsou vývojově bližší velryby než např. lvi nebo koně. Nicméně lvi a koně jsou jelenům blíže než lidé či myš. Všichni tito živočichové pak k sobě mají vývojově blíže než ke slonům.

Polici jelenovitých v rámci sudokopytníků (*Cetartiodactyla*) ukazuje obr. 2. Z něho vyplývá, že jelenovitým jsou jednoznačně nejbližší kabarovití (*Moschidae*; kteří byli dlouho považováni za podčeled jelenovitých) a turovití (*Bovidae*). O tom, která z těchto dvou skupin je blíže jelenovitým, se dodnes vedou spory.

Trochu historie a názvosloví

Jelenovití představují vývojově mladou skupinu kopytníků. Pocházejí z miocénu a nejstarší známé nálezy se odhadují na 20–25 milionů let (jednotlivá data se liší podle použité metodiky). S největší pravděpodobností obývali tropické oblasti Střední Asie. Mezi nejstarší známé parohaté příslušníky čeledi patří *Dicrocerus elegans* a *Heteroprox* (odhad jejich stáří je 17 milionů let) a muntžákům podobný (nikoli však blíže příbuzný) *Euprox furcatus* (16 milionů let).

České názvosloví jelenovitých prošlo kompletní revizí a v r. 2011 bylo publikováno v časopise *Lynx*. Jména použitá v našem seriálu jsou zcela shodná s tímto novým názvoslovím.

Vnitřní členění jelenovitých

Následující pojetí se zakládá na mnoha studiích, kde byly použity buď morfologické (porovnávání a měření vzhledu – zejména kostí, zubů a paroží) a karyologické (přičemž původní počet chromozomů u jelenovitých $2n = 70$) znaky, nebo případně i analýzy vybraných sekvencí mitochondriální DNA (mtDNA). Mimoto byly již částečně zveřejněny (a v tomto přehledu zohledněny) také údaje porovnávající jadernou DNA (konkrétně geny kódující k–kasein, α LAlb a proteinkinázu C iota).

Před výčtem jednotlivých taxonomických skupin a druhů je třeba zmínit zvláštní problém, kterému čelí právě jelenovití.

Tím je skutečnost, že člověk od starověku mnohé druhy převážel a vysazoval je daleko od míst původního výskytu. Kvůli tomu je řada druhů i poddruhů sporných a zůstává otázkou, zda v některých případech nejde pouze o mezidruhové křížence.

Základní dělení jelenovitých na dvě podčeledi – jeleny (*Cervinae* nebo též *Plesiommetacarpalia*) a jelence (*Capreolinae* neboli *Telemetacarpalia*) navrhl V. Brooke již v r. 1878. Pro jeleny je charakteristické zachování proximálních (tedy tělu bližších) částí 2. a 5. záprstních kostí (karpu). Naproti tomu jelenci mají zachovány pouze části distální (tělu vzdálenější). K překvapení zúčastněných vědců moderní studie na základě molekulárních metod toto tradiční dělení ve všech případech potvrdily (obr. 3). Zajímavostí při porovnávání uvedených dvou skupin bylo zjištění, že druhy patřící mezi *Plesiommetacarpalia* mají výrazně větší pohlavní dvojitvárnost než ty, které náležejí k *Telemetacarpalia*.

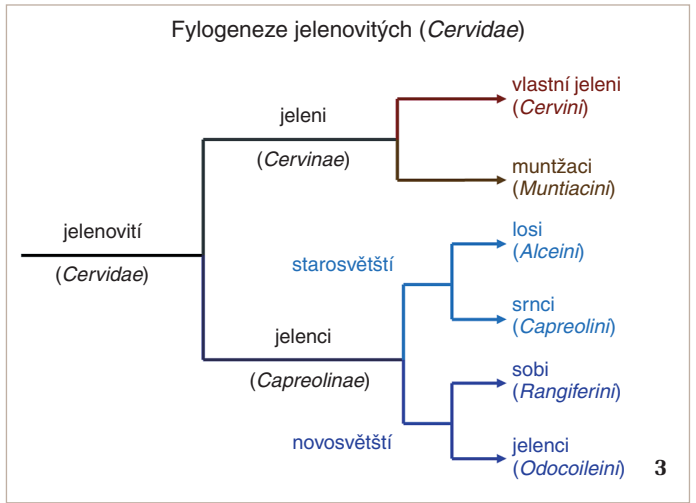
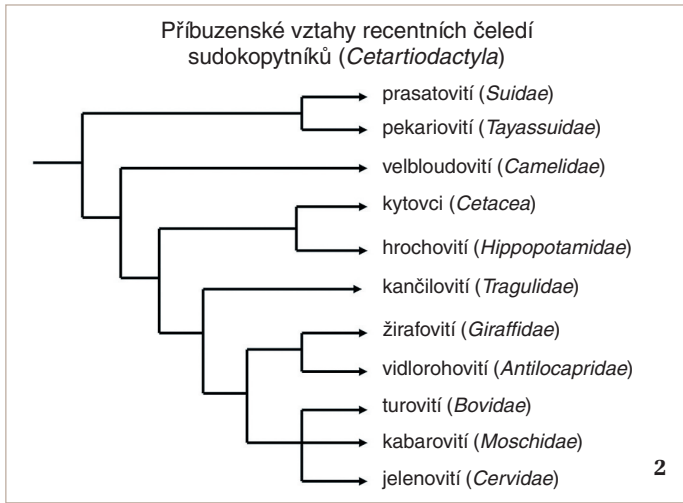
Králové lesů starosvětských

(*Cervinae* neboli *Plesiommetacarpalia*)

Příslušníci podčeledi jelenů žili původně pouze v Asii a Evropě (a možná i v severní Africe, kde byli jeleni známi, ale není jisté, zda jsou původní), a druhotně pronikli skrze jeden druh (wapiti – *Cervus canadensis*) do Severní Ameriky. Všichni samci mají parohe, které samicím vždy chybějí. V současné době se vědci domnívají, že předek jelenů a muntžáků obýval zřejmě jižní nebo jihovýchodní Asii, kde běhal v tropické otevřené krajině, disponoval slabšími špičkami, než jaké lze vidět u dnešních muntžáků, rodil výrazně skvrnitě kolouchy a nebyl pohlavně dimorfní. Do oblastí mírného pásu se tato skupina dostala zřejmě několikrát.

Plesiommetacarpalia se dále dělí na dva jednoznačně charakterizované triby – vlastní jeleny (*Cervini*) a muntžaky (*Muntiacini*). Jeleni žijí ve stádech, mají větvené parože a nemají viditelný špičák. Naproti tomu muntžaci se v přírodě pohybují osamocně (soliterně), samci mají parůžky malé, větvené nejvýše jednou, a viditelný špičák. Oba triby se od sebe oddělily před 7–8 miliony let.





1 Muntžak malý (*Muntiacus reevesi*) z jižní Číny je nejčastěji chovaným muntžákem v evropských a amerických zoologických zahradách a byl vysazen i na Britských ostrovech. Na obr. mladá samice v Zoo Ústí nad Labem

2 Příbuzenské vztahy recentních čeledí sudokopytníků zahrnujících i kytovce – nově společný řád *Cetartiodactyla*.

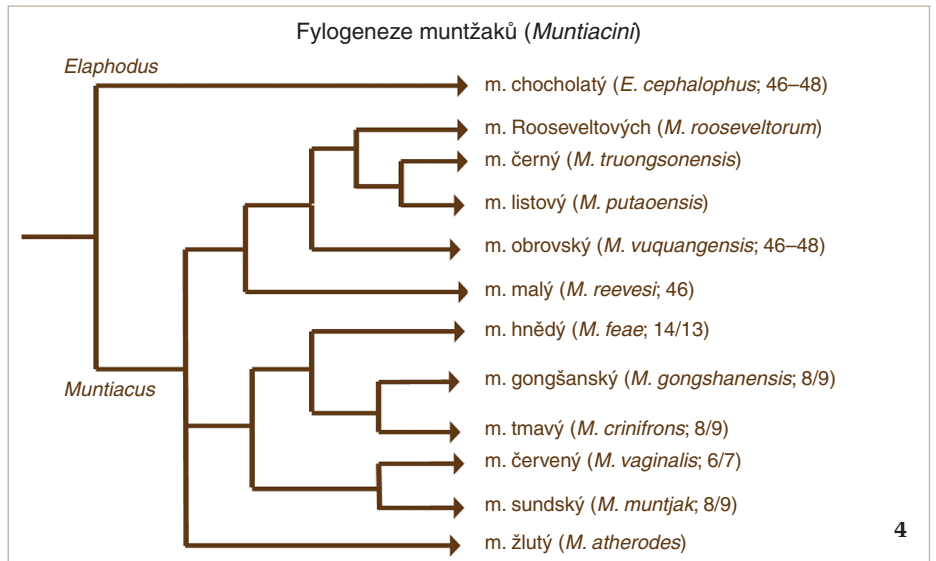
Schéma představuje konsenzus založený na řadě studií využívajících porovnání morfologických i molekulárních znaků. Jak z něj vyplývá, jelenovitým jsou nejbližší kabarovití (*Moschidae*) a turovití (*Bovidae*). U tohoto i následujících obr. platí, že délky úseček neodpovídají časové ose.

3 Fylogeneze recentních jelenovitých (*Cervidae*) k úrovni tribů sestavená podle původních vědeckých prací z posledních 20 let

4 Fylogeneze většiny recentních druhů muntžáků (*Muntiacini*). Číslo v závorce udává počty chromozomů (samice/samec) u těch druhů, kde je jejich počet znám.

5 Samec muntžáka malého

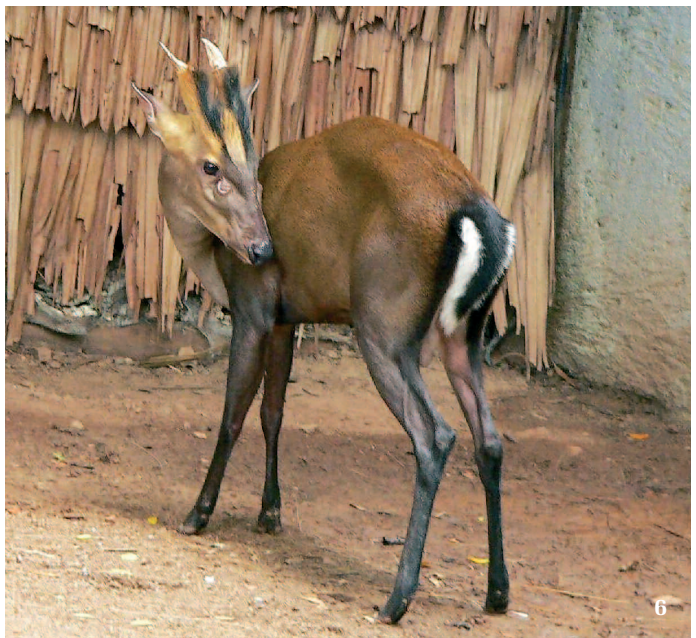
6 Muntžak hnědý (*M. feae*) se vzácně vyskytuje v horách na pomezí Thajska, Barmy a Laosu. Velmi zřídka ho najdeme v zoologických zahradách – podle mezinárodní databáze ISIS nyní žije pouze ve dvou zoo v Thajsku. Foto P. Čolas



Skryté bohatství lesů Orientu: muntžáci
Tito malí až středně velcí jeleni mají velmi jednoduché parůžky (u některých druhů nevětvené), výrazné pučnice (výběžky, z nichž vyrůstají parohy) a silné obličejové žlázy. Jejich areálem je téměř výhradně orientální zoogeografická oblast, konkrétně od východního Pákistánu a západní Indie po jižní Čínu, Indočínu a Sundské ostrovy (nejvýchodněji Bali v Indonésii).

V některých pohořích Barmy (Myanmaru) a mezi Laosem a Vietnamem (Annamské pohoří) se vyskytují i čtyři druhy souběžně (sympatricky).

Současné druhy náležejí do dvou rodů: *Muntiacus* (10–13 druhů) a *Elaphodus* (jeden druh), avšak počty druhů v rámci rodu *Muntiacus* se podle názorů jednotlivých zoologů liší. Zejména ostrovní formy muntžáka červeného se občas označují





jako druhy muntžak sumaterský (*M. montanus*) a m. sundský (*M. muntjak*), přičemž kontinentální druh má v tomto pojetí název *M. vaginalis*. Je zajímavé, že téměř polovina z muntžaků (*M. atherodes*, *M. gongshanensis*, *M. puhoatensis*, *M. putaensis*, *M. truongsongensis*, *M. vuquangensis*) byla popsána až po r. 1980. Předpokládáné vzájemné vývojové vztahy jednotlivých druhů, založené zejména na porovnávání mitochondriálního cytochromu *b*, znázorňuje obr. 4.

Muntžak chocholatý (*Elaphodus cephalophus*, obr. na 1. str. obálky) se od rodu *Muntiacus* liší zejména krátkým čumákem (rostrem) a pučnicí, která je tak krátká, že nebývá při pozorování zvířete vidět, a naopak dlouhým slzníkem (předoční žlázou). Obývá ve čtyřech poddruzích východní Barmu a jihovýchodní Čínu (od Tibetu po Fu-t'ien).

Významnou zoologickou zajímavostí některých muntžaků je výrazná redukce počtu chromozomů dosahující krajnosti u muntžaka červeného (*M. vaginalis* – počet chromozomů $2n = 6$ u samic/7 u samců) a muntžaka tmavého (*M. crinifrons* – $2n = 8$ u samic/9 u samců). Tyto dva druhy mají dokonce nejnižší známé počty chromozomů v rámci dnes žijících savců. Naproti tomu muntžak malý (*M. reevesi*) i m. obrovský (*M. vuquangensis*) mají 46 chromozomů. Redukce počtu chromozomů je zřejmě dána jejich spojováním, takže druhy s nižším počtem nemají výrazně menší genetickou informaci. Navíc se muntžak červený s muntžakem malým kříží, přičemž první generace kříženců se vyznačuje 27 chromozomy. Rychlé spojování chromozomů patří k možným vysvětlením velké druhové pestrosti muntžaků, která vznikla v relativně krátké a nedávné době (kratší než 1 milion let) na poměrně malém území Indočíny. Odborně se takový vznik druhu na základě rychlých chromozomálních změn nazývá stazipatrická speciace. Konkrétní počty chromozomů pro jednotlivé druhy jsou uvedeny v obr. 4.

V našich zeměpisných šířkách se v zoologických zahradách nejčastěji chová a je tudíž i nejnámější muntžak malý (obr. 1 a 5) z jižní Číny, který byl zavlečen mimo

jiné na Britské ostrovy, kde žije po úniku z obory Woburn volně. Druhem s největším původním areálem sahajícím od západní Indie po jižní Thajsko je poměrně velký muntžak červený (obr. 8). Na tomto území vytváří řadu poddruhů, jejichž počet však podle pojetí různých autorů není stabilní. Jak jsme uvedli výše, poddruh ze Sundských ostrovů bývá někdy vyčleňován jako muntžak sundský (*M. muntjak*, obr. 7) – od muntžaka červeného se liší i počtem chromozomů.

V r. 1982 byl objeven a popsán muntžak žlutý (*M. atherodes*) obývající ostrov Borneo spolu s muntžakem sundským, od něhož se odlišuje zbarvením i tvarem největších parůžků. Ve Vietnamu byl v r. 1994 objeven a popsán největší z dosud známých druhů: muntžak obrovský. Původně se řadil do nového rodu *Megamuntiacus*, nicméně po čtyřech letech autoři jeho popisu přehodnotili svůj postoj a přičlenili ho do rodu *Muntiacus*. Krátce na to vyfotografoval významný americký zoolog G. B. Schaller v menažerii Lak Sao v Laosu zvláštního muntžaka považovaného za známého, ale vzácného muntžaka tmavého. Druhovému určení tohoto zvířete však v odborníkovi vzbudilo pochybnosti, které se ukázaly být oprávněné, jak potvrdily další nálezy i analýzy mtDNA. V r. 1997 tak byl popsán muntžak černý (*M. truongsongensis*). Ve stejné době byl popsán jemu blízký příbuzný muntžak puhoatský (*M. puhoatensis*), jehož druhový status je některými autory zpochybňován. O rok později následoval za pomoci mtDNA vyčleňený malý muntžak listový (*M. putaensis*) ze severní Barmy. Název listový pochází od místních lovců, protože se před nimi skrývá pod listy, vědecký název je pak odvozen od nejsevernějšího města Barmy – Putao (nejbližší město, u něhož byl tento muntžak poprvé odchycen). Zajímavá historie se pojí s dalším druhem: v r. 1929 ulovil v Laosu (tehdejší Francouzská Indočína) americký prezident Theodor Roosevelt muntžaka, kterého v r. 1932 zoolog W. H. Osgood popsal pod jménem muntžak Rooseveltových (*M. rooseveltorum*). Tento exemplář byl však na mnoho desítek let jediným přísluš-

7 Muntžaka sundského (*M. muntjak*) ze Sundských ostrovů řada odborných autorit slučuje s muntžakem červeným do jednoho druhu. V zoologických zahradách mimo svou domovinu se chová vzácně. Zoo Lok Kawi v Malajsi

8 Muntžak červený (*M. vaginalis*) má ze všech druhů rodu největší areál rozšíření zahrnující Přední i Zadní Indii a Srí Lanku. Po muntžakovi malém je druhým nejčastěji chovaným druhem v zoologických zahradách. Dospělý samec v indické Zoo Kalkata. Snímky J. Pluháčka, pokud není uvedeno jinak

níkem svého druhu, což většinu zoologů přivedlo k názoru, že jde spíše o muntžaka hnědého (*M. feae*) nebo malého. Muntžak Rooseveltových tak jako samostatný druh dlouho uznáván nebyl. Teprve nálezy tří dalších jedinců a následná studie mtDNA v r. 1999 ujasnila situaci a potvrdila správnost druhového statutu muntžaka Rooseveltových. Všechny tři uvedené druhy (muntžak hnědý, listový a Rooseveltových) představují menší zástupce rodu žijící v původních pralesích ve vyšších polohách.

Muntžáci se od vlastních jelenů (*Cervini*) liší i svým chováním. Jsou teritoriální a jedinci nemigrují na velké vzdálenosti. Možná jde o jeden z důvodů, proč je tato skupina, žijící v poměrně malé části světa, tak druhově bohatá.

S výjimkou muntžaků malého, červeného a chocholatého (kteří jsou také jako jediní chováni mimo jihovýchodní Asii) není o životě ostatních druhů téměř nic známo. Jelikož řada z nich byla popsána teprve nedávno, neexistuje často ani představa o jejich početnosti a celkovém rozšíření. Muntžáci tak mohou brzy znamenat poměrně vážný ochranný problém a založení populací v chovu (*ex situ*) by proto bylo velmi potřebné. V příští části se budeme věnovat vlastním jelenům (tribus *Cervini*).