

Systematika ovcí – stále poněkud nepřehledno

Pod slovem ovce si představíme zdánlivě dobře známé domácí zvíře, nebo některé jeho volně žijící příbuzné. Při bližším studiu systematiky rodu *Ovis* a původu ovce domácí jsme ale konfrontováni jednak s dynamicky se měnícími aktuálními názory, a jednak s řadou překonaných konceptů. Zjistili jsme také, že dosavadní hypotézy o původu ovce domácí jsou podloženy velmi nedostatečně. Naším článkem bychom proto chtěli přiblížit čtenářům současný pohled na tato „obyčejná“ zvířata.

Ovce v zoologickém systému

Podle tradiční linnéovské klasifikace patřily ovce do řádu sudokopytníků (*Artiodactyla*), podřád přežvýkavci (*Ruminantia*), čeleď turovití (*Bovidae*), podčeleď kozy a ovce (*Caprinae*) a tribus *Caprini*. Na základě analýz DNA zmíněná podčeleď přestala existovat, neboť turovití byli rozděleni pouze do dvou podčeledí – tuří (*Bovinae*) a antilopy (*Antilopinae*), přičemž kozy a ovce přešly k antilopám (Groves a kol. 2011). Tribus *Caprini* kromě rodů ovce (*Ovis*) a koza, resp. kozorožec (*Capra*) zahrnuje nově mimo jiné i kamzíky (*Rupicapra*), paovce (*Ammotragus*), ale i různé druhy tahrů, goralů, takiny, pižmoně a některé další kopytníky, zřejmě včetně tibetské pozoruhodné „antilopy“ orongo (*Pantholops*). Sudokopytníci tvoří monofyletickou (přirozenou, odvozenou z jednoho předka) skupinu s kytovci (*Cetacea*), s nimiž proto bývají nově oprávněně

zahrnováni do jediného řádu *Cetartiodactyla*.

Rod *Ovis* je evolučně velmi mladý se značnou variabilitou znaků a dosud probíhající speciací (vznikem druhů). Následkem tohoto procesu v přírodě existují hybridní populace, jednotlivé druhy se mohou vzájemně křížit a dávat plodné potomstvo. Vzhledem k nejasnosti, zda jde u některých taxonů o samostatné druhy, nebo pouhé poddruhy, se v minulosti v literatuře uváděl počet 1–7 druhů ovcí. Donedávna převládal názor o existenci pěti, popř. 6 druhů, v rámci nejnovější taxonomické revize (viz již zmiňovaný Groves a kol. 2011) však v souvislosti s přechodem na moderní fylogenetický koncept druhu navrhuji autoři povýšit řadu dřívějších poddruhů (subspecií) na samostatné druhy a jejich počet tak výrazně vzrostl na 20. Ne všichni zoologové však s tímto konceptem zcela souhlasí,

takže rozdílné pojetí druhů a poddruhů se může i nadále velmi lišit, a to nejen u ovcí (viz dále).

Rod *Ovis* se v současnosti štěpí do tří vývojových linií (obr. 4, tab. 1). Pachyceriformní (doslova tlustorohé) ovce zahrnují ovci tlustorohou (*O. canadensis*, viz obr. 2), ovci aljašskou (*O. dalli*, obr. 3) a sněžnou (*O. nivicola*). Do argaliformní evoluční linie nejnověji patří 9 druhů – argali altajský (*O. ammon*), a. mongolský (*O. darwini*, obr. 5), a. tibetský (*O. hodgsoni*), a. karatauský (*O. nigrimontana*), a. Marco Polův (*O. polii*), a. Severtzovův (*O. severtzovi*), a. řanšanský (*O. karelini*), a. kazašský (*O. collium*) a argali čínský (*O. jubata*). Dříve se uváděl jediný druh argali (*O. ammon*), nově navržené samostatné druhy byly donedávna pokládány pouze za poddruhy. Linie ovcí mufloniformních neboli mufloních s počtem chromozomů $2n = 54$ nově zahrnuje ovci kruhorohou (*O. gmelini*) v širším pojetí, tj. včetně ovce domácí (*O. aries*) a muflona dvou typů (muflon evropský – *O. a. musimon* – obr. 7, muflon kyperský – *O. a. ophion*), dále ovci isfahanickou (*O. isphahanica*), laristánskou (*O. laristanica*), stepní (*O. vignei*) a druhy *O. cycloceros* (obr. 1 a na 3. str. obálky), *O. bochariensis* (obr. 6), *O. punjabiensis* a *O. arabica*. U ovce kruhorohé se nyní upřednostňuje vědecký název *O. gmelini* před dříve používaným *O. orientalis* s poukazem na skutečnost, že pod jménem *O. orientalis* byl popsán jedinec z hybridní populace a název tedy nemůže být platný. K mufloniformním ovcím se donedávna řadily jeden až dva volně žijící druhy – ovce kruhorohá, případně ovce stepní, ale jejich dosavadní poddruhy se nyní uvádějí jako samostatné druhy. Statut nově navrženého druhu *O. arabica* zůstává nejasný.

Řada zmíněných taxonů však zatím nebyla dostatečně prostudována a fylogenetický koncept druhu se ve vědeckém světě teprve ujmá, proto uvedená klasifikace není definitivní a je otázkou, nakolik bude přijata zoologickou komunitou. Zejména statut současných poddruhů pachyceriformních ovcí sami autoři poslední revize pokládají za nedořešený, přičemž některé publikace poukazují na existenci více samostatných evolučních linií v rámci ovce aljašské (Meadows a kol. 2006). Výsledky naznačující, že ovce sněžná by mohl být parafyletický (nepřirozený, nezahrnující všechny linie z daného předka) taxon, byly údajně ovlivněny chimérickým charakterem zkoumané sekvence DNA (v důsledku kontaminace při odběru nebo zpracování obsahovala haplotypy argaliho). *O. isphahanica*, *O. punjabiensis* a *O. cycloceros arka* podle nové studie (Rezaei a kol. 2010) nesplňují ani kritéria poddruhu, natož samostatného druhu – nepředstavují monofyletické taxony.

1 Ovce obloukorohá (*Ovis cycloceros*).

Foto M. Anděra

2 V kanadských Skalnatých horách (národní park Banff) scházejí ovce tlustorohé (*O. canadensis*) k silnicím, kde ližou zbytky soli ze zimního posypu a ztrácejí přitom veškerou plachost.

Foto J. Klimeš

3 Ovce aljašská (*O. dalli*) má jako jediná bílé zbarvení. Foto M. Francis





České názvy použité v tomto článku vycházejí z publikovaného českého názvosloví savců (Anděra 1999) s mírnými úpravami zohledňujícími nejnovější taxonomické změny. V této souvislosti si dovoluujeme navrhnout chybějící české názvy, neboť ty se u většiny nově oddělených druhů přímo nabízejí na základě jejich zeměpisného rozšíření, resp. extrapolací z vědeckých nebo anglických názvů. *Ovis cycloceros* by mohla mít české jméno ovce obloukorohá (tento název byl použit již v českém vydání Brehmova Života zvířat z r. 1928; název ovce středoasijská odvozený od existujícího označení argali středoasijský by neodpovídal areálu a zaváděl by ke staršímu pojmenování argaliho), *O. bochariensis* – ovce bucharská, *O. punjabiensis* – ovce paňdžábská, *O. arabica* – ovce arabská. Pro úplnost ještě uvádíme, že se ve starší české zoologické literatuře argali označoval také jako ovce středoasijská nebo archar, argali Marco Polův byla ovce pamírská, argali karatauský se nepřesně uváděl jako argali turkestánský, ovce kruhorohá se nazývala též muflon asijský, ovce *O. cycloceros* arkal se označovala arkal nebo arkar. Zmíněná starší

synonyma však byla často zaměňována, a proto je lépe tato jména nepoužívat. K existujícímu zmatku zřejmě přispěl i fakt, že anglický výraz mouflon se používá nejen k označení evropského muflona, ale také asijské ovce kruhorohé.

Plný vědecký název platný pro ovci domácí je *Ovis aries* Linnaeus, 1758, zkráceně *O. aries*. Toto jméno bylo v r. 2003 spolu s názvy dalších domácích zvířat a jejich předků doporučeno Mezinárodní komisí pro zoologickou nomenklaturu (Gentry a kol. 2004). V literatuře se naneštěstí setkáme s řadou jiných názvů, u nás nejčastěji s *O. ammon* f. *aries*. Tento název je nevhodný, neboť vychází buď z překonaného konceptu jediného druhu západopalearktických ovcí (ovce obecná – *O. ammon*), nebo pokládá za předka ovce domácí argaliho, ale ani jedno není správné. U nás se výše zmíněné doporučení bohužel většinou opomíjí a převládá trinominální označování domácích zvířat jako forem divokého předka, navržené německým zoologem H. Bohlkenem v 50. a 60. letech 20. stol. Hlavním nedostatkem tohoto názvosloví je jeho nestabilita závisející na měnících se názorech na divokého

předka, což lze velmi názorně doložit právě na příkladu ovce domácí. Její název tak v posledních desetiletích prodělal změny od *O. ammon* f. *aries* přes *O. ammon orientalis* f. *aries*, *O. musimon* f. *aries* až po *O. orientalis* f. *aries*, přičemž dnes by se měla podle uvedeného pojetí jmenovat *O. gmelini* f. *aries* a některé populace snad i *O. isphahanica* f. *aries* nebo *O. laristanica* f. *aries* (viz dále). Dosud nevlivnější světový katalog druhů savců (Wilson a Reeder 2005) naneštěstí upřednostňoval striktní uplatnění pravidla priority a používal název *Ovis aries* nejen pro ovci domácí, ale i pro divoce žijící ovci kruhorohou. Tím sice vyjadřoval lépe názor, že obě tyto ovce patří ke stejnému biologickému druhu, ovšem na druhé straně znemožňoval jejich jasné odlišení, což má negativní praktické dopady např. v ochraně přírody, regulaci mezinárodního obchodu s trofejemi apod. Nejnovější monografie autorů zmíněného pojetí od tohoto pojmenování již naneštěstí ustoupily.

Fylogenetický původ a geografické rozšíření ovcí

K oddělení rodu *Ovis* od ostatních rodů tribu *Caprini* došlo v pozdním miocénu před 8,6 milionu let, podle některých autorů již před 13,5 milionu let, nebo dokonce před méně než třemi miliony let. Radiace (štěpení do jednotlivých vývojových linií) v rámci rodu *Ovis* započala před necelými třemi miliony let.

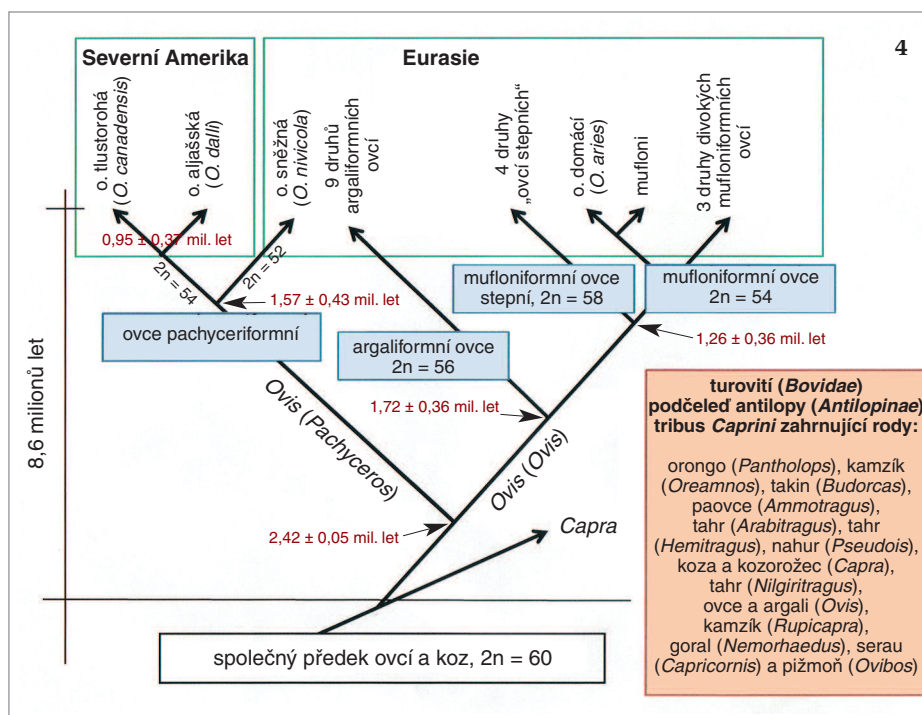
Rozšíření druhů ovcí je převážně alopatrické, tj. jejich areály se většinou nepřekrývají (výjimkou je např. část Íránu), což dokládá následující výčet oblastí vyskytu jednotlivých druhů. To byl patrně i důvod, proč bylo jejich postavení v minulosti podhodnoceno na úrovni poddruhů při použití biologického konceptu druhu. Ovce tlustorohá se vyskytuje v horských a polo-pouštních biotopech západu Severní Ameriky. Ovce aljašská žije severněji – obývá hory Aljašky a severozápadu Kanady. Jde o jedinou divokou ovci s převážně bílým zbarvením. Ovcí sněžnou najdeme v horách severovýchodu Ruska (v minulosti byly některé její populace považovány za poddruhy ovce tlustorohé). Příslušníci argaliformní linie obývají středoasijská pohorí včetně Mongolska a části Číny. Patří sem nejmohutnější divoké ovce s hmotností beranů až 200 kg. Bývalé poddruhy ovce kruhorohé se vyskytují v Turecku, Zakavkazsku, Íráku, Íránu a Izraelu, kde obývají stepní až pouštní biotopy a do velehorských poloh zpravidla nevystupují. Na území mezi areály skupiny ovce kruhorohé a argali žijí bývalé poddruhy ovce stepní. Ovce arabská je výskytem omezena na malé území v Ománu. Řadu poddruhů i nově konstituovaných druhů divokých ovcí dnes ohrožuje především nadměrný lov a vytlačování pastevci. Některé jsou na pokraji vyhynutí nebo zřejmě už byly vyhynuty (viz tab. 1).

Zajímavé jsou počty chromozomů jednotlivých druhů. Zatímco ovce tlustorohá, aljašská i kruhorohá včetně muflona a ovce domácí mají karyotyp $2n = 54$ chromozomů, přinejmenším některé populace ovce sněžné zřejmě mají 52, argali 56 a druhy z okruhu ovce stepní 58 chromozomů. Hybridní populace z Íránu s pře-

krývající se výskytem ovcí ze skupiny ovce kruhorohé a stepní vykazují počet 54, 56 nebo 58 chromozomů. U koz je 60 chromozomů a tento počet se předpokládá i u společného předka ovcí a koz.

Z karyologických a zčásti i paleontologických studií vyplývá, že bazální vývojovou linií by měly být argaliformní ovce, kdežto podle analýz mitochondriální i jaderné DNA se naopak jako původnější jeví pachyceriformní ovce (obr. 4). Podle poslední studie je radiace ovcí typickým příkladem postupné speciace, k níž docházelo během jejich šíření ze Střední Asie na východ až do Severní Ameriky. Zatím stále čekáme na syntézu všech dostupných údajů včetně migrací ovcí oblastí Beringovy úžiny v závislosti na výši mořské hladiny, a to v různých obdobích (tj. v průběhu několika glaciálů), která by umožnila podobně komplexní řešení problému, jaké bylo nedávno publikováno např. o velkých kočácích (*Pantherinae*; O'Brien a Johnson 2007).

Muflon byl dříve pokládán za samostatný druh divoké ovce s vědeckým názvem *O. musimon*. Již od 70. let 20. stol. však máme důkazy o tom, že ve skutečnosti jde o zdivočelého (ferálního) potomka domestikovaných ovcí, které s sebou již v období neolitu přivezli kolonisté z Blízkého východu na středomořské ostrovy. Na Korsice, Sardinii a novodobě v řadě evropských zemí žije muflon evropský v počtu přes 60 tisíc jedinců. K nám byl dovezen v 19. stol. a dnes se v České republice myslivecky obhospodařuje na 12 tisíc jedinců. Ve 20. stol. byli mufloni vysazeni jako lovná zvěř i v Severní Americe a na Havajském souostroví. Na Kypru žije asi 1 200 jedinců samostatné populace označované jako muflon kyperský. Ve světle nové taxonomické revize se u muflona nabízí pojmenování *O. aries* (popř. *O. aries musimon*), na základě analogie s pojmenováním např. dinga (*Canis lupus dingo*) možná i *O. gmelini musimon*, v obou případech je ale naznačován poddruhový charakter velmi diskutabilní.



mon), na základě analogie s pojmenováním např. dinga (*Canis lupus dingo*) možná i *O. gmelini musimon*, v obou případech je ale naznačován poddruhový charakter velmi diskutabilní.

Domestikace ovcí

Je překvapivé, že otázka divokého předka ovce domácí dodnes není jednoznačně vyřešena. Kupodivu byla zatím z hlediska pátrání po divokém předkovi zkoumána sekvence mitochondriální DNA (mtDNA) pouze jednoho jedince ovce kruhorohé, navíc náležejícího k populaci žijící izolovaně na malé lokalitě ve středním Turecku

daleko od souvislého druhového areálu. Tato minipopulace měla dříve statut sporného poddruhu *O. orientalis anatolica*. Zatímco jeden autorský tým na základě této publikované sekvence pokládá ovce kruhorohou za taxon velmi blízký ovci domácí (Bunch a kol. 2006), jiný tým z téže sekvence vyvozuje, že předek ovce domácí zůstává nadále neidentifikovaný a může to být i vyhynulý taxon (Meadows a kol. 2007). Proto se někdy uvádí, že hlavním předkem ovce domácí je ovce kruhorohá a mimoto může existovat další, dosud nezjištěný předek. Řada autorů se ovšem shoduje v tom, že ovce kruhorohá, ovce

Tab. 1 Přehled druhů ovcí rodu *Ovis* na základě zatím poslední taxonomické revize (Groves a kol. 2011)

Druh – počet poddruhů (počet chromozomů)	Oblast výskytu	Současný odhadovaný stav
pachyceriformní ovce (2n = 54, ovce sněžná 2n = 52) ovce tlustorohá (<i>O. canadensis</i>) – 5 poddruhů ovce aljašská (<i>O. dalli</i>) – 2 poddruhy ovce sněžná (<i>O. nivicola</i>) – 4 poddruhy	Kanada, USA, Mexiko Aljaška, Kanada Rusko	65 000 jedinců 114 000 > 85 000 (80. léta)
argaliformní ovce (2n = 56) argali altajský (<i>O. ammon</i>) argali mongolský (<i>O. darwini</i>) argali Severtzovův (<i>O. severtzovi</i>) argali karatauský (<i>O. nigrimontana</i>) argali Marco Polův (<i>O. polii</i>) argali tibetský (<i>O. hodgsoni</i>) argali čínský (<i>O. jubata</i>) argali šanšanský (<i>O. karelini</i>) argali kazašský (<i>O. collium</i>)	Rusko, Kazachstán, Mongolsko, Čína Mongolsko, Čína Turkmenistán, Uzbekistán, Tádžikistán, Kyrgyzstán Kazachstán Kyrgyzstán, Tádžikistán, Afghánistán, Pákistán, Čína Indie, Nepál, Čína Čína Uzbekistán, Kyrgyzstán, Kazachstán, Čína Kazachstán, Čína	asi 10 000 14 000 (Mongolsko) asi 2 000 100 (r. 2001) 33 000 asi 7 000 možná už vyhynul 16 000 13 000–14 000
mufloniformní ovce stepní (2n = 58) ovce stepní (<i>O. vignei</i>) ovce paňdžábská (<i>O. punjabiensis</i>) ovce bucharská (<i>O. bochariensis</i>) ovce obloukorohá (<i>O. cycloceros</i>) – 2 poddruhy	Indie, Pákistán Pákistán Turkmenistán, Uzbekistán, Tádžikistán, Afghánistán Afghánistán, Pákistán, Írán, Turkmenistán, Kazachstán	> 700 1 000–1 500 < 200 asi 15 000 (Írán, 80. léta)
mufloniformní ovce (2n = 54) ovce kruhorohá (<i>O. gmelini</i>) ovce isfahánská (<i>O. isphahanica</i>) ovce laristánská (<i>O. laristanica</i>) ovce domácí (<i>O. aries</i>) – stovky forem (plemen), 2 formy muflonů muflon evropský (<i>O. aries musimon</i>) muflon kyperský (<i>O. a. ophion</i>)	Turecko, Irák, Írán, Arménie, Ázerbájdžán, Izrael Írán Írán celosvětově Evropa (Korsika, Sardinie, kontinentální Evropa), USA Kypr	stav neznámý < 500 asi 1 150 (70. léta) > 1 miliarda 63 000 1 200
druhový statut nejistý ovce arabská (<i>O. arabica</i>)	Omán	stav neznámý



4 Schéma evoluční historie ovcí rodu *Ovis* odvozené především na základě analýzy mitochondriálního genu pro cytochrom *b* a počtu chromozomů (2n). Časové datace větvení podle studie Rezaei a kol. (2010)

5 Argali mongolský (*Ovis darwini*). Foto R. Reading

6 Kriticky ohrožená ovce bucharská (*Ovis bochariensis*) – jeden z nově vyčleňovaných druhů ovcí. Foto L. Melichar

7 Mufloni (*Ovis aries musimon*, popř. *O. gmelini musimon*). Ačkoli je již dlouho známo, že muflon je pouze zdivočelou domácí ovci, tento fakt si jen pomalu nachází cestu do učebnic, myslivecké nebo naučné literatury. Foto P. Šaj (www.birdphoto.cz)



domácí a muflon jsou konspecifické taxony – tedy příslušníci téhož druhu. Jako nejpravděpodobnější se jeví názor, že předkem ovcí domácích linie B (viz dále) je ovce kruhorohá a předkem linie A buď *O. isphahanica*, nebo *O. laristanica*.

Je možné, že obdobně jako u jiných domácích zvířat mohlo i u ovcí během období následujícího po prvotní domestikaci lokálně docházet k introgresi genů od příbuzných druhů (přimíšení genů jako stopa po křížení). Tak např. u afrického plemene balami byla na rozdíl od jiných plemen domácích ovcí nalezena jedna alela postrádající repetitivní sekvence – stejně, jako je tomu u paovce hřivnaté (*Ammotragus lervia*). To navozuje úvahy o možné hybridizaci balami s tímto druhem (Meadows a kol. 2006). Vzhledem k tomu, že pokus zkřížit paovci hřivnatou a ovci domácí byl neúspěšný, jeví se genový tok od paovce k ovci domácí jako nepravděpodobný. Nicméně bylo by vhodné prošetřit další markery k objasnění, zda v minulosti tato hybridizace přece jen neproběhla.

Ovce domácí byla po psovi a koze třetím zdomácněným druhem zvířat, a to v oblasti tzv. úrodného půlměsíce na Blízkém, resp. Středním východě. Zde zhruba

před 11 tisíci lety v návaznosti na konec doby ledové vznikly vhodné podmínky pro neolitickou revoluci, tj. vznik zemědělství a následně zrození starověkých civilizací. Nejstarší kosterní pozůstatky domestikovaných ovcí pocházejí z východního Turecka a Íránu (podhůří severní části pohoří Zagros) z doby před 10–11 tisíci lety. Z místa této primární domestikace se ovce prostřednictvím člověka šířily do „rohů“ úrodného půlměsíce (od Egypta po Írán). Následovala expanze na Kypr a do dalších oblastí Středomoří včetně severní Afriky. Tyto migrace se dnes mapují také s využitím endogenních retrovirů (Chessa a kol. 2009), které slouží jako genetické markery definující tzv. retotypy ovcí. Tak bylo zjištěno, že z nejstarší migrační vlny pocházejí kromě muflona i některá primitivní plemena chovaná na severozápadě Evropy (ovce orknejská, soay, nordická krátkoocasá). V mírném podnebném pásu Evropy se domestikované ovce objevily asi tři tisíce let po domestikaci na Blízkém východě, tj. asi před 8 tisíci lety. Několik následných domestikací se mohlo uskutečnit i mimo Přední Asii, nejspíše na územích ležících na východ od primárního domestikacího centra.

Na základě analýzy mtDNA (dědí se po mateřské linii) a zastoupení jednotlivých haplotypů byla u ovcí domácích postupně identifikována řada mateřských linií (haploskupin). Nejpočetněji zastoupené jsou linie B (evropská, zahrnující i muflona) a linie A (asijská). Rozšíření čínsko-turecké linie C (Černomoří, okolí Kaspického moře, Střední Asie, Čína) odpovídá oblastem původního výskytu plemen tzv. tlustoocasých ovcí. Vzácně se vyskytují linie D (Kavkaz, Přední Asie) a E (Přední Asie). Samčích haplotypů bylo určeno 11, přičemž velmi běžný a rozšířený je zejména haplotyp H6. Tyto haplotypy reprezentují nejméně dvě různé otcovské linie. Většina dosavadních analýz však zahrnovala jen mtDNA a malý počet genetických markerů, což je přístup, který se dnes pokládá za nedostačující k vyvození definitivních závěrů. Z komplexnějších analýz genomu, konkrétně bodových mutací nukleotidů (jednonukleotidových polymorfismů; SNP) zatím vyplývá, že se populace ovce domácí vyznačují slabou fylogeografickou strukturou, nicméně že plemena evropského, asijského a afrického původu tvoří oddělené skupiny.