

Vývojové vztahy mezi paroháči

2. Jeleni – dlouhonozí a početní

V první části seriálu o jelenovitých (*Cervidae*; Živa 2012, 2: 90–92) jsme se věnovali jednomu tribu podčeledi jelenů (*Cervinae*) – muntzakům (*Muntiacini*). Nyní navážeme představením druhé skupiny této podčeledi. Tribus vlastních jelenů (*Cervini*) čítá 8 rodů a 21 druhů. Je však nutné dodat, že počet druhů není ustálen a může se měnit. Rovněž vnitřní členění skupiny není stabilní. V následujícím článku uvádíme tedy současný pohled založený na konsenzu prací mnoha autorů.

Jeleni tropické a subtropické Asie

Schéma příbuzenských vztahů tribu jelenů založené na posledních dosud publikovaných studiích ukazuje obr. 6. Zcela samostatnou vývojovou větev tvoří tři jihosijské druhy: axis indický (*Axis axis*, viz obr. 1), barasinga (*Rucervus duvaucelii*) a jelen Schomburgkův (*R. schomburgki*). Axis indický dnes žije v Indii (s výjimkou Himálaje a východních oblastí), Pákistánu, na Srí Lance, v Bangladéši a Nepálu. Paroží má členěno do tří výsad, přičemž očník (první výsada, nejbližší hlavě) svírá s lodyhou (hlavní „kmen“ parohu) tupý úhel, takže spodní část parohu vykazuje lyrovitý charakter. Dalšími odlišnostmi axise jsou výrazné zbarvení včetně tečkované srsti dospělých zvířat a znaky na lebce. Ekologicky je vázán na louky a otevřené tropické lesy různého typu.

Jeleni rodu *Rucervus* se vyznačují větvením opěráku (třetí výsada). Barasinga dostal své jméno z hindštiny – bara znamená 12 a sing je výsada. Obývá ve třech poddruzích střední (barasinga jižní – *R. d. branderi*), severovýchodní (barasinga východní – *R. d. ranjitsinhii*) a severní Indii a jižní Nepál (barasinga západní – *R. d. du-*

vaucelii). Dříve tento druh žil i v Bangladéši a Pákistánu. Jednotlivé formy se liší tvarem paroží, uší, kopýtek a velikostí ocasu. Způsobem života závisí na stojaté vodě a otevřených plochách, hlavně záplavových území v podhůří Himálaje. Pouze barasinga jižní obývá pastviny v okolí vod v tzv. sálovém lese centrální Indie. Obě pohlaví žijí celoročně spolu. Mimo Indii najdeme barasingu v chovech vzácně.

Jelen Schomburgkův žil v Zadní Indii, převážně v bažinatých biotopech povodí řeky Chao Phraya v centrálním Thajsku. Od 30. let 20. stol. bohužel vyhynul, v přírodě byl poslední jedinec uloven v r. 1932 a v zajetí dožil o 6 let později. Jeho paroží se vyznačovalo poměrně krátkou lodyhou a dlouhými výsadami. Oba druhy rodu *Rucervus* se od axise indického odštěpily zřejmě již v pliocénu před 2,9 miliony let.

Od ostatních jelenů se jako další samostatná vývojová větev oddělily asi před 1,6 milionu let dva druhy daňků: daněk evropský (*Dama dama*) a d. mezopotámský (*D. mesopotamica*). Vyznačují se lopatkovitým parožím (majícím původně čtyři výsady) a ztrátou špičáků. Místem vzniku daňků je zřejmě mírný pás východní Asie, odkud

expandovali dále na západ. Historicky jejich areál rozšíření zahrnoval již pouze Středomoří a Blízký východ. Díky tomuto areálu společnému s nejstaršími civilizacemi se daněk stal prvním lidmi chovaným jelenem (zprávy o chovu pocházejí už ze starého Řecka). V rámci celé čeledi rovněž drží rekord v počtu zemí (38), do nichž byl uměle zavlečen a kde žije zdivočele. Daněk evropský je také možná jedním ze dvou druhů jelenovitých původně žijících v Africe. Spekuluje se totiž o jeho výskytu v Egyptě nebo Etiopii.

Daněk mezopotámský se od evropského liší zejména tvarem paroží (redukovaný očník, úzký konec paroží) a absencí černého lemu kolem obrůtku (světle, nejčastěji bíle zbarvené hýždě). Obýval jihozápadní Asii (Malá Asie a Persie), kde byl téměř vyhuben. Dnes žijí dvě malé populace v Íránu, několik vysazených skupin v Izraeli a stabilní populaci chovají evropské zoologické zahrady. Řada zoologů ho považuje za poddruh daňka evropského.

Postavení jelena lyrorohého (*Panolia eldii*, obr. 5) a jelena milu (*Elaphurus davidianus*, obr. 7) je pro zoology nezodpovězenou otázkou velmi dlouhou a zřejmě se to v blízké době nezmění. Dnes se řadí buď do samostatné vývojové větve, nebo se jelen lyrorohý dává do příbuzství barasingy a jelena Schomburgkova (rodu *Rucervus*), s nimiž má společnou řadu znaků – např. lyrovitý tvar paroží nebo větvený opěrák. Společnými znaky jelena lyrorohého s jelenem milu jsou dlouhý ocas a široce otevřená kopýtká sloužící k pohybu v bažinatých oblastech. Jelen lyrorohý žije ve třech poddruzích v Zadní Indii (jelen manipurský – *P. e. eldii*, j. indočínský – *P. e. siamensis* a j. barmský – *P. e. thamin*). Svědčí mu nížiny, louky a zátopené savany (posledních asi 150 až 200 jedinců jelena manipurského obývá dokonce pouze plovoucí ostrov tvořený vodní vegetací na jezeře Loktak v indickém státě Manipur). Tato místa však zároveň nejlépe vyhovují zemědělcům, což vede ke konfliktům, v nichž jelen logicky ztrácí. Jde zřejmě o druh pocházející z mírného pásu střední nebo severní Číny a do tropů se rozšířil druhotně.

Jelen milu byl v přírodě (střední a jižní Čína) vyhuben již v 19. stol. a přežil jen díky chovu v oborách (nyní i u nás) a zoologických zahradách. V 80. letech 20. stol. byl opět vysazen do některých rezervací v Číně. V současné době se uvažuje o jeho původu coby kříženci – po otci wapiti (viz členění jelena evropského dále) a po matce jelen lyrorohý. K tomu mohlo dojít velmi dávno, zřejmě již v pozdním pliocénu. Odvážnější teorie říkají, že v jelenovi milu koluje krev dokonce pěti druhů: wapitiho, jelena lyrorohého, siky, jelena Schomburgkova a sambara indického.

Sambaři (*Rusa*) jsou jeleni výhradně lesní, žijící ve čtyřech druzích v tropické jižní a jihovýchodní Asii. Jde buď o samostatnou skupinu zahrnující i jelínky rodu



1 Axis indický (*Axis axis*) je nejpočetnějším indickým jelenem, nicméně dnes žije již jen v chráněných územích. V evropských zoologických zahradách se s ním můžeme setkat velmi často, ale v České republice nyní chován není.

Tab. 1 Přehled zástupců podčeledi jelenů (*Cervinae*) – obou tribů (*Cervini* a *Muntiacini*) – včetně jejich rozšíření, stupně ohrožení a zařazení v chovných programech zoologických zahrad v Evropě a Severní Americe. Kategorie ohrožení jsou převzaty z červeného seznamu ohrožených druhů z r. 2011 Mezinárodního svazu pro ochranu přírody (IUCN): EX – vyhubený, CR – kriticky ohrožený, EN – ohrožený, VU – zranitelný, DD – chybí údaje pro posouzení. Kategorie populačních trendů jsou rovněž převzaty z červeného seznamu IUCN: + populace roste; ↔ populace je stabilní; – populace klesá; ? trend populace je neznámý. EEP = Evropský záchranný program; ESB = Evropská plemenná kniha; SSP = Americký záchranný program; PMP = Americká plemenná kniha; * chovný program je veden pouze pro následující poddruhy: *Cervus elaphus barbarus*, *C. nippon pseudaxis*, *Elaphodus cephalophus cephalophus*. Muntžak sumaterský a m. sundský jsou některými autory považováni za poddruhy muntžaka červeného.

České jméno	Latinské jméno	Výskyt	Kategorie ohrožení	Chovný program
axis indický	<i>Axis axis</i>	Přední Indie	?	
barasinga	<i>Rucervus duvaucelii</i>	Přední Indie	VU, –	
jelen Schomburgkův	<i>Rucervus schomburgki</i>	původně Zadní Indie	EX	
jelínek baveánský	<i>Hyelaphus kuhlii</i>	Indonésie	CR, ↔	
jelínek kalamiánský	<i>Hyelaphus calamianensis</i>	Filipíny	EN, –	SSP
jelínek vepří	<i>Hyelaphus porcinus</i>	Přední a Zadní Indie	EN, –	
daněk evropský	<i>Dama dama</i>	Evropa	?	
daněk mezopotámský	<i>Dama mesopotamica</i>	západní Asie	EN, +	EEP
jelen milu	<i>Elaphurus davidianus</i>	východní Čína	CR, +	PMP
jelen lyrorohý	<i>Panolia eldii</i>	Zadní Indie	EN, –	SSP
sambar skvrnitý	<i>Rusa alfredi</i>	Filipíny	EN, –	SSP
sambar indický	<i>Rusa unicolor</i>	jižní a jihovýchodní Asie	VU, –	
sambar ostrovní	<i>Rusa timorensis</i>	Indonésie	VU, –	
sambar luzonský	<i>Rusa marianna</i>	Filipíny	VU, –	
jelen evropský	<i>Cervus elaphus</i>	Evropa, severní Afrika, západní Asie	+	PMP*
wapiti	<i>Cervus canadensis</i>	východní Asie, Severní Amerika	+	
jelen bělohubý	<i>Cervus albirostris</i>	střední Asie	VU, ?	PMP
jelen středoasijský	<i>Cervus yarkandensis</i>	střední Asie	?	ESB, PMP
jelen šu	<i>Cervus wallichii</i>	střední až východní Asie	?	
jelen mandžuský	<i>Cervus xanthopygus</i>	východní Asie	?	
sika	<i>Cervus nippon</i>	východní Asie	+	EEP*
muntžak chocholatý	<i>Elaphodus cephalophus</i>	Čína	–	PMP*
muntžak žlutý	<i>Muntiacus atherodes</i>	Borneo	–	
muntžak tmavý	<i>Muntiacus crinifrons</i>	východní Čína	VU, –	
muntžak hnědý	<i>Muntiacus feae</i>	Barma, Thajsko	DD, ?	
muntžak gongšanský	<i>Muntiacus gongshanensis</i>	Zadní Indie	DD, –	
muntžak červený	<i>Muntiacus vaginalis</i>	jihovýchodní Asie	–	
muntžak sumaterský	<i>Muntiacus montanus</i>	Sumatra	DD, ?	
muntžak sundský	<i>Muntiacus muntjak</i>	Velké Sundy, Malajsie, Thajsko	DD, –	
muntžak puhoatský	<i>Muntiacus puhoatensis</i>	Vietnam	DD, ?	
muntžak listový	<i>Muntiacus putaoensis</i>	východní Indie, Barma, jižní Čína	DD, –	
muntžak malý	<i>Muntiacus reevesi</i>	východní Asie	–	
muntžak Rooseveltových	<i>Muntiacus rooseveltorum</i>	jižní Čína, Laos, Vietnam	DD, –	
muntžak černý	<i>Muntiacus truongsongensis</i>	jižní Čína, Laos, Vietnam	DD, –	
muntžak obrovský	<i>Muntiacus vuquangensis</i>	Laos, Kambodža, Vietnam	EN, –	

Hyelaphus, anebo patří do příbuzenstva jelenů rodu *Cervus*. Paroží sambarů se člení do tří výsad. K jejich nápadným znakům patří výrazné předoční žlázy, absence hlasité vokalizace v říji nebo „zrcátka“ v zadních partiích těla. Jednoznačně vývojově původnější jsou menší filipínské druhy: sambar skvrnitý (*Rusa alfredi*, obr. 9) a s. luzonský (*R. marianna*), který zahrnuje poddruhy sambar mindorský (*R. m. barandana*) a s. mindanajský (*R. m. nigella*). Jednotlivé filipínské ostrovy obývá vždy pouze jeden z těchto druhů nebo poddruhů. K původním znakům patří vedle tečkování v dospělosti, které se zachovalo u sambara skvrnitého (bývá označováno jako projev juvenilnosti daného druhu, protože jinak jsou většinou skvrnitá jen mláďata), také stavba lebky (ušší u sambara skvrnitého).

Sambar ostrovní (*R. timorensis*) a sambar indický (*R. unicolor*, obr. 8) jsou druhy vývojově pokročilejší, ale jejich pozice ve vývojovém stromu jelenů je zatím značně nejistá. Sambar indický netvoří velká

stáda, ale jen malé skupiny (nebo se pohybuje samotářsky). Oba druhy představují velké jeleny nejlépe přizpůsobené lesnímu prostředí. Sambar indický obývá celou jižní a jihovýchodní Asii od Indie po jihovýchodní Čínu včetně Sumatry, Bornea a Tchaj-wanu. Jako lovná zvěř byl vysazen na mnoha místech, např. na Novém Zélandu. Sambar ostrovní žije východně od této oblasti – na Jávě a malých Sundách a spolu se sambarem luzonským na několika ostrovech Filipín. Zatímco na Jávě a Bali je druhem původním, na ostatní ostrovy (Timor, Komodské ostrovy aj.) zřejmě doplavil v nedávné době, případně byl zavlčen člověkem. Přestože sambarý znal již Aristoteles, tak s největší pravděpodobností rod *Rusa* v historické době nikdy nedosáhl Evropy ani západní Asie.

Podobně problematické fylogenetické a taxonomické postavení mají jelínci rodu *Hyelaphus*. Dlouho byli zahrnováni do rodu *Cervus* a posledních 20 let pak často (a občas stále jsou) do rodu *Axis*. Jak jsem

2 Jelen bělohubý (*Cervus albirostris*) v Zoo Ústí nad Labem

3 Jelínek baveánský (*Hyelaphus kuhlii*) je dnes neohroženějším druhem jelenovitých. V přírodě zbývá asi 300 jedinců. Mimo několika zoo v Indonésii a Malajsii ho můžete vidět v Poznani a Edinburgu.

4 Vzácný jelen bucharský (*Cervus yarkandensis bactrianus*) ze Střední Asie, jehož evropskou plemennou knihu zpracovává Zoopark Chomutov.

5 Jelen lyrorohý (*Panolia eldii*) – poddruh j. manipurský (*P. e. eldii*) v Zoo Guváhátí v indickém Ásámu

6 Fylogeneze recentních druhů tribu vlastních jelenů (*Cervini*). Schéma představuje konsenzus založený na řadě studií používajících morfologické i molekulární znaky. Délky úseček neodpovídají časové ose.

7 Jelen milu (*Elaphurus davidianus*) má nejen pohnutou historii, kdy mu hrozilo vyhubení, ale jeho taxonomické postavení vyvolává mezi zoology řadu otázek.



2



3

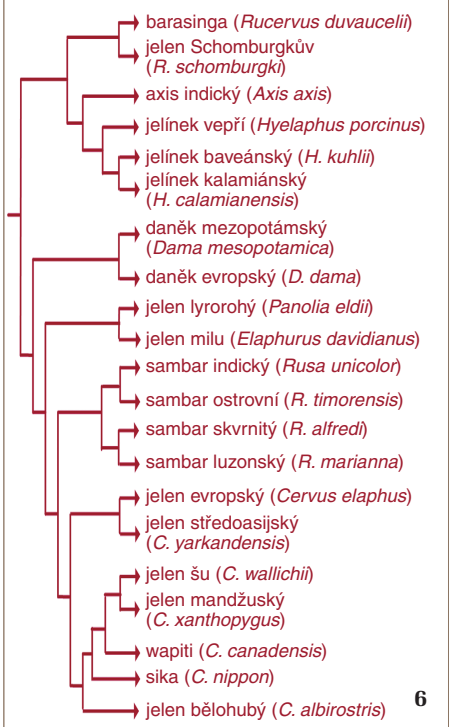


4



5

Fylogeneze tribu jeleni (Cervini)



6



7



již zmínil, někdy se uvádějí v příbuzenstvu sambarů, jindy axise indického (obr. 6). Do rodu *Hyelaphus* patří tři nejmenší příslušníci vlastních jelenů: jelínek vepří (*H. porcinus*), j. baveánský (*H. kuhlii*, obr. 3) a j. kalamianský (*H. calamianensis*). Stejně jako sambari i jelinci mají paroží větveno maximálně do tří výsad. Jejich domovem je vysoká tráva v blízkosti vod a bažin. Největší z nich – jelínek vepří žije v záplavových savanách od Pákistánu přes severní Indii a jižní Nepál až po Barmu. Další izolované populace patří k poddruhu jelínek indočínský (*H. p. annamiticus*) lze nalézt pod Annamským pohořím v Kambodži. Jelínka vepřího můžeme označit za ekologického kompetitora axise indického, přičemž má převahu na vlhčím východě, kdežto axis je úspěšnější na o něco sušším západě. Oba menší příbuzní jelínka vepřího jsou pak endemity malých ostrovů Indonésie (Bawean) a Filipín (Calamian), jelínek baveánský žil zřejmě ještě v historické době i na Jávě. V současnosti je tento druh, který se od j. kalamianského liší zejména rovnější lodyhou paroží a zbarvením, nejohroženějším zástupcem celé čeledi.

Jeleni mírného pásu

Zatímco většina výše uvedených druhů je stabilní, ale má nejisté příbuzenské vztahy s druhy ostatními, členění jelenů rodu *Cervus* ze severní Eurasie je velmi problematické na druhové úrovni. Jejich původní třídění bylo založeno na porovnávání tvaru paroží a lebek. Ty však lze ovlivnit výživou, takže dnes se upřednostňuje srovnávání podle kresby na srsti, celé kostry a zejména molekulárně biologických znaků. Tyto jeleny můžeme rozdělit minimálně na pět druhů (zřejmě ale mnohem více, viz dále), přičemž se mezi sebou, je-li jim to umožněno, rádi kříží. Centrem jejich vzniku byla zřejmě střední Asie, odkud se šířili několika směry na východ i západ. Dnes se za jednoznačně samostatné druhy považují jelen bělohuby (*C. albirostris*, obr. 2; Himálaj a Tibet), sika (*C. nippon*; asi 16 poddruhů ve východní Asii od severního Vietnamu po Japonsko a Koreu; sika znamená v japonštině jelen), wapiti (*C. canadensis*, obr. 10; asi 9 poddruhů v Asii od střední Sibíře dále na východ a jako jediný příslušník z celého tribu žije i v Severní Americe), jelen evropský (*C. elaphus*; 3–9 poddruhů v Evropě po Ural, na Blízkém východě, sporně též v severozápadní Africe) a jelen středoasijský (*C. yarkandensis*). Od něho se občas vyčleňuje jelen bucharský (*C. yarkandensis bactrianus*, obr. 4). Zvláštní pozici má také jelen mandžuský (*C. xanthopygus*) z východní Asie, jehož oblast výskytu ze všech stran obklopuje areál wapitiho. Jako samostatný druh bývá vyčleňován jelen šu (*C. walliichi*); až tři poddruhy v Kašmíru, Tibetu a S-čchuanu). Někteří autoři navrhují i povýšení části poddruhů siky na druhy.

8 Sambar indický (*Rusa unicolor*)

v národním parku Ranthambore, Indie

9 Sambar skvrnitý (*R. alfredi*)

v zoologické zahradě Děčín

10 Wapiti sibiřský (*Cervus canadensis sibiricus*)

v Zoo Ostrava. Většina jedinců tohoto poddruhu chovaná v evropských zoo se nachází na Moravě (Brno, Olomouc, Ostrava). Snímky J. Pluháčka

phus; 3–9 poddruhů v Evropě po Ural, na Blízkém východě, sporně též v severozápadní Africe) a jelen středoasijský (*C. yarkandensis*). Od něho se občas vyčleňuje jelen bucharský (*C. yarkandensis bactrianus*, obr. 4). Zvláštní pozici má také jelen mandžuský (*C. xanthopygus*) z východní Asie, jehož oblast výskytu ze všech stran obklopuje areál wapitiho. Jako samostatný druh bývá vyčleňován jelen šu (*C. walliichi*); až tři poddruhy v Kašmíru, Tibetu a S-čchuanu). Někteří autoři navrhují i povýšení části poddruhů siky na druhy.

Z hlediska příbuzenských vztahů se rod *Cervus* dělí na dvě skupiny. V jedné najdeme jelena evropského a středoasijského. Ve druhé zůstávají ostatní asijské a severoamerické formy. Takže wapiti má blíže k sikovi než k jelenu evropskému, i když v minulosti byly poddruhy wapitiho považovány za poddruhy j. evropského. Mezi znaky ukazujícími na větší příbuznost wapitiho se sikou než s j. evropským patří barva srsti, ale také imunitní systém. Na základě porovnávání podobnosti mitochondriální DNA došlo k osamostatnění předka jelena evropského od jeho asijských příbuzných asi před 800 tisíci lety.

Z východní větve se nejprve vyčlenil jelen bělohuby, který býval dříve řazen do samostatného rodu *Przewalskium* a označován jako jelen Thoroldův. Wapiti se od siky oddělil před 570 tisíci lety. Japonské poddruhy siky se od svých pevninských příbuzných odštěpily asi před 410 tisíci lety. Časové údaje jsou však pouze orientační, protože jednotlivé studie (často používající i stejnou metodiku) se povážlivě liší v závislosti na analyzovaných genech a fosilních zástupcích, kteří byli k dataci použiti.

Co se týče situace v Evropě, tak podle původních morfologických prací se na tomto kontinentě rozlišovalo 7 poddruhů jelena evropského. Nová studie týmu pod



vedením A. Skoga publikovaná v r. 2009 a založená na porovnávání dvou elementů mitochondriální DNA navrhuje užít členění jelenů v Evropě na pouhé tři poddruhy: *C. elaphus montanus* jižně od Karpat na Balkáně, *C. e. elaphus* na sever a západ od Karpat a Alp a *C. e. corsicanus* na ostrovech Korsika a Sardinie a v severní Africe. Tento středomořský poddruh je příbuzensky vzdálenější než ostatní. Vysvětlením existence těchto linií jsou tři refugia v době ledové: Pyrenejský poloostrov (*C. e. elaphus*), středomořské ostrovy (*C. e. corsicanus*) a Balkán (*C. e. montanus*). Jednou z dosud otevřených otázek je původ jelenů v severní Africe (tradičně uváděný jelen berberský – *C. e. barbarus*) a na Korsice a Sardinii (*C. e. corsicanus*). Jeleni z těchto oblastí (resp. laně, protože pro srovnání byla použita mtDNA, která se dědí výhradně po mateřské linii), jsou si totiž vzájemně velmi příbuzní. Otázkou tedy zůstává, zda původně žili na ostrovech a ve starověku byli dovezeni do severní Afriky, nebo zda severoafričtí jeleni byli převezeni na zmíněné ostrovy.

V příští závěrečné části se budeme věnovat srncům, losům a jelenovitým Nového světa.