

Různé pohledy na fylogenezi kytovců

Jan Robovský

Kytovci jsou pozoruhodní savci, kteří se vyskytují v mořích, případně i ve sladkých vodách po celém světě. Pro svoji jedinečnost stojí v popředí zájmu vědců, především etologů, systematiků a paleontologů. V této souvislosti je vhodné připomenout z českých autorů zoologa Vratislava Mazáka a jeho úsilí na poli cetologie (viz cyklus Bratrstvo leviatana v Živě v letech 1977–79). Napínavým vědeckým dobrodružstvím jistě může být i studium fylogeneze kytovců.

Kytovci (*Cetacea*) se tradičně dělí na tři skupiny, a to na prakytovce (*Archaeoceti*), kosticovce (*Mysticeti*) a ozubené (*Odontoceti*). Jejich nejstarší historie spadá do raného eocénu, nicméně někteří vědci datují původ hypotetického předka kytovců do středního paleocénu (O'Leary a Uhen 1999). Řada znaků poukazuje na jejich suchozemský původ — např. kožní žlázy, vibrisy (smyslové chlupy), zbytky pánevních kostí a zadních končetin. Nové nálezy tento předpoklad silně podporují.

V průběhu evoluce kytovců z jejich suchozemských předků se přední končetiny přeměnily ve veslovité ploutve, vytvořila se ocasní vodorovná ploutev, nozdry se posunuly na zadní část lebky, ocnice do

stran, heterodontní chrup (s více typy zubů) se změnil na homodontní (s jedním typem zubů), zmizela srst atd. Náznaky heterodontních zubů jsou popsány u delfínovců rodů *Inia* (Živa 2001, 5: 229–230) a *Pontoporia*, kde zadní zuby mají více hrbolků a připomínají stoličky (Klima 1994). Řadu evolučních změn, které ukazují čím dál větší přizpůsobování se vodnímu prostředí, lze ilustrovat na dochovaném fosilním zřetelce. Rod *Ambulocetus* z raného až středního eocénu měl robustní hlavu, dlouhý ocas a byl schopen plavat jen pomalu a na krátké vzdálenosti. Rod *Remingtonocetus* ze středního eocénu se vyznačoval ještě dlouhými končetinami, funkční pávní, dlouhými krčními obratli a křížovými srostlými

do podoby kosti křížové. Krk a hlavu měl tedy stále pohyblivé a křížová kost naznačuje, že se ještě mohl pohybovat i na souši. Dalším rodem ze středního eocénu byl *Rodhocetus*, který však byl už více adaptován k životu ve vodním prostředí. Krátké krční obratle, kratší ocas s dobře vyvinutými obratli a nesrostlé křížové obratle naznačují, že žil už převážně ve vodě (viz obr.). U dalších raných rodů jako *Protocetus* a *Basilosaurus* (viz obr.) se zadní končetiny redukovaly a obratle zůstaly volné (Seaton 2002).

McKenna a Bellová (1997) spojují kytovce se skupinou *Acreodi* (syn. *Mesonychia*), kam se řadí suchozemští předci kytovců, a vytvořili tak skupinu *Cete*, tedy kytovce v nejširším smyslu. Náзор, že *Acreodi* jsou předci kytovců, byl obecně akceptován, nyní probíhá diskuse těchto příbuzenských vazeb pod vlivem nových paleontologických nálezů a molekulárních analýz. Skupina *Acreodi* zahrnovala 28 dosud známých rodů a od spodního paleocénu do spodního oligocénu se vyskytovala v Severní Americe, Asii a Evropě. Vrcholu druhové diverzity tito živočichové dosáhli v raném paleocénu (10 rodů) a ve středním eocénu (12 rodů). Šlo o prstochodce velikosti lišky až velkého koně s čtyřprstou končetinou a chybějící klíční kostí, kteří se značně podobali šelmám (*Carnivora*), s nimiž však nejsou blíže příbuzní (Špinar 1984).

Rekonstrukce prakytovce r. Rodhocetus. Jeho nálezy v Pákistánu (r. 2001) ukazují na bližší vazby kytovců k sudokopytníkům než k fosilní skupině Acreodi (syn. Mesonychia)





Prakytovec r. *Basilosaurus* představuje protáh-
lou a štíhlou formu kytovců. Délka těla dosaho-
vala až 20 m. *Basilosauři* měli zachované rudi-
menty zadních končetin

výpovědní hodnota ještě větší. Je vhodné zdůraznit, že stále bude růst význam tzv. kombinovaných analýz (hodnocena jsou společně data morfologická, karyologická, anatomická a molekulární). Ještě je nutné dodat, že výsledek molekulární analýzy není zákonitě lepší než morfologické a naopak. Chceme-li popsat fylogenezi určité skupiny, je třeba brát v úvahu všechna data. Na příkladu kytovců lze popsat totéž — tedy nejprve zpochybňování relativně ustálených pohledů morfologie a anatomie molekulárními daty a druhotně rehabilitaci těchto pohledů.

V r. 1993 rozvířil relativně klidné vody systematiky kytovců M. C. Milinkovitch se svými spolupracovníky. Sekvenování DNA ukázalo, že z vybraných zástupců různých řádů savců byli nejbližší kytovcům sudokopytníci, což se však víceméně předpokládalo na základě paleontologie a morfologie (Novacek 1992, Shoshani a McKenna 1998). Mnohem překvapivější byly výsledky týkající se příbuznosti uvnitř vlastního řádu. Nepotvrdil se totiž názor, že se kytovci dělí na dvě rovnocenné linie: ozubených kytovců (*Odontoceti*) a kosticovců (*Mysticeti*). Analýzy ukázaly velmi blízky příbuzenský vztah vorvaně ke kosticovcům a tedy nikoli k ostatním ozubeným kytovcům či k vorvaňovcům (nadčeleď *Ziphioidae*). Milinkovitch postupně rozšiřoval studium na větší počet druhů a v r. 1997 předložil revizi své předchozí fylogenetické analýzy. Obohacení o sekvenční data DNA dalších druhů se projevilo dosti výrazně. Fylogenetická analýza totiž ukázala, že vorvaňovi (*Physeter catodon*) a kogii (*Kogia breviceps*) je nejpříbuznější nadčeleď vorvaňovců (*Ziphioidae*) a této celé skupině jsou nejbližší kosticovci. Vorvaň, kogie, vorvaňovci a kosticovci vytvářejí jednu velkou skupinu a druhou skupinu představují ozubení kytovci (delfíni, běluha, narval, delfínovci, kosatka). Je zajímavé, že tento pohled je podpořen i morfologicky ontogenetickým vývojem lebky (Klíma 1999). Do své práce Milinkovitch (1997) začlenil řadu druhů sudokopytníků a licho-kopytníků a jako nejbližší (sesterská) skupina kytovců vyšel hroch (*Hippopotamus amphibius*).

Tento výsledek je nanejvýš zajímavý a hodný bližšího komentáře. V prvních molekulárních analýzách bylo málo taxonů, a tak na sesterskou skupinu kytovců vycházel tur domácí (*Bos taurus*), tedy přežvýkavý sudokopytník. Mnohem zajímavější bylo, když se počet analyzovaných taxonů savců rozšířil, včetně dalších sudokopytníků (*Artiodactyla*). Předně se stále ukazovala nejbližší pozice kytovců k sudokopytníkům, ale hlavně se začala ukazovat úzká vazba k nepřezýkavým (*Suiformes*), resp. k hrochům (*Hippopotamidae*). Tento fakt vyvolal určitý nesouhlas, ale další výsledky potvrzovaly původní závěry (Hasegawa a kol. 1997, Cao a kol. 1998, Nomura a kol. 1998, Arnason a kol. 2000, Lum a kol. 2000). To, že sesterskou skupinou kytovců z recentních savců jsou opravdu hroši, má dalekosáhlé důsledky pro systematiku savců. Z těchto analýz vyplývá, že kytovci jsou sudokopytníci (tedy sudokopytníci bez kytovců představují parafyle-

Soudě podle dentice byli všežraví (omnivorní), masožraví (karnivorní) či rybožraví (piscivorní). U r. *Ankalagon* byl popsán nápadný sexuální dimorfismus (O'Leary a kol. 2000).

Prakytovci (*Archaeoceti*) byli nejpůvodnějšími kytovci a jejich zástupci (např. *Ambulocetus*, *Remingtonocetus*, *Rodhocetus*, *Protocetus*, *Basilosaurus*) dokládají přechod kytovců do vodního prostředí. Tato skupina zahrnuje čeledi *Ambulocetidae*, *Basilosauridae*, *Pakicetidae*, *Protocetidae* a *Remingtonocetidae*. Rovněž fosilní čeledi *Agorophiidae*, *Squalodontidae* a *Rhabdosteidae* představují skupinu označovanou jako *Autoceta*. Do obou skupin (*Archaeoceti* a *Autoceta*) je celkově řazeno 87 známých rodů, které žily od raného eocénu do svrchního pliocénu po celém světě (jejich nálezy pocházejí z mořských sedimentů většiny kontinentů, kromě Střední Ameriky a Antarktidy). Vrcholu taxonomické diverzity dosáhly ve středním eocénu (16-18 rodů), v pozdním oligocénu (23-26), v časném (14-19) a středním miocénu (28-35 rodů).

Kosticovcům (*Mysticeti*) chybějí zuby (embryonálně se zakládají), zato však mají kostice, což jsou rohovitě desky vzniklé na ústním patře umožňující filtrovat mořský plankton. Spodní čelisti nesrůstají, vnější nozdry jsou ještě párové. Hrudní kost chybí, zadní končetiny jsou zachovány v podobě rudimentů. Žaludek se skládá ze tří dílů, mají slepé střevo. Do této skupiny se řadí 54 fosilních a recentních rodů s fosilním záznamem (chybějí v Africe a ve Střední Americe) od středního eocénu dodnes (nálezy zatím nejsou ze svrchního eocénu). Vrchol diverzity byl ve spodním (10-11 rodů), středním (26-27) a svrchním miocénu (18-21) a dále ve spodním pliocénu (15-19 rodů). Recentních rodů je pět.

Ozubení (*Odontoceti*) mají zachovány zuby i s kořeny a obě nozdry splynuly v je-

den dýchací otvor. Chrup je monophodontní — vyskytují se tedy pouze mléčné zuby, trvalé se nezakládají (Míšek a kol. 1996). Zadní končetiny jsou zcela redukovány. Z výrazných znaků je nutné rovněž jmenovat tzv. meloun (tukové těleso uložené na horní čelisti umožňující echolokaci). Lebka těchto kytovců je vzhledem k vývoji echolokačních orgánů asymetrická a výrazně protažená. Hrudní kost je u nich vyvinuta. Ozubení mají dále mnohodílný žaludek a většinou postrádají slepé střevo. Do této skupiny spadá 116 fosilních a recentních rodů s fosilním záznamem (chybějí v Antarktidě a Střední Americe) od spodního oligocénu do dnešních dnů. Početní vrchol zažívali ve spodním (26-29 rodů), středním (45-49) a svrchním miocénu (46-56). Recentních rodů je 32.

Molekulární analýzy

V posledních desetiletích se čím dál více začíná prosazovat do systematiky savců molekulární biologie a dnes je již její nedílnou součástí. Zvláště se osvědčily molekulární revize morfologického materiálu, které např. upřesňují taxonomický status mnohých druhů a poddruhů. Na základě molekulárních dat (sekvence DNA) a pomocí kladistických analýz (srovnání podobnosti a příbuznosti taxonů podle různých znaků) se hodnotí fylogenetické vztahy jednotlivých řádů savců. Zatímco první analýzy pomocí moderních metod s malým vzorkem srovnávaných zástupců vykazovaly většinou naprosto rozporné vztahy mezi jednotlivými skupinami savců vzhledem k morfologickým, karyologickým a anatomickým charakteristikám, nynější mnohem komplexnější analýzy (Madsen a kol. 2001, Murphy a kol. 2001) se dřívějším pohledům v mnohem přiblížily. Nicméně určité body stále zůstávají sporné. Lze očekávat, že až dojde k doplnění o další taxony, bude

Odobenocetops peruvianus z pliocénu je kytovec pozoruhodný především dlouhým pravým klem na zabnuté premaxile. Všechny rekonstrukce orig. P. Říhy

tickou skupinu, tj. skupinu nepřírozenou, protože neobsahuje všechny její zástupce) a pro celou skupinu byl zvolen název *Cetartiodactyla* (Gatesy a kol. 1999). Další hodnocení fylogeneze placentálních savců na základě molekulárních analýz potvrzují oprávněnost této skupiny *Cetartiodactyla* (Madsena a kol. 2001, Murphy a kol. 2001).

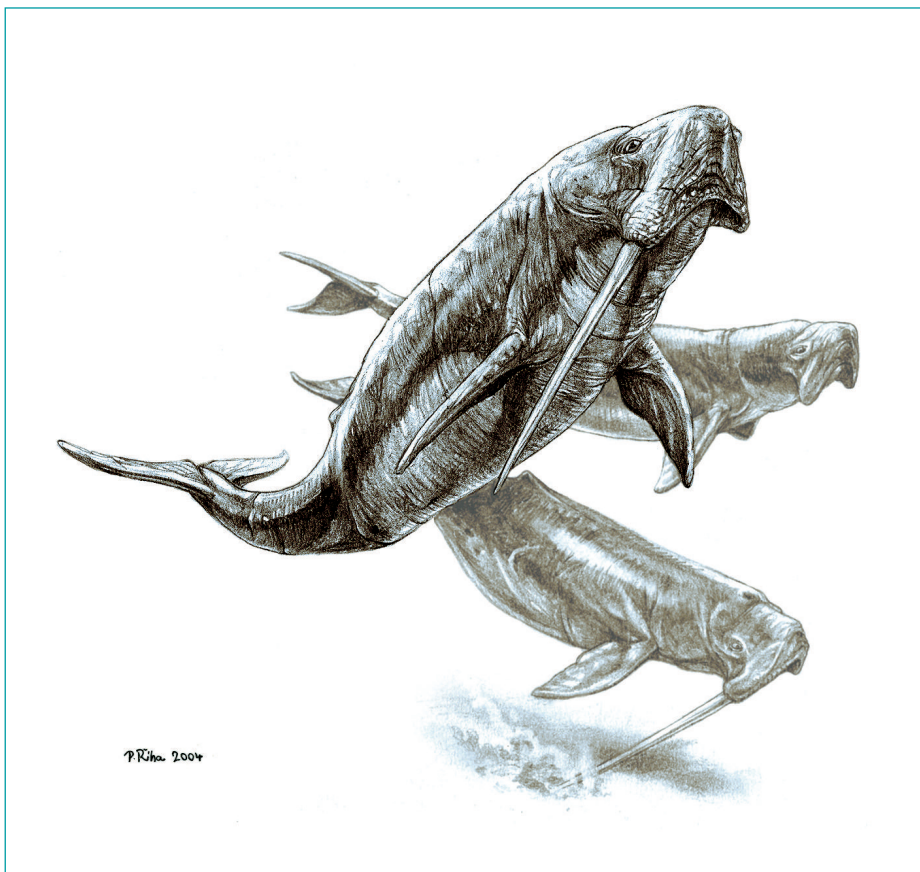
Zatímco skupina *Cetartiodactyla* je molekulárními daty neustále potvrzována, závěry Milinkovitche o fylogenetické příbuznosti ozubených a kosticovců nikoli. Zvláště to ukázaly práce (Cassens a kol. 2000, Nikaido a kol. 2001), které se zabývaly fylogenezí sladkovodních delfinů. Potvrdil se předpoklad morfologů, že sladkovodní delfíni nejsou navzájem bezprostředně příbuzní. Kolonizace sladkých vod proběhla zřejmě několikrát po sobě v neogénu v různých částech zeměkoule a dává se do souvislosti s celosvětovým poklesem hladiny oceánů (Hamilton a kol. 2001). Pozice sladkovodních delfinů je na bázi fylogenetického schématu ozubených kytovců a některých sladkovodních delfinů jsou navzájem méně příbuzní než s ostatními kytovci (tedy polyfylie, tj. skutečnost, že sladkovodní delfíni představují skupinu umělou se zvířaty z nepříbuzných linií). Nejvíce vývojově původní a vskutku primitivní se jeví být delfínovec ganžský (*Platanista gangetica*), který má příbuzenské vazby k vorvaňovcům. Inie amazonská (*Inia geoffrensis*) je blíže příbuzná delfínovci laplatskému (*Pontoporia blainvillei*), delfínovec čínský (*Lipotes vexillifer*) má blíže k jihoamerickým sladkovodním delfinům než k r. *Platanista*. Zároveň se však ukázala monofylie ozubených (včetně problematického vorvaně) a kosticovců — v obou případech jde tedy o přírozené skupiny.

Paleontologické nálezy

Rovněž paleontologie kytovců v posledních několika desetiletích v mnohých směrech pokročila a její výsledky jsou pro celkový pohled na evoluci a fylogenezi kytovců přímo klíčové, protože se podařilo objevit nové taxony a studium se rozšířilo i na tak detailní struktury, jakými jsou např. sluchové kůstky či mikrostruktura skloviny zubů.

V průběhu 20. stol. hledali paleontologové předky kytovců nejdříve mezi prašelmami s názvem *Creodonta*, později a více smysluplněji ve vymřelé skupině *Mesonychia* (Thenius 1972). V r. 1999 vyšla první práce založená jak na morfologických znacích recentních i vymřelých lichokopytníků, sudokopytníků a kytovců, tak i na molekulárních datech (O'Leary 1999). Tato práce potvrdila příbuznost kytovců a skupiny *Mesonychia* (syn. *Acreodii*). K oběma těmto skupinám je nejbližší skupina zahrnující z recentních zvířat právě hrochy (z fosilních taxonů např. primitivní sudokopytník r. *Diacodexis*). Zároveň se však vysvětlují zdánlivé nelogičnosti molekulárních dat. Vypustíme-li totiž z kladogramu vymřelé skupiny, pak se recentní kytovci dostanou přímo k hrochům, což je skutečnost, která vychází molekulárním fylogenetikům (Gatesy a O'Leary 2001).

V r. 2001 byly v Pákistánu objeveny kom-



pletní kostry dvou zástupců vymřelé primitivní čel. *Pakicetidae* (*Ichthyolestes pinfoldi* a *Pakicetus attockii*) a došlo k nálezu dvou nových druhů čel. *Protocetidae* (*Artiocetus clavis* a *Rodhocetus balochistanensis*), přičemž pro první z nich musel být stanoven nový rod (Gingerich a kol. 2001, Thewissen a kol. 2001). Materiál je výtečně zachovaný, a proto se hodí i k fylogenetickým interpretacím. U všech těchto nově objevených taxonů se zdůrazňuje podobnost s primitivními vymřelými sudokopytníky, spočívající zvláště ve stavbě končetin. To navozuje otázku, zda kytovci nejsou více příbuzní s primitivními bazálními sudokopytníky (např. *Diacodexis*) než se skupinou *Mesonychia* či s hrochy.

Diacodexis je považován za jednoho z nejstarších sudokopytníků, který byl podobný dnešním kančilům (*Tragulidae*). Dnes se zdá, že nebyl přímým předkem sudokopytníků, jak se původně myslelo. Měl sice velmi původní chrup a stavbu končetin, ale také řadu specializovaných znaků.

Kromě ústřední otázky původu kytovců a jejich fylogenetických vztahů k ostatním savcům se paleontologové zabývali rekonstrukcí vztahů mezi vymřelými kytovci, jejich evolucí a snažili se také určit prostředí, ve kterém tato zvířata žila.

Za nejpůvodnější skupinu kytovců lze označit čel. *Pakicetidae*, která dala vznik čel. *Ambulocetidae* a z té zřejmě pocházejí čeledi *Remingtonocetidae* a *Protocetidae*. *Protocetidae* byli předky čel. *Basilosauridae* a patrně i ozubených a kosticovců.

Pakicetidae jsou nejpřimitivnější známí kytovci, kteří se ještě pohybovali výlučně na souši a s vodním prostředím se setkávali spíše příležitostně. Ze zástupců lze jmenovat rody *Pakicetus*, *Nalacetus* či *Ichthyolestes*. *Pakicetus* dosahoval velikosti vlka, *Ichthyolestes* lišky.

Ambulocetidae byli již více adaptováni k životu ve vodním prostředí a má se za to,

že zaujímali stejnou ekologickou niku jako krokodýlové v mělkých vodách. Lze jmenovat rody *Ambulocetus*, *Gandakasia* či *Himalayacetus*. *Ambulocetus* ve vodě zřejmě pádloval stejnou měrou jak předními, tak zadními končetinami.

Remingtonocetidae jsou podobní zástupcům čel. *Ambulocetidae* např. v tom, že mají ještě plně vyvinuté zadní končetiny. Mezi jejich specifické znaky patří malé očníce (naznačují malé oči) a dlouhé úzké čelisti. Patří sem rody *Kutchicetus*, *Remingtonocetus*, *Attockicetus*. *Kutchicetus* dosahoval velikosti říční vydry a měl protáhlé čelisti tvarem podobné čelistem dnešních gaviálů. Jeho ocas byl už zřejmě pro pohyb významnější než končetiny. U r. *Attockicetus* se předpokládá, že mláďata žila ve sladké vodě a v pozdějším věku se přesouvala do moře (Thewissen a Bajpai 2001).

Protocetidae představují tedy předky ostatních pozdějších kytovců. Šlo s největší pravděpodobností o hbité vodní dravce, kteří lovíli menší zvířata. Ze známých zástupců lze uvést rody *Rodhocetus* (viz obr.), *Protocetus*, *Indocetus*.

Basilosaurinae a *Dorudontinae* bývají řazeni do čel. *Basilosauridae*. *Dorudontinae* byli vzhledově podobní delfinům, *Basilosaurinae* měli naproti tomu velmi dlouhé a štíhlé tělo (až 20 m). Všichni příslušníci čeledi se vyznačují zachovalými zadními končetinami, ovšem značně velikostně redukovanými (viz obr.). Význam těchto končetin pro pohyb byl nepatrný, mohly však mít určitou funkci při páření (Gingerich a kol. 1990).

Srovnáním poměrů izotopů kyslíku (^{16}O , ^{18}O) v kostech se ukázalo, že nejstarší kytovci byli sladkovodní (*Pakicetidae* — *Pakicetus*, *Ichthyolestes*). Mnozí *Ambulocetidae* (*Ambulocetus*, *Gandakasia*) také dávali přednost sladkým vodám — r. *Ambulocetus* se však už vyskytoval i v mořích. *Remingtonocetidae* (*Attockicetus*) obývali

brakické vody, *Protocetidae* (*Indocetus*) a *Dorudontinae* (*Gaviacetus*) jen moře (Thewissen a Bajpai 2001).

Mikrostruktura skloviny a studium sluchového aparátu

Od 80. let 20. stol. se studuje také sklovina zubů. Její mikrostruktura vykazuje rozdíly v uspořádání apatitových krystalů a poskytla paleontologům další soubor dat. Mikrostruktura je typická i pro vyšší taxonomické kategorie savců (čeledi, řády) a lze ji tedy aplikovat při rekonstrukci fylogeneze i v těch případech, kdy jde o izolované nálezy (Fejfar a Koenigswald 1993, Ellwanger a kol. 1994). Kytovci byli po této stránce rovněž zkoumáni. Závěry studia primitivního r. *Pakicetus* poukazují na zřetelnou spojitost kytovců s primitivními sudokopytníky (např. s již zmiňovaným r. *Diacodexis*) a se skupinou *Mesonychia* (Maas a Thewissen 1995).

Rovněž studium sluchové kůstky kovádky (incus) poukázalo na příbuzenské vazby kytovců a sudokopytníků (Thewissen a Hussain 1993). Pozornost byla také věnována výraznému zmenšení hlemýžďe s polokruhovitými chodbami ve vnitřním uchu. Tato redukce velikosti ve srovnání s ostatními morfologickými charakteristikami probíhala velmi rychle a lze ji pozorovat již u zástupců ze středního eocénu (*Remingtonocetus*, *Indocetus*). Obdobně velká redukce tohoto orgánu nemá u savců období (Spoor a kol. 2002).

Odobenocetops — nejbizarnější ozubený kytovec

V r. 1993 byl zveřejněn objev nového ozubeného kytovce z pliocenních vrstev jižního Peru, který je jedním z nejbizarnějších kytovců vůbec (de Muizon 1993). Byl nazván *Odobenocetops peruvianus* (viz obr.) a zařazen do nadčeledi *Delpfinoidea*, ve které je zřejmě blíže příbuzný běluhám a narvalům (*Monodontidae*). Zvláštnost spočívá ve výrazně ventrálně zahnuté premaxile, která nese dva různé velké zuby a předpokládá se, že se k ní upínalo mohutné svalstvo horního pysku. Levý zub byl relativně malý (20–25 cm), zatímco pravý dosahoval u druhu *O. leptodon* velikosti až 135 cm, u druhu *O. peruvianus* nebyl dosud nalezen kompletní, ale byl minimálně 50 cm dlouhý. Obdobu můžeme najít u recentně žijícího narvala (*Monodon monoceros*), kde však délka špičáku dosahuje až 3 m (Mazák 1987). Poloha očních naznačuje schopnost stereoskopického vidění, které by mohlo kompenzovat nepřítomnost melounu, a tudíž echolokace. De Muizon v angličtině nazývá toto zvíře walrus-like dolphin (delfín podobný mroži), čímž naznačuje, že toto zvíře představuje konvergentní ekologickou dobu mrožů. Zřejmě se živil bentickými bezobratlými živočichy a pomocí klu rozrýval mořské dno. Hypoteticky jsou předpokládány vibrisy na horním pysku (vibrisy lze občas nalézt u mladých ozubených kytovců). Z mladších vrstev byl popsán *Odobenoce-*

tops leptodon a také lebka samice druhu *O. peruvianus*, která má dva stejně dlouhé 25 cm zuby (de Muizon 1999, de Muizon 2002). *O. leptodon* měl zřejmě meloun a tedy schopnost echolokace — na druhou stranu stereoskopické vidění bylo redukováno. Týlní kloub lebky u r. *Odobenocetops* naznačuje ještě vysokou pohyblivost hlavy. Pohyblivost krční oblasti se během evoluce kytovců snižovala.

Pokračující výzkum

Kytovci jsou samozřejmě zkoumáni i z řady dalších hledisek, a tak se dnes dovidíme bližší podrobnosti o jejich sociálních vztazích, chování, populační biologii a bionomii. Lze zmínit např. studium zubů u vorvaňovců r. *Mesoplodon*. MacLeod (2000, 2002) poukazuje na skutečnost, že zuby vyčnívající z čelistí jsou projevem sexuálního dimorfismu u těchto ozubených kytovců a diskutuje jejich význam. Protože jsou tyto zuby výrazně vyvinuty u samců a s přihlédnutím k dalším poznatkům (např. jizvy na kůži zvířat), lze předpokládat, že se uplatňují při soubojích.

Studium fylogeneze kytovců v uplynulých 10 letech zaznamenalo velký pokrok, řada otázek však není stále zodpovězena. Doufejme tedy, že příští léta budou v tomto směru také úspěšná a že bude zaručena či zvýšena nynější ochrana kytovců ve světových oceánech.

Naši savci na počátku 21. století (II.)

Miloš Anděra

Bezmála polovina druhů savců, které můžeme oproti stavu na konci 19. stol. považovat na území současné České republiky za nové, je u nás nepůvodní — buď byly přímo vysazené, nebo se na naše území rozšířily ze sousedních zemí.

Druhy nepůvodní

Pomineme-li králíka divokého (*Oryctolagus cuniculus*) a daňka evropského (*Dama dama*), které znal už F. Bayer, zdomácnělo u nás dalších 9 druhů. Jako jeden z prvních se objevil muflon (*Ovis musimon*, syn. *O. ammon musimon* či *O. aries musimon*). První import se obvykle datuje do r. 1879, kdy bylo do Staré obory u Hluboké nad Vltavou dovezeno několik zvířat korsického a sardinského původu z obory v Lainzu u Vídně. Existují však i náznaky, že mufloni byli v hlubocké oboře loveni už kolem r. 1858. Z Hluboké nad Vltavou byli zakrátko převezeni do dalších obor (Orlík nad Vltavou, Žinkovy aj.) a do volné přírody se dostali na počátku 20. stol. (Pozořice u Brna, Křivoklátsko aj.). V současnosti se mufloni vyskytují na velké části území ČR, optimální podmínky nacházejí v pahorkatinách, vrchovinách a podhorských oblastech se smíšenými či listnatými lesy, vyho-

vuji jim i výsypky a jiné rekultivované plochy. Jejich počty dlouhodobě zvolna stoupají, nyní už přesahují hranici 15 000 jedinců (roční úlovky více než 7 000 kusů, z toho zhruba 1/5 v oborách).

Také severoamerický jelenec běloocasý, dříve nazývaný viržinský (*Odocoileus virginianus*), se k nám dostal ve druhé polovině 19. stol., přesné časové údaje však chybějí. Obvykle se uvádí r. 1884, kdy měl být dovezen do obory u Opočna a odtud o 9 let později do obory Královská stolice na Dobříšsku ve středních Čechách. Jiné, méně konkrétní prameny se však zmiňují o chovu jelence u nás již ve 40.–50. letech 19. stol. Ve volnosti vznikla zpočátku jediná populace po zrušení dobříšské obory ve 20. letech 20. stol. v Brdské vrchovině. Další nevelká a izolovaná ohniska výskytu se mnohem později vytvořila v okolí obory Holovousy u Hořic (1973), v Posázaví (1994) a v 90. letech na několika místech severní Moravy po dovozu jelenců z Finska,

kde byli rovněž dobře aklimatizováni. Současná početnost jelenců se udává pod 500 jedinců a roční lov okolo 40 kusů.

Další cizokrajný jelen — sika (*Cervus nippon*) pochází z Dálného východu. Oproti „domácímu“ jelenu lesnímu má subtilnější postavu i paroží a skvrnitou letní srst. Počátky jeho chovu spadají do konce 19. stol. (obora Kluk u Poděbrad, 1890 nebo 1891) a postupně se rozšířil do dalších obor bývalých velkostatků (Loučeň, Křinec, Lipí u Manětína, Opočno, Vacíkov, Janovice, Lešná, Libá u Chebu aj.). Mimo oplotené výběhy se sikové rozšířili po zrušení manětínských obor v západních Čechách v polovině 30. let 20. stol. a na severní Moravě během 2. světové války z obory Žádlovice u Lošic na Šumpersku. Dnes se soustřeďují ve dvou hlavních oblastech — v západních Čechách a na severní Moravě, dále jsou k vidění i v centru Českomoravské vrchoviny a na Jičínsku. Současné početní stavy se pohybují okolo 5 000 jedinců. Dodejme, že poddruhová příslušnost našich populací jelena siky není čistá — kromě siky japonského (*C. n. nippon*) byl v menší míře dovážen i robustnější sika Dybowského (*C. n. bortulorum*), který je nadále chován jen v oborách. Nepříjemnou skutečností je fakt, že se sika kříží s jelenem lesním (výskyt hybridních jedinců byl zaznamenán např. v západočeském Pošumaví) — kříženci jsou nadále plodní a vykazují znaky obou druhů.

Vysazení kamzíka horského (*Rupicapra rupicapra*) je prokazatelně mladšího data a odehrálo se až ve 20. stol. ve dvou oblastech — na severu Čech i Moravy. V obou případech byli vysazeni kamzíci alpského původu. První import kamzíků se uskutečnil v r. 1907–1908 do Jetřichovic na Děčín-