

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Jakub Červeňák

Fylogeografia a ochránářská genetika vzácných palearktických megaherbivorů

Phylogeography and conservation genetics of rare palearctic megaherbivores

Bakalářská práce

Školitel: doc. RNDr. Pavel Hulva, Ph.D.

Praha, 2022

Pod'akovanie

Ďakujem svojmu školiteľovi Pavlovi Hulvovi za odborné vedenie a trpezlivosť pri písaní tejto práce a svojej rodine a priateľom za neustálu podporu a cenné rady

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 4.5.2022

Podpis

Abstrakt

Táto literárna rešerš je zameraná na preživšie druhy pleistocénnych megaherbivorov v palearktiskej oblasti. Popisuje základné členenie herbivorov podľa trofickej niky, adaptácie spojené s typom potravy a uplatnenie Copeho pravidla v evolúcii kopytníkov. Následne rozoberá rôzne prístupy v definovaní megafauny a dôvody extinkcií veľkých živočíchov na konci pleistocénu a v priebehu holocénu. V závere všeobecnej časti zdôrazňuje význam zástupcov megafauny ako kľúčových druhov a koncepty downsizingu, s ním spojeného trofického downgradingu a myšlienku rewildingu.

V druhej časti je u losa mokradňového (*Alces alces*), zebra hrivnatého (*Bison bonasus*) a koňa Przewalského (*Equus przewalskii*) podľa dostupnej literatúry popísaná pleistocénna história druhu, fylogeografia a výrazná antropogénna redukcia areálu v holocéne. Napokon je preberaná história snáh o záchranu druhu a súčasné poznatky o ochranárskej genetike týchto druhov v súvislosti s prekonaným bottleneck efektom.

Kľúčové slová: pleistocénna megafauna, bottleneck, reintrodukcia, rewilding, browsing, grazing

Abstract

This review is focused on the surviving species of Pleistocene megaherbivores in the Palearctic realm. It describes a basic classification of herbivores depending on their trophic niche, the adaptations associated with diet and an application of Cope's rule in evolution of ungulates. This is followed by a description of different approaches in defining megafauna and causes of large animals extinctions at the end of the Pleistocene and during the Holocene. At the end of the general part of this work, the importance of megafaunal elements as keystone species and concepts of downsizing, associated trophic downgrading and the idea of rewilding are being emphasized.

In the second part of the work, Pleistocene history, phylogeography and marked reduction of range during the Holocene are described for elk (*Alces alces*), European bison (*Bison bonasus*) and Przewalski's horse (*Equus przewalskii*) according to the available literature. Finally, a history of the efforts to save the species and current knowledge on conservation genetics related to an overcome bottleneck effect are ascertained.

Key words: Pleistocene megafauna, bottleneck, reintroduction, rewilding, browsing, grazing

Použité skratky

BP	Pred súčasnosťou (Before Present)
DNA	Deoxyribonukleová kyselina
ESU	Evolučne významná jednotka (Evolutionary Significant Unit)
LGM	Posledné ľadovcové maximum (Last Glacial Maximum)
MRCA	Posledný spoločný predok (Most Recent Common Ancestor)
Ma	Milión rokov (Megaannum)
mtDNA	Mitochondriálna DNA
NP	Národný park (v Poľsku „Park Narodowy“)
SSR	Mikrosatelit (Simple Sequence Repeat)

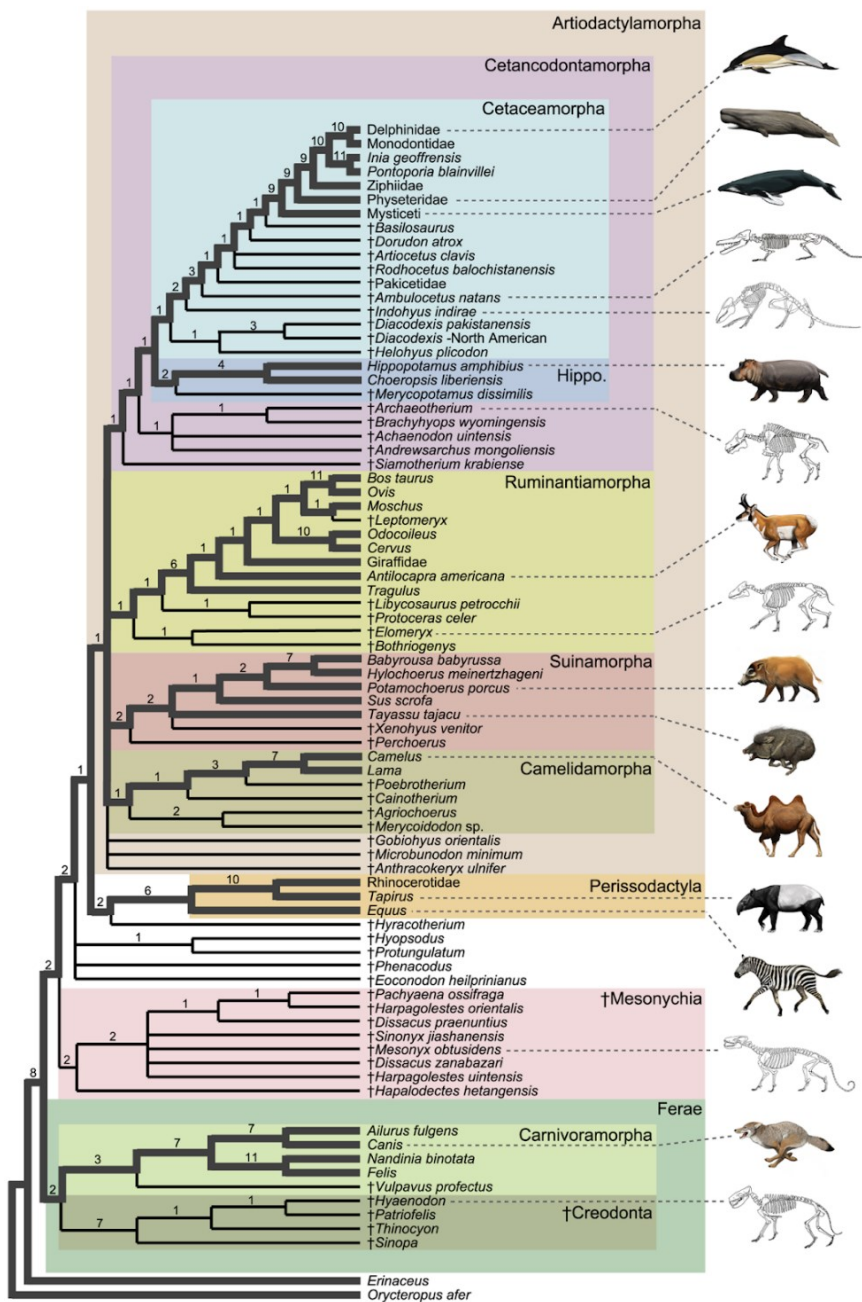
Obsah

1. ÚVOD	7
2. LOS MOKRAĎOVÝ	
2.1 Charakteristika druhu	14
2.2 Pleistocénna biogeografia losa	15
2.3 Fylogeografia losa	15
2.4 Holocénna história losa	16
2.5 Recentná situácia a ochrannárska genetika losa	17
3. ZUBOR HRIVNATÝ	
3.1 Charakteristika druhu	21
3.2 Pleistocénna história zubra	21
3.3 Holocénna história zubra	22
3.4 Recentná situácia a ochrannárska genetika zubra	23
4. KÔŇ PRZEWALSKÉHO	
4.1 Charakteristika druhu	25
4.2 Holocénna história koňa	25
4.3 Recentná situácia a ochrannárska genetika koňa	26
5. ZÁVER	29
6. POUŽITÁ LITERATÚRA	30

1. ÚVOD

Fylogenetické vzťahy kopytníkov

V palearktiskej oblasti sú v období antropocénu dominantnými megaherbivormi zástupcovia kopytníkov. Tie sú ďalej v tejto bakalárskej práci reprezentované tromi druhmi: losom mokradňovým (*Alces alces*) z čeľade jeleňovitých (*Cervidae*), zubrom hrivnatým (*Bison bonasus*) z čeľade turovitých (*Bovidae*) a koňom Przewalského (*Equus przewalskii*) z čeľade koňovitých (*Equidae*). Fylogenéza kopytníkov ako aj príbuzenské vzťahy týchto čeľádí sú zobrazené na Obr. č. 1 (viď postavenie rodu *Equus*, *Cervus* a *Bos*).

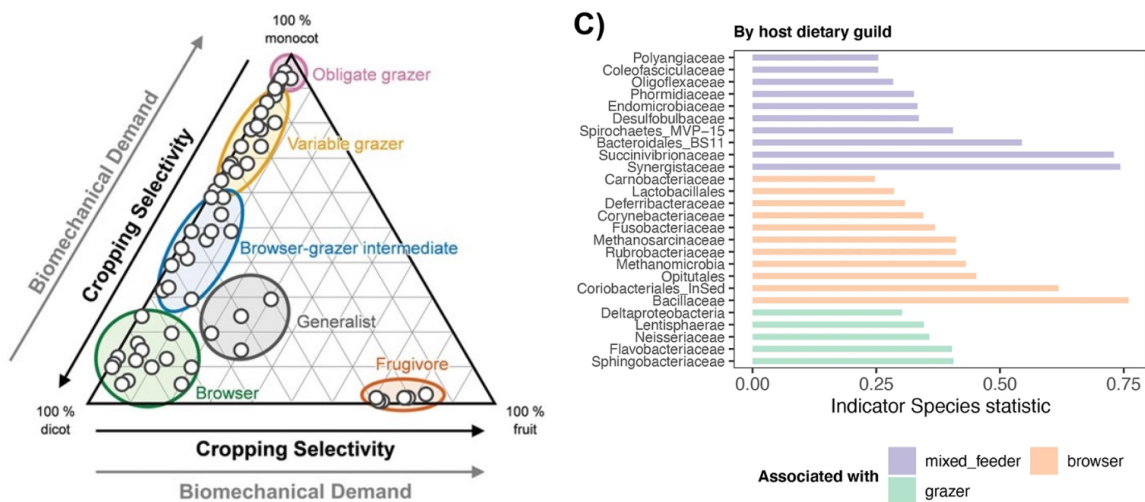


Obr. č. 1 – Fylogenetické vzťahy na základe morfológických a molekulárnych dát medzi popisovanými líniami kopytníkov, ktoré sú reprezentované vybranými rodmi. Vetvy vedúce k vymretým taxónom sú znázornené tenkou čiarou. Prevzaté zo (Spaulding, O’Leary, a Gatesy 2009)

Kategorizácia herbivorov podľa ekologickej niky

Tradične sú herbivory rozdeľované do troch skupín: browser – druh, ktorý sa primárne živí listami dvojkličnolistových rastlín a plodmi, grazer – primárne sa živiai jednokličnolistovými travinami a mixed (= intermediate) feeder, ktorého potravu tvorí zmes jedno- a dvojkličnolistových rastlín so zmenami v pomere podľa doby a miesta výskytu (Hofmann a Stewart 1972 vo Wang, Zelditch, a Badgley 2021). Existujú však aj rôzne ďalšie detailnejšie kategorizácie vychádzajúce z tej vyššie popísanej – napr. šesť skupín navrhnutých pri skúmaní čeľade turovítých (*Bovidae*) (Gagnon a Chew 2000), ktoré možno vidieť na Obr. č. 2.

Pri porovnávaní jednotlivých gíld môžeme pozorovať rozdiely z hľadiska biomechanickej náročnosti na spracovanie potravy a selektivity pri pasení (Obr. č. 2), morfológické rozdiely v stavbe lebky (Wang, Zelditch, a Badgley 2021) alebo rozdiely v zložení a diverzite mikrobiómu v tráviacej sústave (Rojas et al. 2021) – Obr. č. 3.



Obr. č. 2 (vľavo) – Diagram znázorňujúci potravné spektrum prežúvavcov (*Ruminantia*) na príklade 100 druhov turovítých (*Bovidae*). Prevzaté z (Wang, Zelditch, a Badgley 2021)

Obr. č. 3 (vpravo) – Čeľade baktérií so významnou mierou výskytu v afrických herbivorochoch z jednotlivých gíld (11 hostiteľských druhov z 5 čeľadi) na základe analýz indikátorových druhov. Prevzaté z (Rojas et al. 2021)

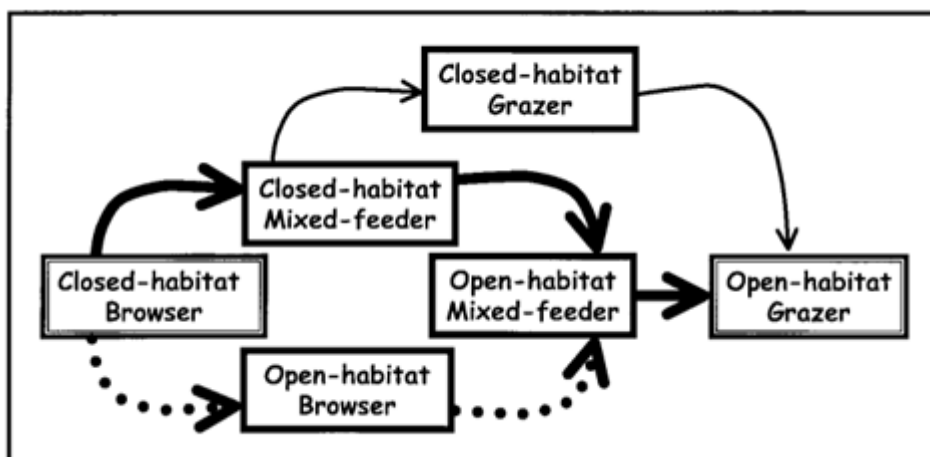
Evolučné trendy vo vzťahu potravy a priestorovej niky u herbivorov

U dnešných kopytníkov je zreteľný vzťah medzi preferovaným typom habitatu a spôsobom obživy. Uzavreté a zmiešané (polouzavreté resp. polootevorené) habitaty typicky obývajú herbivory typu

browser, zatiaľ čo v otvorených habitatoch sú to typy grazer a mixed feeder. Existujú však aj ďalšie možné kombinácie s výnimkou spojenia uzatvorený habitat – grazer a otvorený habitat – browser.

Pomocou evolučných modelov a štatistických metód bol za najpravdepodobnejší spôsob, akým mohlo dôjsť k rozšíreniu pôvodného stavu u primitívnych kopytníkov – browser v uzatvorenom habitate (Janis 1982; Pérez-Barbería v Gordon, a Nores 2001) – o ostatné kategórie, ktoré môžeme nájsť u dnešných zástupcov, označený nasledujúci scenár. Prvým krokom bolo rozšírenie potravnej niky a teda prechod k typu mixed feeder, pričom preferovaným habitatom boli stále uzavreté porasty. Rozšírenie potravnej niky umožnilo následné obsadenie otvorenej krajiny a ako tretí krok mohlo v tomto prostredí dôjsť k špecializácii a zúženiu potravnej niky na typ grazer (vid' Obr. č. 4).

Prvotná a teda kľúčová tak podľa tohto scenára nebola adaptácia na zmiešaný typ habitatu, ale na zmiešaný typ potravy. Tento predpoklad podporuje aj skutočnosť, že nebol zaznamenaný žiaden priamy prechod browser → grazer, zatiaľ čo priama zmena uzatvorený → otvorený habitat áno (Pérez-Barbería, Gordon, a Nores 2001).



Obr. č. 4 – Diagram znázorňujúci mieru pravdepodobnosti rôznych možností prechodu od stavu browser/uzatvorený habitat po stav grazer/otvorený habitat. Hrubé plné šípky ukazujú prechody s pravdepodobnosťou signifikantne vzdialenou od nuly, tenké plné šípky inú možnú cestu, ktorú však ďalšie testy nepotvrdili a bodkované šípky znázorňujú prechody, ktoré neboli štatisticky podporené. Prevzaté z (Pérez-Barbería, Gordon, a Nores 2001)

Od herbivorov k megaherbivorom

Evolučný fenomén známy ako Copeho pravidlo popisuje trend vo zväčšovaní telesnej veľkosti živočíchov v rámci fylogenetických línií v priebehu geologického času (Cope 1887 v Raia et al. 2012). Skúmanie tohto javu ukazuje, že súvisí s narastajúcou ekologickou špecializáciou a expanziou pri obsadzovaní novej niky na úrovni celého kládu (Raia et al. 2012). Rozšírenie otvorených habitatov

a diverzifikácia kopytníkov v strednom miocéne (Janis 2008) mohli byť práve udalosťami ktoré viedli k evolúcii veľkých kopytníkov až na úroveň megaherbivorov (Raia et al. 2012).

Megafauna a megaherbivor – rôzne definície a nové prístupy

Hoci sa termín megafauna v odborných kruhoch a publikáciách vyskytuje čoraz častejšie, dodnes preň neexistuje jednotná definícia a chápanie tohto pojmu sa naprieč odbornou literatúrou značne líši. Keďže iba minimum štúdií zahŕňa v tomto koncepte aj funkčné vlastnosti daných druhov v ekosystéme a charakteristika čisto na základe veľkosti jednoznačne nie je možná pre všetky typy habitatov, boli nedávno navrhnuté nové termíny pre popis takýchto živočíchov zohľadňujúce aj iné aspekty, než len telesnú veľkosť či váhu.

Funkčná megafauna (functional m.) je teda označenie pre „podskupinu najväčších druhov daného kládu či gildy, ktoré majú zreteľne odlišné funkčné vlastnosti“ (Moleón et al. 2020) a typicky sú rozdielne z hľadiska life-histories. Vrcholovou megafaunou (apex m.) sú „druhy tak veľké, že unikli väčšine neantropogénnej predácie v čase dospelosti“ (Moleón et al. 2020). A napokon kľúčová megafauna (keystone m.) reprezentuje prístup reflektujúci predpoklad, že najväčšie druhy v danom prostredí budú mať nepomerne významný efekt na jeho štruktúru a fungovanie a spájajúci tak v sebe termín megafauna s konceptom kľúčového druhu (Moleón et al. 2020).

Známa definícia z knihy, ktorá nesie slovo megaherbivor v názve určuje tento pojem pre bylinožravce presahujúce v dospelosti váhu 1 000 kg na základe skutočnosti, že dané druhy sa od svojich menších príbuzných výrazne líšia takmer vo všetkých ekologických a life-history aspektoch (Owen-Smith 1988). Môže tak byť dobrým príkladom myšlienky funkčnej megafauny, no nedovoľuje takto označiť druhy pod pevnou hranicou jednej tony, hoci v danom habitate sú najväčšie a hrajú v ňom rovnako významnú úlohu. V názve tejto bakalárskej práce je v rámci terminológie vyššie uvedených navrhovaných pojmov uplatnený koncept kľúčovej megafauny.

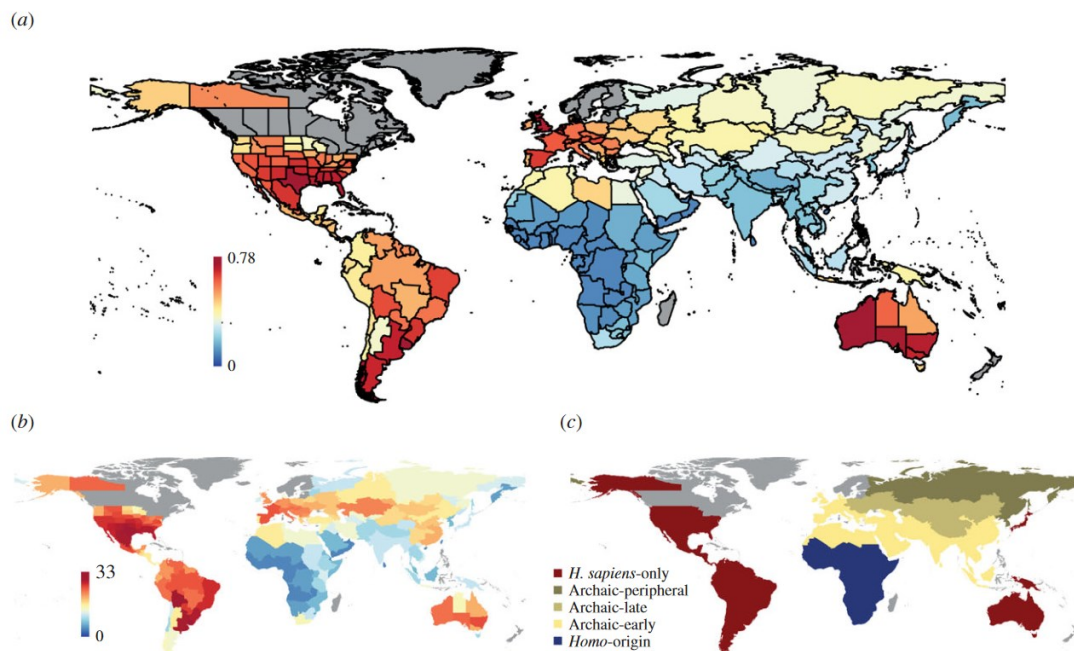
Príčiny vymierania pleistocénnej megafauny

Nakoľko boli extinkcie megafauny na konci pleistocénu a v priebehu holocénu spôsobené klimatickými zmenami a nakoľko pôsobením človeka je dlho diskutovanou otázkou, ktorú nie je jednoduché zhodnotiť na globálnej úrovni (Barnosky et al. 2004). Štúdia, v ktorej boli porovnané údaje o extinkcii 177 druhov cicavcov (v tomto prípade ≥ 10 kg) v období 132 000 – 1 000 rokov BP na úrovni štátov s poznatkami o šírení homininov a rôznymi modelmi zmien klimatických podmienok však ukazuje, že intenzita vymierania je silne spojená so šírením človeka a jemu príbuzných druhov a podporuje predpoklad, že hominini v týchto udalostiach figurujú ako primárny faktor (Sandom et al. 2014).

Model kombinujúci vplyv človeka a klímy koreluje s extinkciami najlepšie, no zlepšenie oproti modelu iba s vplyvom človeka je len slabé, zatiaľ čo čisto klimatický model nevysvetľuje ani 25 % variácie. Intenzita extinkcií jasne stúpa v oblastiach s kratším obdobím koevolúcie homininov

a megafauny, pričom vysoké hodnoty dosahuje všade, kde ako prvý dorazil *Homo sapiens* (porovnaj Afriku vs Ameriku a Austráliu na Obr. č. 5).

V palearkte, ktorý nie je ani miestom pôvodu rodu *Homo*, no ani oblasťou kam dorazil iba *H. sapiens* možno aj so zreteľom na skutočnosť, že Eurázia predstavuje jedinou oblasť, kde sa korelácie po zahrnutí klímy v kombinovanom modeli zlepšili, predpokladať veľmi komplexnú históriu z hľadiska extinkčných udalostí týkajúcich sa pleistocénnej megafauny (Sandom et al. 2014).



Obr. č. 5 – Intenzita extinkcií veľkých cicavcov (≥ 10 kg) v období 132 000 – 1 000 BP a paleobiogeografia homininov. (a) Podiel vyhynutých druhov veľkých cicavcov v jednotlivých štátoch (b) Ich kumulatívny počet pre dané štáty (c) Rôzne štádiá šírenia homininov tak, ako boli popísané v zdrojovom článku. Prevzaté zo (Sandom et al. 2014)

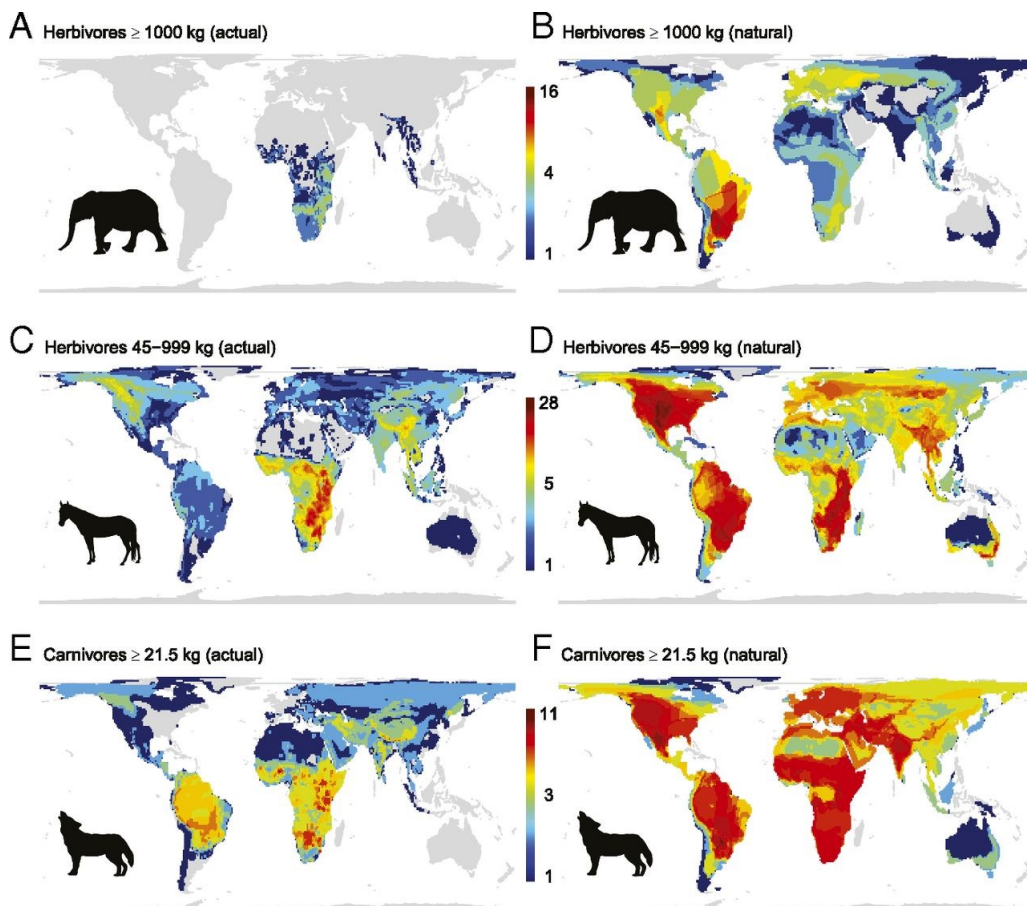
Downsizing, trofický downgrading a trofický rewilding

Vytrácanie sa značného množstva druhov veľkých živočíchov – ako aj rastlín – z ekosystémov je proces, ktorý býva označovaný ako downsizing. Dochádzalo k nemu v prehistorických a historických časoch a na mnohých miestach prebieha aj dnes (Schweiger a Svenning 2020).

Na počiatku minulej dekády bol prvýkrát použitý termín trofický downgrading, ktorý označuje odstránenie veľkých vrcholových konzumentov a jeho dopady na fungovanie celého ekosystému. Autori tohto termínu vtedy poukázali na význam top-down riadenia trofických kaskád a ďalších interakcií a skutočnosť, že komplexný vplyv, aký druhy na vrchole týchto reťazcov majú na celý ekosystém často môžeme pozorovať až v momente, keď z neho zmiznú, nech už je príčina akákoľvek. Skrze absenciu takýchto druhov dochádza k reťazovým reakciám, ktorých efekty v rôznych prípadoch zahŕňajú vplyv na typ vegetačného pokryvu, frekvenciu a rozsah výskytu požiarov, šírenie patogénov

vrátane parazitov, invázie nepôvodných druhov či dokonca na biogeochemické cykly v pôde, vo vode a v atmosfére (okrem iného aj na sekvestráciu CO₂). Napokon tak má vyradenie vrcholových konzumentov spolupôsobením všetkých faktorov často dopad aj na celkovú biodiverzitu daného habitatu – a to negatívny (Estes et al. 2011 a obsiahnuté referencie)

Termín rewilding bol od jeho prvého výskytu použitý vo viacerých významoch a môže označovať hneď niekoľko rozdielnych prístupov (Jørgensen 2015). Koncept pleistocénneho rewildingu (Donlan 2005; Josh Donlan et al. 2006) bol prvý, ktorý pracoval s myšlienkou návratu ekologických vzťahov v ekosystéme až do podoby, akú mal pred nástupom holocénu a stratou väčšiny dnes vyhynutej megafauny – ostatné prístupy pracovali maximálne s obdobím neolitu (Jørgensen 2015). Projekt s podobným cieľom však pod názvom Pleistocénny park v Rusku začal už na konci 80-tych rokov minulého storočia – v literatúre o tomto projekte však nie je používané slovo rewilding (Zimov 2005). Na koncept trofického downgradingu a pleistocénneho rewildingu tak napokon nadviazali ďalší autori návrhom termínu trofický rewilding, ktorý definovali ako „introdukcii druhov na obnovenie top-down trofických interakcií a súvisiacich trofických kaskád na podporu samoregulujúcich sa biodiverzných ekosystémov“ (Svenning et al. 2016). Tento prístup zahŕňa ako reintrodukcii pôvodných druhov, tak aj možnosť introdukcií ekologicky a ideálne aj taxonomicky blízkych nepôvodných druhov. Zdôraznená bola aj potreba odborného monitoringu projektov a testovania hypotéz (Svenning et al. 2016).



Obr. č. 6 – Globálny pattern druhovej diverzity megafauny aký je v súčasnosti („actual“) a aký by bol podľa odhadov bez vplyvu človeka („natural“). Prevzaté zo (Svenning et al. 2016)

Ciele práce

Hlavným cieľom tejto práce je rešerš odbornej literatúry zameraná na dnes vzácne prežívšie druhy pleistocénnych herbivorov ako kľúčovej megafauny s dôrazom na západný palearkt. U losa mokrad'ového (*Alces alces*), zubra hrivnatého (*Bison bonasus*) a koňa Przewalského (*Equus przewalskii*) tak bude podľa dostupnej literatúry popísaná pleistocénna história a fylogeografia druhu, poznatky o rozšírení v priebehu holocénu a následná antropogénna redukcia areálu a súčasné znalosti z hľadiska ochranárskej genetiky v recente.

Každý z vybraných megaherbivorov v tejto práci reprezentuje inú mieru ohrozenia a nutnosti managementu – los ako druh so súvislým areálom voľne žijúcich populácií, u ktorého dnes dochádza k spontánnemu návratu do pôvodne osídlených oblastí, zubor ako druh, ktorého značná časť prežíva v zajatí a s výskytom vo voľnej prírode obmedzeným na lokality, kde bol introdukovaný a napokon kôň ako druh, ktorého väčšina žije v zajatí a má len pár voľne žijúcich populácií.

2. LOS MOKRAĎOVÝ (*Alces alces*)

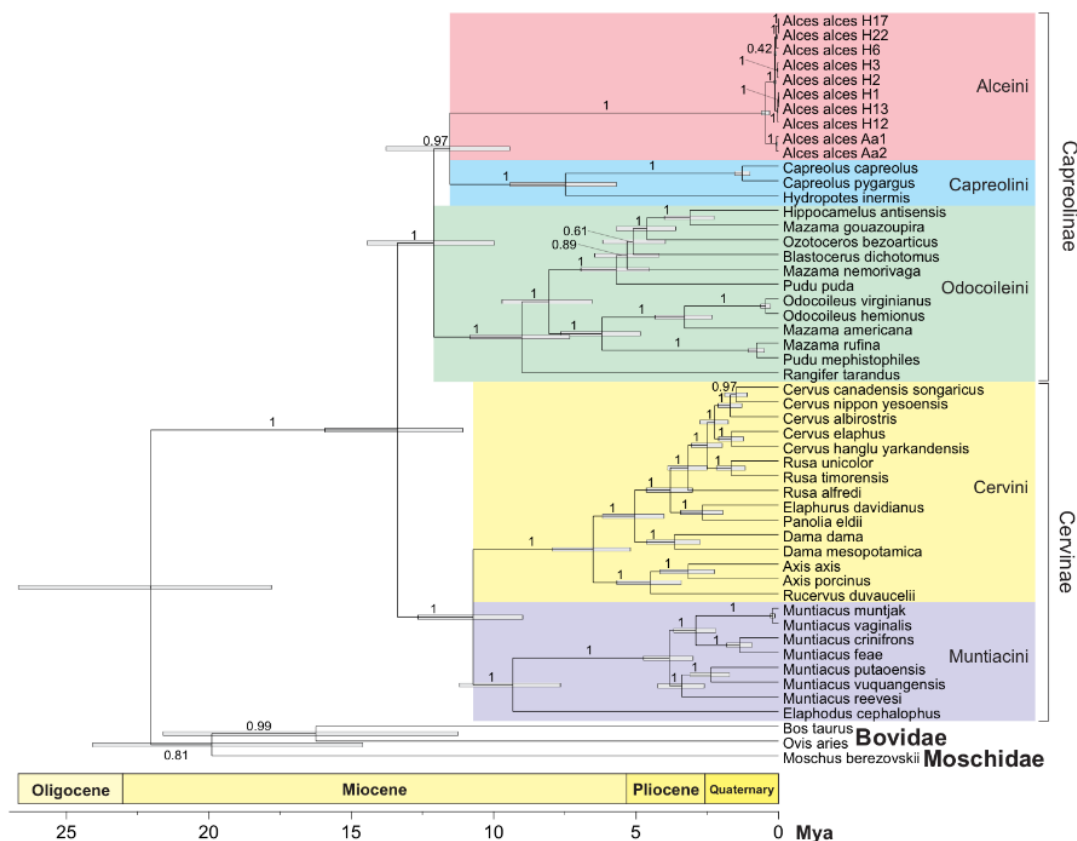
2.1 Charakteristika druhu

Telesná veľkosť a rozsah domovského okrsku

Výška v kohútiku dosahuje u samcov 190 – 210 cm, u samíc 185 – 200 cm. Váha sa pohybuje v rozmedzí 300 – 600 kg u samcov a 280 – 460 kg u samíc, no rekordy sa pohybujú okolo 770 kg. Domovský okrsk sedentárnych jedincov býva 2 – 90 km². Ak sa vyskytne migrácia, väčšinou je to 10 – 30 km v zime za lepšou potravou, no v Amerike a na Sibíri to môžu byť až stovky kilometrov (Mattioli 2011).

Potravná a priestorová nika

Živí sa zelenými časťami stromov a kríkov, ako aj bylinami a vodnými rastlinami – je to teda browser. Dospelý jedinec denne spotrebuje 10 – 30 kg takejto potravy. Jeho typickým habitatom sú boreálne a zmiešané lesy s mokraďami v severnej časti mierneho pásma alebo tundra (na Aljaške). Vyskytuje sa až do 1 700 m. n. m. Limitujúcim faktorom je snehová pokrývka nad 70 cm a priemerná letná teplota nad 14°C (Mattioli 2011).



Obr. č. 7 – Chronogram znázorňujúci fylogenetické postavenie losa v rámci jeleňovitých (*Cervidae*) zostavený podľa analýz mitochondriálneho genómu. Prevzaté z (Swislocka et al. 2019)

2.2 Pleistocénna biogeografia losa

Počiatky rodu *Alces* siahajú pravdepodobne do obdobia spodného pleistocénu (>1,5 Ma BP) (Thouveny a Bonifay 1984 v Hundertmark et al. 2002), pričom k speciacii druhu *Alces alces* došlo podľa rôznych autorov v období 200-100 000 rokov BP (Lister 1993 v Hundertmark et al. 2002), alebo až 35 000 rokov BP (Guthrie 1995 v Hundertmark 2002).

Najstaršie fosílné pozostatky losa (*Alces alces*) v Eurázii boli datované do obdobia približne 100 000 rokov BP (Lister 1993 v Hundertmark et al. 2002). Na základe analýzy mtDNA z celého súčasného areálu bola za miesto pôvodu všetkých súčasných línií losa označená Ázia (jednu z najstarších súčasných línií reprezentujú populácie na území Jakutska a Mandžuska), čo je v súlade so skutočnosťou, že práve tam bola zaznamenaná najvyššia (haplotypová aj nukleotidová) diverzita (Hundertmark et al. 2002; Świslocka et al. 2008).

Boli identifikované dve významné expanzie, a to v Eurázii v období posledného glaciálneho interstadiálu (59 000 – 47 000 rokov BP) a na území Severnej Ameriky na prelome posledného glaciálu a súčasného interglaciálu resp. pleistocénu a holocénu (14 000 – 11 000 rokov BP). Ďalej tieto analýzy naznačujú recentnú koalescenciu a posledný spoločný predok všetkých dnešných populácií (MRCA) tak bol datovaný do obdobia posledného glaciálu (Hundertmark et al. 2002).

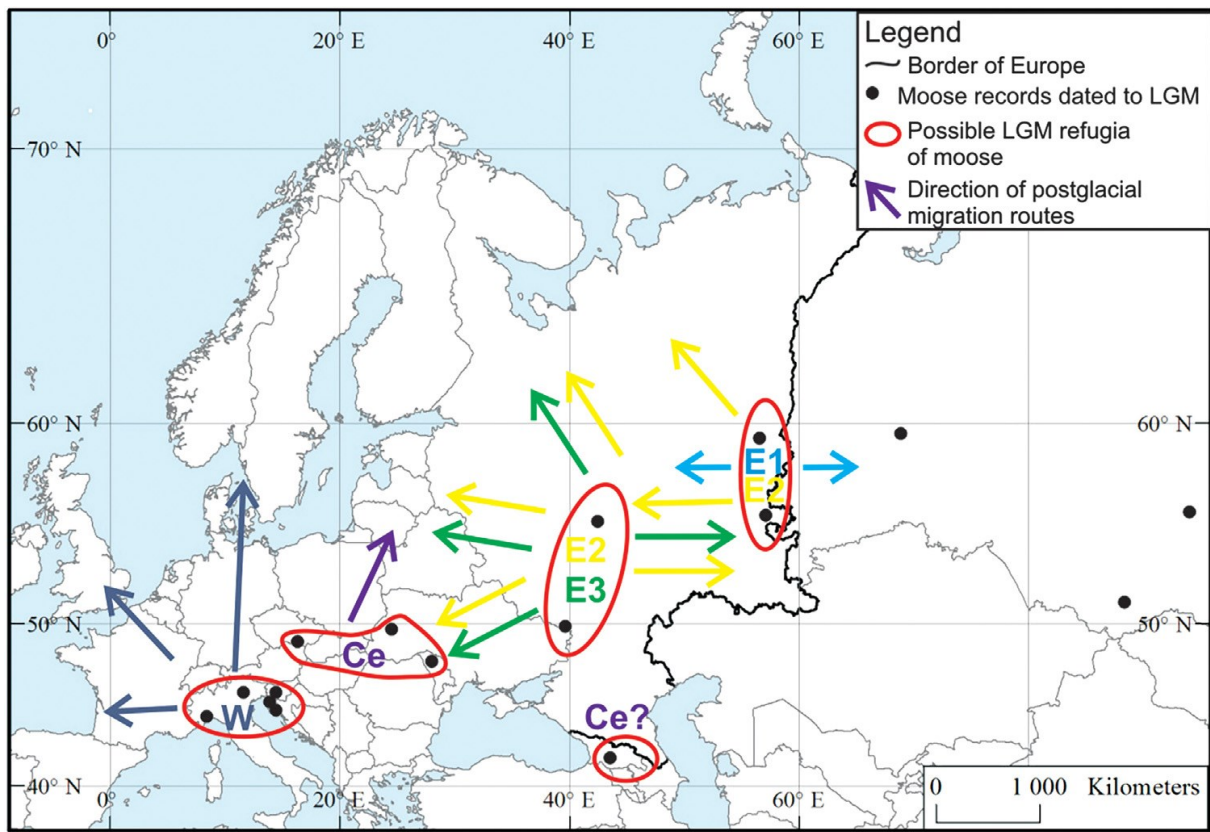
Expanzii dnešných línií predchádzalo dlhé obdobie s malou veľkosťou populácie alebo výrazný bottleneck a po expanzii vo vrchnom pleistocéne došlo na území Európy k druhému, hoci nie tak výraznému, bottlenecku resp. k redukcii efektívnej veľkosti populácie, čo by mohlo byť dôvodom nižšej diverzity v súčasnej Európe (Hundertmark et al. 2002).

2.3 Fylogeografia losa

Na základe porovnania štruktúry mtDNA v dnešných populáciách a archeologických záznamov datovaných do obdobia LGM bolo identifikovaných päť (prípadne šesť) lokalít, ktoré možno považovať za refúgiá losa pred koncom pleistocénu: západná Sibír, Ural, Východoeurópska nížina, oblasti strednej až východnej Európy a miesta na juh od Álp (Obr. č. 8 – západná Sibír nie je zaznačená).

Najvyšší počet haplotypov (z rôznych haploskupín) bol zaznamenaný na západnej Sibíri, kde sa mohlo nachádzať pomerne veľké refúgium. Na Urale sa vyskytovalo viacero unikátnych haplotypov a zároveň sa tam nachádzalo centrum rozšírenia haploskupiny E1. Východoeurópska nížina bola určite

veľmi významná pre ďalšie haploskupiny východnej línie, hoci je možné, že LGM prežili aj v refúgiu na Urale. V strednej a východnej Európe losy prežívali LGM na viacerých lokalitách, je však ťažké odhadnúť, ku ktorej línii dané jedince patrili, keďže autochtónne populácie na týchto miestach počas holocénu z rôznych dôvodov vymizli. Vzhľadom na súčasné rozšírenie stredoeurópskej haploskupiny a skutočnosti, že do nej bol priradený aj archeologický nález z Gruzínska, možno predpokladať, že jej areál bol v minulosti väčší a že jej refúgiá sa nenachádzali len na pomedzí strednej a východnej Európy. Podobne, aj západoeurópska haploskupina sa mohla v danom období vyskytovať na väčšej ploche, než vidíme dnes pri vyznačení pleistocénnych nálezov na mape – a to skrze nižšiu hladinu mora. Zároveň je možné, že sa výskyt týchto dvoch haploskupín prekrýval a že ich postupné priestorové (a genetické) oddeľovanie sa odohralo až počas postglaciálnej expanzie na počiatku holocénu (Niedziałkowska 2017).



Obr. č. 8 – Predpokladané miesta refúgií pre identifikované mtDNA haploskupiny v Európe počas LGM určené na základe súčasnej štruktúry mtDNA a archeologických nálezov; W – západná haploskupina, Ce – stredoeurópska h., E1-E4 – východná h. 1-4. Prevzaté z (Niedziałkowska 2017)

2.4 Holocénna história losa

Los bol jedným z prvých veľkých cicavcov, ktoré kolonizovali strednú Európu po skončení pleistocénu. Predtým sa na sever od Álp vyskytoval len vzácně, no počas preboreálu sa stal čoraz

častejším. Na počiatku holocénu tak areál losa v Európe siahla po Pyreneje, Veľkú Britániu, Dánsko a východ strednej Európy. V priebehu boreálu sa južné a západné hranice rozšírenia posunuli bližšie k centru rozšírenia. Došlo k oddeleniu a následnému poklesu populácie na Britských ostrovoch, čo viedlo až k neskoršiemu vyhynutiu na danom území. Zároveň však došlo k osídleniu Škandinávie, a to ako z juhu (cez územie dnešného Dánska a Švédska), tak aj z východu (cez Karéliu a Fínsko). V Atlantiku sa hustota jeho populácií znížila na celom vtedajšom areáli druhu. V západných častiach strednej Európy sa los vyskytoval až do raného stredoveku, zatiaľ čo na území dnešného Nemecka a Poľska až do neskorého. Rôzne štúdie diskutovali rôzne možné príčiny postupného zmenšovania veľkosti populácie aj areálu tohto druhu v priebehu holocénu – a to najmä zmeny klímy, vegetácie, fragmentáciu habitatov, vplyv lovu a patogénov a napokon medzidruhovú kompetíciu – zatiaľ však dostupné informácie nie sú dostatočné na úplné a uspokojujúce vysvetlenie tak výraznej zmeny (Schmölcke a Zachos 2005).

V 15. storočí došlo k značnému poklesu v populáciách severnej Európy (Markgren 1974). V Nórsku, Švédsku a Fínsku bol v 18. a 19. storočí takmer vyhynutý. V 19. a 20. storočí bola jediná (snáď) veľká populácia v Rusku. V Poľsku bol los v 19. storočí pozorovaný iba v doline rieky Biebrza na severovýchode krajiny (Brincken 1826). Po druhej svetovej vojne tak v Poľsku preživalo len asi 10-20 jedincov na danej lokalite (Sieńko 2004). Pôvodne vyslovená hypotéza, že v danej doline prežila reliktná skupina z pôvodného holocénneho rozšírenia, ktorá sa oddelila krátko po prvotnej kolonizácii Európy (Gebczynska et Raczynski 2004) bola neskôr genetickými analýzami potvrdená (Świsłocka et al. 2013).

Následne sa aj vďaka vhodnému manažmentu táto populácia rozrástla a demograficky aj areálovo expandovala, čím sa stala zakladajúcou skupinou populácií v Poľsku. V roku 1951 došlo k úspešnej introdukcii piatich jedincov z Bieloruska do Kampinoského NP a tí sa tak stali zakladajúcou populáciou v strednom Poľsku (Dzieciolowski a Pielowski 1993). Vďaka týmto manažmentovým zásahom sa postupne populácia z Poľska rozšírila aj za hranice štátu.

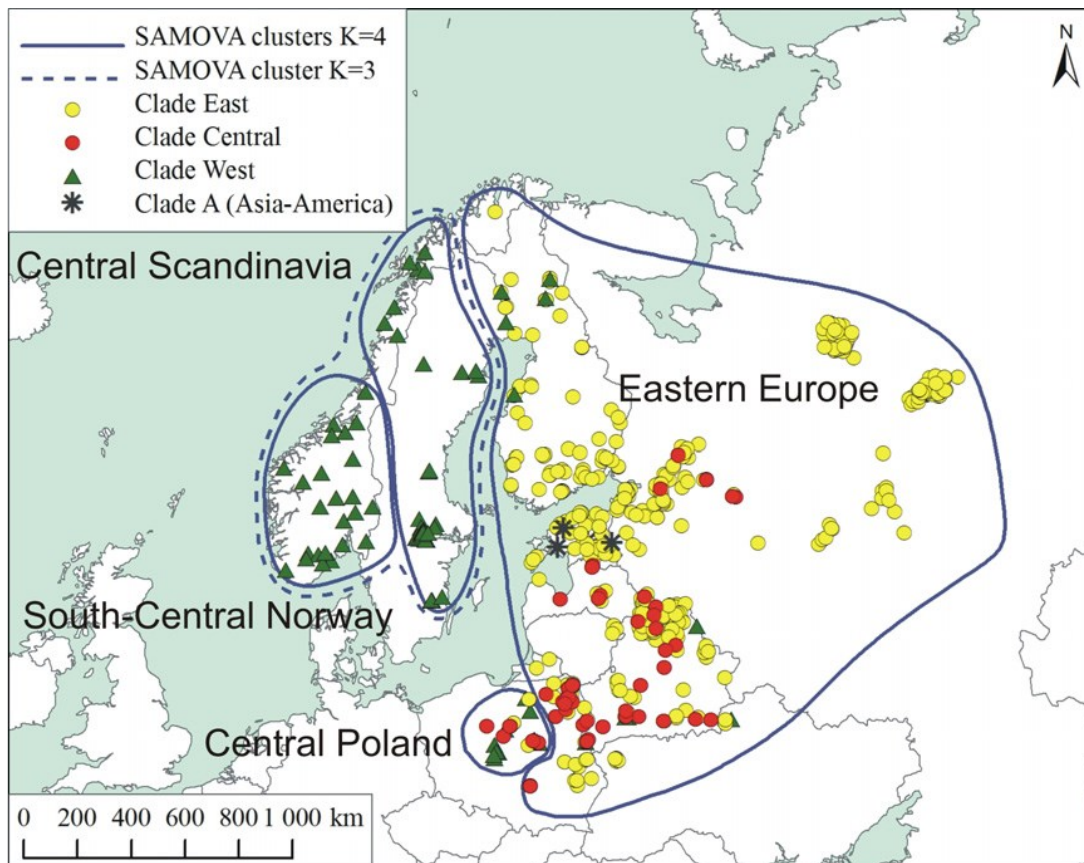
2.5 Recentná situácia a ochranárska genetika losa

Súčasná štruktúra populácií losa z hľadiska mtDNA

V celosvetovej populácii sú tradične rozlišované tri línie s veľmi malým geografickým prekryvom, označované ako európska, ázijská a severoamerická, pričom Ázia je považovaná za miesto pôvodu všetkých troch línií. Na globálnej škále sú takto rozlišované štyri haploskupiny – dve v Ázii, jedna v Európe a jedna v Severnej Amerike (Hundertmark et al. 2002). Či už na úrovni celého areálu druhu

alebo jeho eurázijskej či európskej časti bola vždy dokumentovaná nízka diverzita, vysvetľovaná ako výsledok opakovaného bottleneck efektu (ďalej už len „bottleneck“) v súvislosti s klimatickými zmenami v pleistocéne (Hundertmark et al. 2002; Świsłocka et al. 2008). Zároveň bola na viacerých územiach zaznamenaná vysoká miera regionálnej diferenciácie – napríklad medzi švédskou a fínskou populáciou alebo dvoma populáciami na Aljaške (Hundertmark et al. 2002).

V rámci štúdie európskych populácií, ktorá obsahovala 15 haplotypov, boli tieto rozdelené do troch haploskupín, ktoré by mohli zodpovedať hlavným refúgiám (resp. skupinám refúgií) v dobe posledného ľadovcového maxima (Last Glacial Maximum – ďalej už len „LGM“) v západnej, strednej a východnej Európe. Hotspots diverzity boli identifikované v južnom Nórsku, severnej Škandinávii a na poľsko-bieloruskom pohraničí. Ďalej boli rozlíšené štyri subpopulácie – dve v Škandinávii, jedna v strednom Poľsku a najväčšia vo východnej Európe. V alternatívnom rozdelení na tri subpopulácie predstavuje Škandinávia jeden celok (Obr. č. 9) (Niedziałkowska et al. 2014).



Obr. č. 9 – Genetická mtDNA štruktúra losa v Európe znázorňujúca rozlíšené haploskupiny a subpopulácie. Prevzaté z (Niedziałkowska et al. 2014)

Neskoršia štúdia, ktorá zahŕňa 78 haplotypov z Európy a západnej Ázie (z toho 65 patriacich k európskej línii) vďaka väčšiemu zastúpeniu vzoriek z východnej časti areálu poukazuje na vyššiu diverzitu predtým rozlíšenej východoeurópskej haploskupiny a ponúka tak komplexnejšie fylogenetické členenie dnešných línii. Rozlišuje šesť haploskupín a dva klády – východný a stredo-

západný, pričom k východnému patria štyri haploskupiny a zvyšné dve reprezentujú stredo- resp. západoeurópsku mtDNA líniu. Zatiaľ čo niektoré haploskupiny z východnej línie sú rozšírené takmer v celom študovanom areáli, iné majú len obmedzenú oblasť výskytu (Niedziałkowska 2017).

Haplotyp H1, ktorý bol nájdený iba v doline rieky Biebrza je výrazne vzdialený od ostatných európskych haplotypov (Świsłocka et al. 2008), čo je v súlade s hypotézou, že sa jedná o reliktnú skupinu z pôvodného holocénneho rozšírenia losa (Gebczynska et Raczynski 2004). Pozoruhodná je skutočnosť, že tento haplotyp bol identifikovaný aj na archeologickom náleze z Gruzínska, ktorý bol datovaný do obdobia LGM, čo viedlo spolu so súčasným výskytom stredoeurópskej haploskupiny k predpokladu, že táto haploskupiny mohla mať v minulosti väčší areál výskytu a mohla prežiť LGM aj vo východných refúgiách (Niedziałkowska 2017).

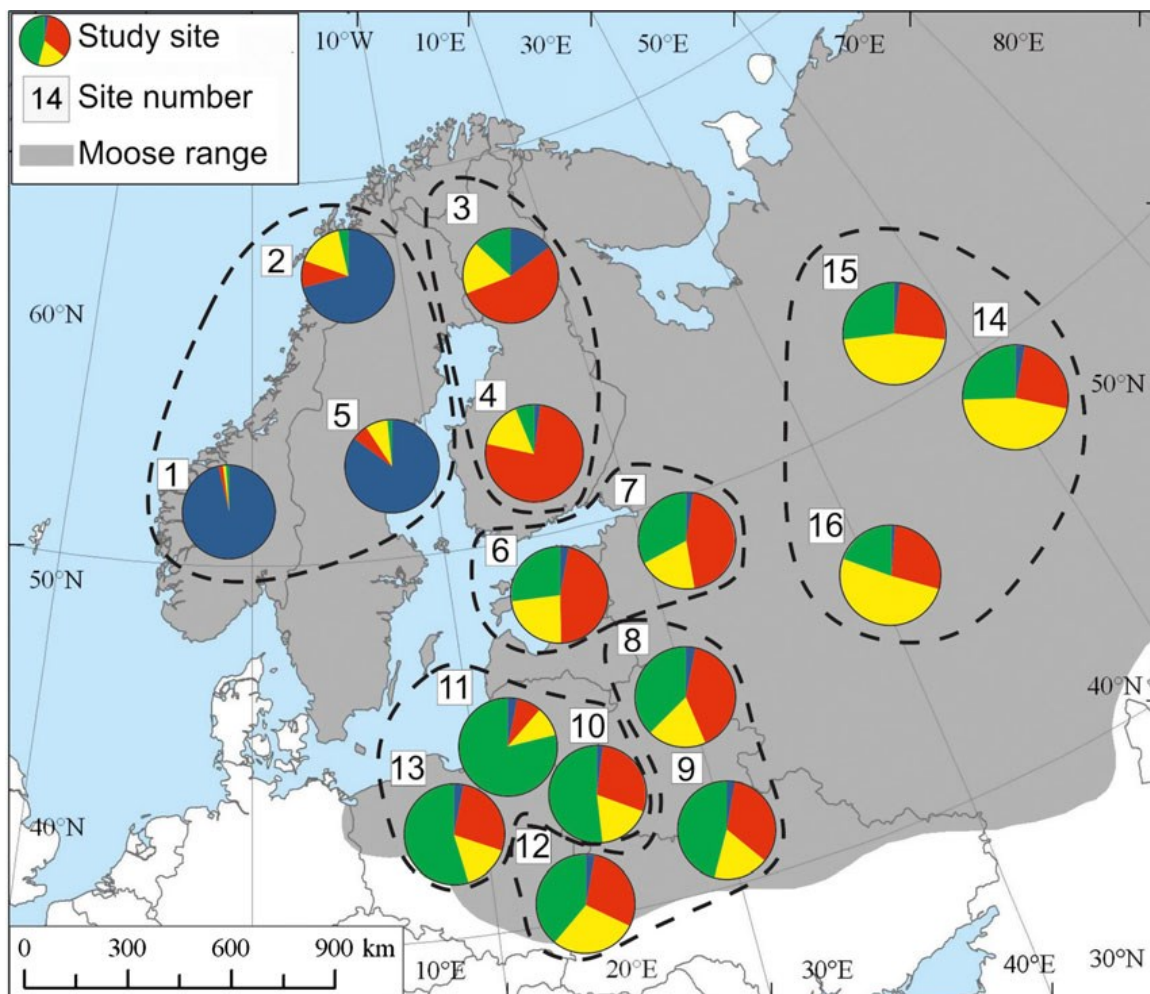
Súčasná štruktúra populácií losa z hľadiska mikrosatelitov

Doterajšie analýzy rozoznávajú v Európe dve hlavné subpopulácie – škandinávsku a kontinentálnu. V rámci oboch je možné ďalšie členenie. V Škandinávii je dobre rozoznatelný rozdiel medzi populáciami na severe a na juhu polostrova. Kontinentálnu časť možno rozdeliť na tri, prípadne štyri klastre: Fínsko, východ európskej časti Ruska, oblasť na hraniciach Poľska a Bieloruska a napokon oblasť strednej a východnej Európy, v ktorej sa rôzne prelínajú genotypy troch predchádzajúcich a možno ju vnímať ako štvrtý klaster (Niedziałkowska, Hundertmark, et al. 2016). Na základe výraznej vzájomnej odlišnosti fenoškandinávskych populácií a nízkeho génového toku medzi nimi boli za najvýznamnejšie bariéry v Európe označené Baltské more a Škandinávske vrchy (Niedziałkowska, Jędrzejewska, et al. 2016).

Súhlasnosť analýz a implikácie pre ochranársku genetiku

Kontaktná zóna medzi dvoma hlavnými subpopuláciami podľa SSR sa zhoduje s kontaktnou zónou západnej a východnej mtDNA haploskupiny. Hoci mapovanie SSR nepoukázalo na obdobne výrazné rozdelenie zodpovedajúce hraniciam so stredoeurópskou mtDNA haploskupinou, pomerne dobrú zhodu možno nájsť aj medzi štyrmi klastrami SSR a mtDNA haploskupinami (C1 – západná, C2 a C3 – východná a C4 – stredoeurópska haploskupina) – vid' Obr. č. 9 a 10. Z tejto vzájomnej súhlasnosti možno usudzovať, že evolučné procesy spojené s izoláciou v refúgiách a fragmentáciou areálu v priebehu LGM sa u tohto druhu podobne podieľali na vývoji jadrovej aj mitochondriálnej DNA (Niedziałkowska, Hundertmark, et al. 2016).

Na základe predpokladu, že geneticky odlišné populácie vyžadujú samostatný ochranársky manažment (Moritz 1995), bola za tzv. evolutionary significant unit (ďalej len „ESU“) navrhovaná populácia v údolí rieky Biebrza (Świsłocka et al. 2008).



Obr. č. 10 – Genetická SSR štruktúra losa v Európe znázorňujúca rozlíšené zastúpenie jednotlivých klastrov v daných územiach: C1 – modrá, C2 – červená, C3 – žltá, C4 – zelená. Prevzaté z (Niedziałkowska, Hundertmark, et al. 2016)

Súhlasnosť analýz a implikácie pre ochranársku genetiku

Kontaktná zóna medzi dvoma hlavnými subpopuláciami podľa SSR sa zhoduje s kontaktnou zónou západnej a východnej mtDNA haploskupiny. Hoci mapovanie SSR nepoukázalo na obdobne výrazné rozdelenie zodpovedajúce hraniciam so stredoeurópskou mtDNA haploskupinou, pomerne dobrú zhodu možno nájsť aj medzi štyrmi klastrami SSR a mtDNA haploskupinami (C1 – západná, C2 a C3 – východná a C4 – stredoeurópska haploskupina) – vid' Obr. č. 9 a 10. Z tejto vzájomnej súhlasnosti možno usudzovať, že evolučné procesy spojené s izoláciou v refúgiách a fragmentáciou areálu v priebehu LGM sa u tohto druhu podobne podieľali na vývoji jadrovej aj mitochondriálnej DNA (Niedziałkowska, Hundertmark, et al. 2016).

Na základe predpokladu, že geneticky odlišné populácie vyžadujú samostatný ochranársky manažment (Moritz 1995), bola za tzv. evolutionary significant unit (ďalej len „ESU“) navrhovaná populácia v údolí rieky Biebrza (Świsłocka et al. 2008).

3. ZUBOR HRIVNATÝ (*Bison bonasus*)

3.1 Charakteristika druhu

Telesná veľkosť a rozsah domovského okrsku

S výškou v kohútiku 150 – 200 cm a hmotnosťou 350 – 1 000 kg je zubor dnes najväčším druhom kopytníka v Európe. Veľkosť domovského okrsku môže dosahovať rôzne hodnoty a tak zatiaľ čo v lete to môže byť 70 km², v zime je to často len asi 10 km² (Leslie Jr 2011).

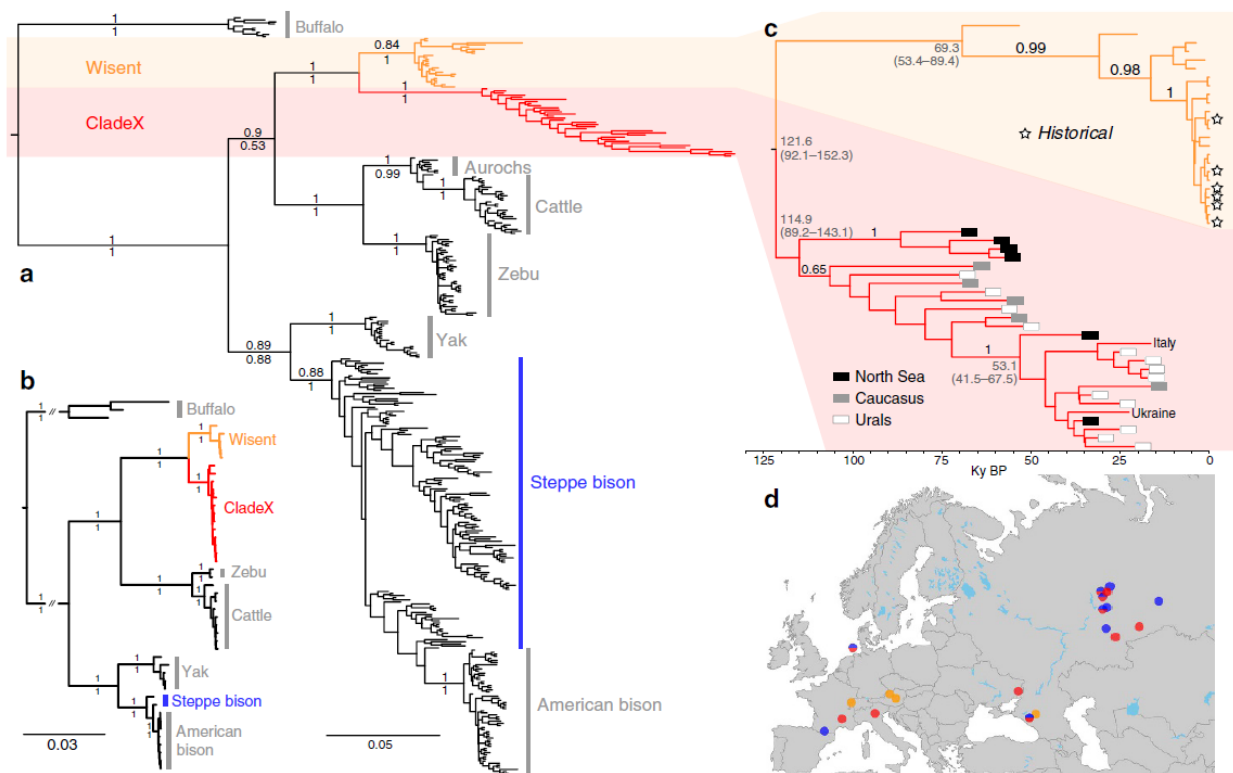
Potravná a priestorová nika

Potravné spektrum zubra je pomerne široké, môže zahŕňať cez 130 druhov rastlín, a to ako stromov a krov, tak aj množstvo bylín a aj niekoľko graminoidov (lipnicovité a šachorovité). Denná spotreba toho mixed feedera je v dospelosti 23 – 32 kg. Preferuje opadavé a zmiešané lesy, sekundárne obýva aj ihličnaté. Ideálne sú preň porasty, kde je asi pätina celkovej plochy redšia, než zapojený les (Leslie Jr 2011).

3.2 Pleistocéna história zubra

Fosílné nálezy z obdobia pleistocénu, ktoré by sme mohli priradiť k tomuto druhu doposiaľ neboli nájdené a zubor sa z hľadiska archeozoologických záznamov objavuje až na prelome pleistocénu a holocénu. Najstaršie nálezy tak časovo spadajú do raného holocénu a geograficky sa nachádzajú v nížinách dnešného Švédska, Dánska a Nemecka. Pleistocéna história a fylogenéza zubra tak dlho bola (a stále je) predmetom skúmania a diskusie.

Nedávne analýzy porovnávajúce jadrovú a mitochondriálnu DNA fosílií, subfosílií a recentných exemplárov upravili náš pohľad na možnú podobu evolúcie zubra. Hoci sa už predtým pracovalo s úvahami, že zubor sa vyvinul z dnes už vyhynutého stepného bizóna (*Bison priscus*) a nahradil ho v jeho niku, nové poznatky naznačujú, že tento druh vznikol asymetrickou hybridizáciou alebo sústavnou introgresiou krížením samcov stepného bizóna so samicami dávnej formy pratura (*Bos primigenius*) ešte skôr, než 120 000 rokov BP. Zatiaľ čo od pratura pochádza mitochondriálna línia, jadrová DNA a morfológia naopak poukazujú na príbuznosť so stepným bizónom. K postupnej výmene prevažujúceho druhu v rámci jednej niky podľa týchto analýz došlo v neskorom pleistocéne, pričom tento prechod od stepného bizóna k zubrovi je zachytený aj na jaskynných maľbách z obdobia pred a po LGM (Soubrier et al. 2016).



Obr. č. 11 – Fylogenetické vzťahy zubra (Wisent) vrátane skôr nepopísanej historickej línie (CladeX), stepného bizóna (Steppe bison) a pratora (Aurochs). a – na základe sekvencií mtDNA control region, b – na základe mtDNA genómov, c – maximum-clade-credibility strom pre predkov dnešného zubra a CladeX, d – zdrojové lokality analyzovaných vzoriek (farebne zodpovedajúce označeniu vo fylogenetických stromoch) . Prevzaté z (Soubrier et al. 2016)

3.3 Holocénna história zubra

Historické rozšírenie nížinného poddruhu zahŕňalo strednú a východnú Európu. Z dôvodu lovenia a antropogénnej fragmentácie habitatu boli však tieto populácie postupne výrazne zredukované a pred nástupom stredoveku preživali iba v izolovaných skupinách. V Karpatoch bol zubor ešte počas stredoveku pomerne bežný, no do konca 18. storočia v tejto oblasti vyhynul. V Bieloviežskom pralesi boli stovky rokov zubry chránené ako kráľovská zver (táto ochrana zahŕňala dokrmovanie a údržbu lúk). V 19. storočí to bolo posledné miesto, kde v prírode nížinné zubry ešte preživali. Počas prvej svetovej vojny však boli nechované a výrazne pytliačené a zo 727 jedincov, ktoré tam žili v roku 1914, žiadny neprežil do roku 1919, čo znamenalo vyhynutie nížinného poddruhu vo voľnej prírode. Posledné stádo kaukazského poddruhu bolo vyhubené v roku 1927 na území Sovietskeho zväzu. Tým došlo aj k úplnému vyhynutiu celého druhu vo voľnej prírode.

V roku 1929 započal záchranný program v Bieloviežskom pralesi, kam boli do spoločného chovu v zajatí zhromaždené zubry, ktoré prežili v európskych zoológických záhradách a chovných centrách.

Väčšinu týchto zvierat tvorili potomkovia zubrov, ktoré boli v 19. storočí premiestnené práve z Bieloviežskeho pralesa ako kráľovské/cisárske dary. Okrem jedincov patriacich k nížinnému poddruhu boli medzi privezenými zubrami aj krížence nížinného a kaukazského poddruhu, ako aj zubra a amerického bizóna. Posledná zmienená skupina však bola už v roku 1936 zo záchranného chovu vylúčená. Zatiaľ čo na počiatku 20-tych rokov minulého storočia preživalo v zajatí posledných 54 zubrov, na záchranu druhu boli napokon určené potomkovia len 12 jedincov, pričom všetky nížinno-kaukazské krížence boli potomkami jediného samca. Bol ním posledný zubor kaukazského poddruhu chovaný v zajatí – samec Kaukasus, ktorý zomrel roku 1925. Ten sa páril s niekoľkými samicami nížinného poddruhu a zanechal tak početné potomstvo. V roku 1950 boli všetci jeho potomkovia izolovaní od jedincov, ktorí mali medzi dvanástimi oboch predkov z nížinného poddruhu a presunutí z bieloviežskeho chovu inam. Došlo tak k oddeleniu dvoch genetických línií: nížinno-kaukazskej, ktorá obsahuje prímes kaukazského poddruhu a nížinnej, ktorá reprezentuje čistý nížinný poddruh (a ktorá je niekedy nazývaná aj bieloviežska). Nížinno-kaukazská línia je v tomto prípade tzv. otvorenou líniou, čo znamená, že pokiaľ dôjde resp. došlo k páreniu jej predstaviteľov s jedincami z nížinnej línie, potomstvo sa automaticky stáva súčasťou kaukazsko-nížinnej línie. Práve skrze uplatňovanie tohto princípu má nížinno-kaukazská línia dvanásť zakladajúcich kusov, zatiaľ čo nížinná ich má len sedem.

Proces návratu do voľnej prírody začal v roku 1952 postupnou reintrodukciou 40 zvierat z nížinnej línie v poľskej časti Bieloviežskeho pralesa. Exponenciálny nárast tejto populácie v nasledujúcich rokoch umožnil presun vybraných jedincov na zakladanie a obohacovanie ďalších voľne žijúcich populácií. Od roku 1963 boli postupne všetky nížinno-kaukazské zubry v poľských chovoch transportované do Bieszczad, kde boli následne vypustené do prírody (Tokarska et al. 2011).

3.4 Recentná situácia a ochranárska genetika zubra

Dve existujúce línie sú dodnes v zajatí chované vždy oddelene (t. j. nedochádza ani k tomu, že by sa v jednom chove nachádzali obe línie, hoci v samostatných výbehoch) a vzhľadom na rozdrobenosť výskytu a geografické rozmiestnenie voľne žijúcich populácií každej línie nedochádza k stretom ani vo voľnej prírode.

Zubor prekonal dramatický bottleneck približne pred 100 rokmi, keď vyhynul vo voľnej prírode. Z tradične rozlišovaných dvoch resp. troch poddruhov – nížinného (*B. b. bonasus*), kaukazského (*B. b. caucasicus*) a nie všetkými autormi uznávaného karpatského (*B. b. hungarorum*) – dnes prežívajú iba jedince patriace k tomu prvému a potomkovia krížencov prvých dvoch (Tokarska et al. 2011).

V plemennej knihe zubra hrivnatého (European Bison Pedigree Book – ďalej už len „EBPB“) bolo v roku 2020 celosvetovo vedených 9 111 jedincov zubra, z toho 1 791 kusov žijúcich v zajatí, 501 v polodivokých chovoch a 6 819 vo voľnej prírode .

4. KÔŇ PRZEWALSKÉHO (Equus przewalskii)

4.1 Charakteristika druhu

Telesná veľkosť a rozsah domovského okrsku

Kone Przewalského dosahujú v kohútiku výšku 120 – 146 cm. Ich hmotnosť sa pohybuje v rozmedzí 200 – 300 kg. Domovské okrsky stád sa môžu prekrývať a v priemere dosahovať až 1 000 ha (Rubenstein 2011).

Potravná a priestorová nika

Tento druh predstavuje jednoznačného grazera, ktorý spása porasty jednoklíčnolistových rastlín. Obýva stredoázijské stepi a krovitú otvorenú krajinu. Jeho historické rozšírenie však nie je známe (Rubenstein 2011).

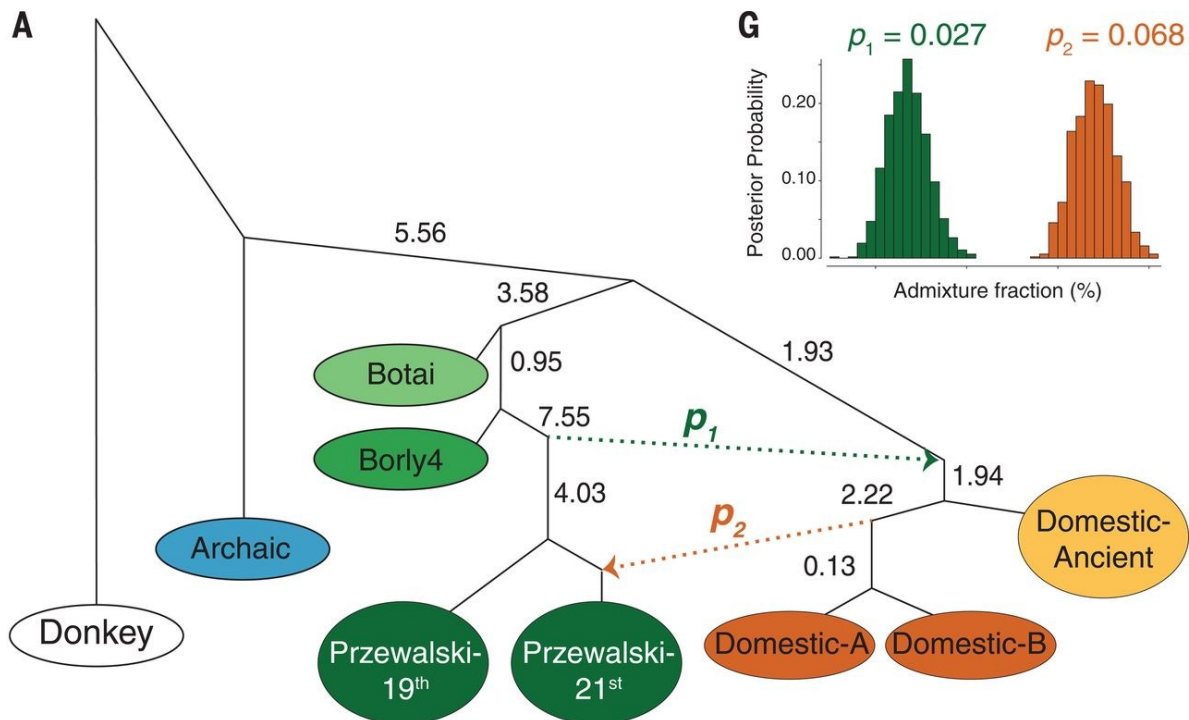
4.2 Holocénna história koňa

Na dlho diskutovanú otázku, či je kôň Przewalského skutočne posledným žijúcim druhom divokého koňa odpovedali v roku 2013 genómové analýzy kladne. Kôň Przewalského sa v nich ocitol mimo monofyletickej skupiny piatich moderných plemien domestikovaných koní s odhadovaným časom divergencie 72 000 – 38 000 rokov BP (Orlando et al. 2013).

O päť rokov neskôr ale iná štúdia ukázala, že hoci sa kone Przewalského od všetkých súčasných jednoznačne domestikovaných plemien líšia aj svojim karyotypom ($2n=66$ vs. $2n=64$ – Benirschke et al. 1965), nepredstavujú pravé divoké kone, ale zdivočených potomkov prvých známych koní chovaných v zajatí z obdobia eneolitu (asi 5 500 rokov BP) na území dnešného Kazachstanu. Spolu s týmito predkami tak vytvorili monofyletickú líniu sesterskú k ostatným – tradične považovaným za domestikantov vrátane dnešných plemien (Gaunitz et al. 2018).

Kone Przewalského tak podľa danej štúdie tvoria monofylum s výraznou mierou genetického driftu, u ktorých proces feralizácie zahŕňal rôzne morfo-anatomické zmeny – napr. menej robustnú stavbu tela voči predkom chovaným v zajatí. Zároveň je pri porovnaní koňa Przewalského z 19. storočia s modernými predstaviteľmi tohto druhu zjavný rapidný nárast v genetickej záťaži v priebehu asi posledných 120 rokov, ktorý autori prisudzujú recentnej introgresii s príslušníkmi domestikovaných plemien (Gaunitz et al. 2018). V súlade s týmto predpokladom bola pri ďalšej genomickej analýze

v určitých prípadoch u koní Przewalského zaznamenaná až 31,1% introgresia alel z moderných domestikovaných koní – v iných zas ale bola nedetekovateľná (Der Sarkissian et al. 2015).



Obr. č. 12 – Fylogenetický strom zobrazujúci koňa Przewalského ako potomka prvých známych koní chovaných v zajatí (Botai a Borly4) a ostatné známe domestikované línie koní. Prevzaté z (Der Sarkissian et al. 2015)

Kôň Przewalského vyhynul vo voľnej prírode v 60-tych rokoch minulého storočia. Medzi príčiny možno rátať lov, vojenské aktivity, klimatickú zmenu, konkurenciu s dobytkom a tlak na využívanie krajiny.

V roku 1985 začal chovný program v Číne, keď boli zo zoológických záhrad západného sveta do dvoch centier v tejto krajine privezené prvé jedince. S postupne rastúcim počtom koní bolo možné započat' reintrodukčné projekty – jeden v roku 2001, ďalší v roku 2010.

4.3 Recentná situácia a ochranárska genetika koňa

Jedna z mála, ak nie doposiaľ jediná štúdia zameraná na zistenie genetickej variability voľne žijúcich populácií koňa Przewalského dala vznik dvom odborným článkom, pričom jeden obsahuje analýzy mtDNA a druhý mikrosatelitov – oboje v kombinácii s rodokmeňovými analýzami. Boli skúmané populácie z oboch chovných centier a z jednej z dvoch reintrodukovaných populácií na území Číny,

ktorá bola založená v roku 2001. Jednalo sa tak o vôbec prvú štúdiu genetickej štruktúry v čínskych populáciách tohto druhu (Liu, Xu, et al. 2014; Liu, Shafer, et al. 2014).

Analýzy mitochondriálnej DNA

Vo všetkých troch populáciách boli detekované dva haplotypy (Liu, Xu, et al. 2014) - rovnako, ako v staršej štúdiu štyroch jedincov (Oakenfull a Ryder 1998). Haplotypová diverzita bola v reintrodukovanej populácii značne nižšia, než v chovoch a zastúpenie druhého haplotypu v nej dosahovalo len 8,1 % - zatiaľ čo priemer bol 23,8 % a v jednom z chovov to bolo dokonca 40 % (Liu, Xu, et al. 2014).

Analýzy mikrosatelitov

Bola zistená nižšia alelická diverzita vo voľne žijúcej populácii, než v oboch chovných centrách. Keďže všetky reintrodukované jedince v danej populácii pochádzali práve z jedného z týchto centier, možno usudzovať, že k strate niektorých alel došlo už pri reintrodukcii skrze výber zakladajúcich členov. Ďalej táto štúdia poukázala na nadmerné využívanie niektorých koní ako rodičov a disproporcie v reprodukčnom úspechu u samcov. Nakoľko sa voľne žijúca populácia nachádza v inbrednej depresii nebolo zistené, no v prvom roku bolo množstvo pregnantných samíc rovné nule. To sa v nasledujúcich rokoch zmenilo, avšak fertilita bola v porovnaní s chovmi stále nižšia (Liu, Shafer, et al. 2014).

Vyhliadky, návrhy a odporúčania pre budúci management

Na základe simulácií bol vznesený predpoklad, že reintrodukovaná populácia potrebuje dosiahnuť a udržať si veľkosť nad 100 jedincov, aby si v nasledujúcich 100 rokoch zachovala 90 % svojej súčasnej – už zníženej – variability (v roku 2012 bola jej veľkosť odhadovaná na 99 jedincov). Tento návrh podporuje aj empirická skúsenosť z chovu, v ktorom bola pozorovaná nepriama úmernosť medzi počtom jedincov a miery inbreedingu práve od prekročenia približne tejto prahovej hodnoty (Liu, Shafer, et al. 2014). Staršie simulácie podobne stanovili minimálnu počiatočnú veľkosť populácie nad 140 koní pre dosiahnutie 95% pravdepodobnosti prežitia v horizonte 100 rokov (Slotta-Bachmayr et al. 2004).

Vzhľadom na nízku mieru zastúpenia druhého haplotypu mtDNA v reintrodukovanej populácii a z nej plynúceho rizika genetického driftu je ďalším dôležitým cieľom zmiernenie takto nerovnovážneho zastúpenia skrze následné reintrodukcie nositeľov vhodného haplotypu (Liu, Xu, et al. 2014). Ďalším krokom, ktorý by mohol znížiť pravdepodobnosť driftu v malých skupinách tohto druhu je

zabezpečenie génového toku v reintrodukovaných populáciách navzájom, keďže momentálne k nemu v čínskych skupinách nedochádza ani v rámci štátu, ani na medzištátnej úrovni. Napokon je tu aj stanovenie dlhodobého cieľa iba 2 % domestikovaných alel v čínskych populáciách (Liu, Shafer, et al. 2014).

Navrhovaným krokom je aj zvýšenie obratu vedúcich samcov v jednotlivých háremoch, čo by znížilo množstvo koní v populácii, ktoré budú potomkami rovnakého samca. Diskutovanou témou je ďalej aj možnosť genetickej adaptácie na prostredie v zajatí, hoci doklady, že by k tomu dochádzalo zatiaľ nie sú známe (Liu, Xu, et al. 2014).

Zo všetkých vyššie popísaných skutočností a výziev pre budúci management jasne plynie výrazná potreba dlhodobého a pravidelného genetického monitoringu populácií žijúcich voľne aj v zajatí. Ďalej je to vypracovanie dlhodobých plánov pre ich management a prepojenosť vo forme génového toku ideálne na globálnej úrovni. Vzhľadom na nízku diverzitu, nerovnomerné zastúpenie genotypov a podiel domestikovaných alel aj riadené kríženie v chovných centrách a iných populáciách v zajatí (Liu, Shafer, et al. 2014; Liu, Xu, et al. 2014).

5. ZÁVER

V tejto práci boli predstavené pleistocénne druhy megaherbivorov spomedzi kopytníkov ako veľmi významné skrze status kľúčových druhov a vrcholových konzumentov. Okrem toho sú ako skupina herbivorov s dobre definovanými guildami ideálnym objektom pre štúdium trofickej špecializácie a pridružených morfológických, anatomických a fyziologických adaptácií v súvislosti aj s ich telesnou veľkosťou. Na príklade troch druhov je možné vidieť, že síce všetky prešli v minulom storočí bottleneckom a pre všetky boli spustené záchranné programy, stav, v ktorom sa momentálne z hľadiska ochranárskej genetiky nachádzajú je u každého iný.

Pojmy megafauna a rewilding môžu mať bez ďalšieho upresnenia rôzne významy, hoci množiny javov, ktoré nimi jednotliví autori označujú sa často prekrývajú. Nové prístupy v ponímaní týchto konceptov (pracujúce s prívlastkami špecifikujúcimi konkrétny pohľad na danú problematiku) majú navyše jednu spoločnú črtu – často je v nich kladený dôraz na kľúčovú úlohu daných druhov v určitom ekosystéme a komplexitu priamych i nepriamych interakcií s ďalšími organizmami.

Dôsledky downsizingu a trofického downgradingu na empirických prípadoch poukazujú na výraznú potrebu práve toho, čo je najlepšie možné popísať v nových termínoch ako trofický rewilding kľúčovej megafauny. Skrze ďalekosiahle a najmä z pohľadu laickej verejnosti ohromujúce dopady týchto fenoménov predstavujú tieto koncepty nástroje so značným potenciálom na získavanie podpory pre projekty ochrany prírody v blízkej i ďalej budúcnosti – a to ako zo strany aktívnych občanov, občianskych združení a miestnych komunít, štátnych aj neštátnych orgánov ochrany prírody, tak aj politikov či možných investorov.

6. POUŽITÁ LITERATÚRA

- Barnosky, Anthony D., Paul L. Koch, Robert S. Feranec, Scott L. Wing, a Alan B. Shabel. 2004. "Assessing the Causes of Late Pleistocene Extinctions on the Continents". *Science* 306 (5693): 70–75. <https://doi.org/10.1126/science.1101476>.
- Benirschke, K., N. Malouf, R. J. Low, a H. Heck. 1965. "Chromosome Complement: Differences between *Equus caballus* and *Equus przewalskii*, Poliakoff". *Science* 148 (3668): 382–83. <https://doi.org/10.1126/science.148.3668.382>.
- Cope, Edward Drinker. 1887. *The Origin of the Fittest: Essays on Evolution*. Appleton.
- Der Sarkissian, Clio, Luca Ermini, Mikkel Schubert, Melinda A. Yang, Pablo Librado, Matteo Fumagalli, Hákon Jónsson, et al. 2015. "Evolutionary Genomics and Conservation of the Endangered Przewalski's Horse". *Current Biology* 25 (19): 2577–83. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.08.032>.
- Donlan, Josh. 2005. "Re-Wilding North America". *Nature* 436 (7053): 913–14. <https://doi.org/10.1038/436913a>.
- Estes, James A., John Terborgh, Justin S. Brashares, Mary E. Power, Joel Berger, William J. Bond, Stephen R. Carpenter, et al. 2011. "Trophic Downgrading of Planet Earth". *Science* 333 (6040): 301–6. <https://doi.org/10.1126/science.1205106>.
- Gagnon, Mario, a Amy E. Chew. 2000. "Dietary Preferences in Extant African Bovidae". *Journal of Mammalogy* 81 (2): 490–511. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2000\)081<0490:DPIEAB>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2000)081<0490:DPIEAB>2.0.CO;2).
- Gaunitz, Charleen, Antoine Fages, Kristian Hanghøj, Anders Albrechtsen, Naveed Khan, Mikkel Schubert, Andaine Seguin-Orlando, et al. 2018. "Ancient Genomes Revisit the Ancestry of Domestic and Przewalski's Horses". *Science*, apríl. <https://doi.org/10.1126/science.aao3297>.
- Guthrie, R. D. (1995). Mammalian evolution in response to the Pleistocene–Holocene transition and the break-up of the mammoth steppe: Two case studies. *Acta Zool. Cracov.* 38: 139–154.
- Hofmann, R. R., a D. R. M. Stewart. 1972. "GRAZER OR BROWSER: A CLASSIFICATION BASED ON THE STOMACH-STRUCTURE AND FEEDING HABITS OF EAST AFRICAN RUMINANTS" 36 (2): 226–40. <https://doi.org/10.1515/mamm.1972.36.2.226>.
- Hundertmark, Kris J., Gerald F. Shields, Irina G. Udina, R. Terry Bowyer, Alexei A. Danilkin, a Charles C. Schwartz. 2002. "Mitochondrial Phylogeography of Moose (*Alces Alces*): Late Pleistocene Divergence and Population Expansion". *Molecular Phylogenetics and Evolution* 22 (3): 375–87. <https://doi.org/10.1006/mpev.2001.1058>.
- Janis, Christine. 1982. "Evolution of Horns in Ungulates: Ecology and Paleoecology". *Biological Reviews* 57 (2): 261–318. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1982.tb00370.x>.
- Janis. 2008. "An Evolutionary History of Browsing and Grazing Ungulates". V *The Ecology of Browsing and Grazing*, zostavil Iain J. Gordon a Herbert H. T. Prins, 195:21–45. Ecological Studies. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-540-72422-3_2.
- Jørgensen, Dolly. 2015. "Rethinking Rewilding". *Geoforum* 65 (október): 482–88. <https://doi.org/10.1016/j.geoforum.2014.11.016>.
- Josh Donlan, C., Joel Berger, Carl E. Bock, Jane H. Bock, David A. Burney, James A. Estes, Dave Foreman, et al. 2006. "Pleistocene Rewilding: An Optimistic Agenda for Twenty-First Century Conservation." *The American Naturalist* 168 (5): 660–81. <https://doi.org/10.1086/508027>.
- Leslie Jr, D. M. 2011. V "Family BOVIDAE". V *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 2 Hoofed Mammals*, zostavil Wilson D. E. a Mittenmeier R. A., 444-779 , Lynx Edicions, Barcelona
- Lister, Adrian M. 1993. "Evolution of mammoths and moose: the Holarctic perspective". V *Morphological Change in Quaternary Mammals of North America*, zostavil Anthony D. Barnosky a Robert A. Martin, 178–204. Cambridge: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511565052.009>.

- Liu, Gang, Aaron B. A. Shafer, Waltraut Zimmermann, Defu Hu, Wenting Wang, Hongjun Chu, Jie Cao, a Chongxue Zhao. 2014. "Evaluating the Reintroduction Project of Przewalski's Horse in China Using Genetic and Pedigree Data". *Biological Conservation* 171 (marec): 288–98. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.11.022>.
- Liu, Gang, Chao-Qun Xu, Qing Cao, Waltraut Zimmermann, Mellisa Songer, Sha-Sha Zhao, Kai Li, a De-Fu Hu. 2014. "Mitochondrial and pedigree analysis in Przewalski's horse populations: implications for genetic management and reintroductions". *Mitochondrial DNA* 25 (4): 313–18. <https://doi.org/10.3109/19401736.2013.800487>.
- Mattioli S., 2011. "Family CERVIDAE". V *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 2 Hoofed Mammals*, zostavil Wilson D. E. a Mittenmeier R. A., 350-443 , Lynx Edicions, Barcelona
- Moleón, M, J A Sánchez-Zapata, J A Donázar, a E Revilla. 2020. "Rethinking Megafauna". <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.2643>.
- Moritz, Craig. 1995. "Uses of Molecular Phylogenies for Conservation". *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 349 (1327): 113–18.
- Niedziałkowska, Magdalena. 2017. "Phylogeography of European Moose (Alces Alces) Based on Contemporary MtDNA Data and Archaeological Records". *Mammalian Biology* 84 (máj): 35–43. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2017.01.004>.
- Niedziałkowska, Magdalena, Kris J. Hundertmark, Bogumiła Jędrzejewska, Krzysztof Niedziałkowski, Vadim E. Sidorovich, Marcin Górny, Rauno Veeroja, et al. 2014. "Spatial Structure in European Moose (Alces Alces): Genetic Data Reveal a Complex Population History". *Journal of Biogeography* 41 (11): 2173–84. <https://doi.org/10.1111/jbi.12362>.
- Niedziałkowska, Magdalena, Kris J. Hundertmark, Bogumiła Jędrzejewska, Vadim E. Sidorovich, Hanna Zalewska, Rauno Veeroja, Erling J. Solberg, et al. 2016. "The contemporary genetic pattern of European moose is shaped by postglacial recolonization, bottlenecks, and the geographical barrier of the Baltic Sea". *Biological Journal of the Linnean Society* 117 (4): 879–94. <https://doi.org/10.1111/bij.12713>.
- Niedziałkowska, Magdalena, Bogumiła Jędrzejewska, Jan Danyłow, a Krzysztof Niedziałkowski. 2016. "Diverse Rates of Gene Flow and Long-Distance Migration in Two Moose Alces Alces Subpopulations in Europe". *Mammal Research* 61 (3): 171–78. <https://doi.org/10.1007/s13364-016-0274-0>.
- Oakenfull, E. A., a O. A. Ryder. 1998. "Mitochondrial Control Region and 12S rRNA Variation in Przewalski's Horse (Equus Przewalskii)". *Animal Genetics* 29 (6): 456–59. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2052.1998.296380.x>.
- Orlando, Ludovic, Aurélien Ginolhac, Guojie Zhang, Duane Froese, Anders Albrechtsen, Mathias Stiller, Mikkel Schubert, et al. 2013. "Recalibrating Equus Evolution Using the Genome Sequence of an Early Middle Pleistocene Horse". *Nature* 499 (7456): 74–78. <https://doi.org/10.1038/nature12323>.
- Owen-Smith, R. Norman. 1988. *Megaherbivores: The Influence of Very Large Body Size on Ecology*. Cambridge Studies in Ecology. Cambridge: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511565441>.
- Pérez-Barbería, F Javier, Iain J Gordon, a Carlos Nores. 2001. "Evolutionary Transitions among Feeding Styles and Habitats in Ungulates", 10.
- Raczynski J. 2021. *Księga Rodowodowa Zubrow 2020*. Białowiecki Park Narodowy
- Raia, P., F. Carotenuto, F. Passaro, D. Fulgione, a M. Fortelius. 2012. "Ecological Specialization in Fossil Mammals Explains Cope's Rule." *The American Naturalist* 179 (3): 328–37. <https://doi.org/10.1086/664081>.
- Rojas, Connie A., Santiago Ramírez-Barahona, Kay E. Holekamp, a Kevin R. Theis. 2021. "Host phylogeny and host ecology structure the mammalian gut microbiota at different taxonomic scales". *Animal Microbiome* 3 (1): 33. <https://doi.org/10.1186/s42523-021-00094-4>.
- Rubenstein, D. I. 2011. "Family EQUIDAE". V *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 2 Hoofed Mammals*, zostavil Wilson D. E. a Mittenmeier R. A., 106-143 , Lynx Edicions, Barcelona

- Sandom, Christopher, Søren Faurby, Brody Sandel, a Jens-Christian Svenning. 2014. "Global late Quaternary megafauna extinctions linked to humans, not climate change". *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281 (1787): 20133254. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.3254>.
- Schmölcke, U., a F. E. Zachos. 2005. "Holocene Distribution and Extinction of the Moose (*Alces Alces*, Cervidae) in Central Europe". *Mammalian Biology* 70 (6): 329–44. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2005.08.001>.
- Schweiger, Andreas H., a Jens-Christian Svenning. 2020. "Analogous Losses of Large Animals and Trees, Socio-Ecological Consequences, and an Integrative Framework for Rewilding-Based Megabiota Restoration". *People and Nature* 2 (1): 29–41. <https://doi.org/10.1002/pan3.10066>.
- Slotta-Bachmayr, Leopold, Ralf Boegel, Petra Kaczensky, Christian Stauffer, a Christian Walzer. 2004. "USE OF POPULATION VIABILITY ANALYSIS TO IDENTIFY MANAGEMENT PRIORITIES AND SUCCESS IN REINTRODUCING PRZEWALSKI'S HORSES TO SOUTHWESTERN MONGOLIA". *Journal of Wildlife Management* 68 (4): 790–98. [https://doi.org/10.2193/0022-541X\(2004\)068\[0790:UOPVAT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0022-541X(2004)068[0790:UOPVAT]2.0.CO;2).
- Soubrier, Julien, Graham Gower, Kefei Chen, Stephen M. Richards, Bastien Llamas, Kieren J. Mitchell, Simon Y. W. Ho, et al. 2016. "Early Cave Art and Ancient DNA Record the Origin of European Bison". *Nature Communications* 7 (1): 13158. <https://doi.org/10.1038/ncomms13158>.
- Spaulding, Michelle, Maureen A. O'Leary, a John Gatesy. 2009. "Relationships of Cetacea (Artiodactyla) Among Mammals: Increased Taxon Sampling Alters Interpretations of Key Fossils and Character Evolution". *PLOS ONE* 4 (9): e7062. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0007062>.
- Svenning, Jens-Christian, Pil B. M. Pedersen, C. Josh Donlan, Rasmus Ejrnæs, Søren Faurby, Mauro Galetti, Dennis M. Hansen, et al. 2016. "Science for a wilder Anthropocene: Synthesis and future directions for trophic rewilding research". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113 (4): 898–906. <https://doi.org/10.1073/pnas.1502556112>.
- Swislocka, M, M Matosiuk, M Ratkiewicz, A Borkowska, M Czajkowska, a P Mackiewicz. 2019. "Phylogeny and Diversity of Moose (*Alces Alces*, Cervidae, Mammalia) Revealed by Complete Mitochondrial Genomes", 9.
- Świsłocka, Magdalena, Magdalena Czajkowska, Norbert Duda, Jan Danyłow, Edyta Owadowska-Cornil, a Mirosław Ratkiewicz. 2013. "Complex Patterns of Population Genetic Structure of Moose, *Alces Alces*, after Recent Spatial Expansion in Poland Revealed by Sex-Linked Markers". *Acta Theriologica* 58 (4): 367–78. <https://doi.org/10.1007/s13364-013-0148-7>.
- Świsłocka, Magdalena, Mirosław Ratkiewicz, Anetta Borkowska, Edward Komenda, a Jan Raczyński. 2008. "Mitochondrial DNA Diversity in the Moose, *Alces alces*, from Northeastern Poland: Evidence for Admixture in a Bottlenecked Relic Population in the Biebrza Valley". *Annales Zoologici Fennici* 45 (4): 360–65. <https://doi.org/10.5735/086.045.0419>.
- Thouveny, N., a E. Bonifay. 1984. "New Chronological Data on European Plio-Pleistocene Faunas and Hominid Occupation Sites". *Nature* 308 (5957): 355–58. <https://doi.org/10.1038/308355a0>.
- Tokarska, Małgorzata, Cino Pertoldi, Rafał Kowalczyk, a Kajetan Perzanowski. 2011. "Genetic Status of the European Bison *Bison Bonasus* after Extinction in the Wild and Subsequent Recovery". *Mammal Review* 41 (2): 151–62. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2010.00178.x>.
- Wang, Bian, Miriam Zelditch, a Catherine Badgley. 2021. "Geometric morphometrics of mandibles for dietary differentiation of Bovidae (Mammalia: Artiodactyla)". *Current Zoology*, māj, zoab036. <https://doi.org/10.1093/cz/zoab036>.
- Zimov, Sergej A. 2005. "Pleistocene Park: Return of the Mammoth's Ecosystem". *Science* 308 (5723): 796–98. <https://doi.org/10.1126/science.1113442>.