Přírodovědecká Fakulta Univerzity Karlovy v Praze
Katedra genetiky a mikrobiologie

Alexandr Sember

Studium karyotypu u vybraných bičovců řádu Amblypygi (Arachnida)

Bakalářská práce

Praha, 2007

Školitel: RNDr. Jiří Král, Dr.

Poděkování:

Chtěl bych poděkovat zejména svému školiteli, panu RNDr. Jiřímu Královi, Dr., za veškerou trpělivost, čas a rady, které mi věnoval při odborném vedení mé práce. Dále patří moje velké díky ostatním členům naší laboratoře, bez jejichž pomoci by bylo vše mnohem komplikovanější, tedy Mgr. Františkovi Šťáhlavskému, PhD, Ing. Janě Musilové, Bc. Martinovi Formanovi a Lence Dulíkové. Za poskytnutí materiálu jsem velmi vděčný panu Prof. Dr. Peterovi Weygoldtovi (Univerzita ve Freiburgu, Německo).

Obsah

Abstrakt

Summary

1.Úvod 1

2.Základní údaje o amblypygidních bičovcích 1

2.1. Fylogenetické postavení a způsob života 1

2.2. Rozmnožování a pohlavní soustava 4

3. Základní cytogenetické údaje o jednotlivých řádech pavoukovců 9

4. Materiál a metodika 14

4.1. Modelové druhy 14

4.2. Metodika 16

5. Výsledky 18

5.1 Karyotypy studovaných druhů 18

5.2 Průběh meiózy 19

6. Diskuze 20

7. Závěr 24

8. Seznam použité literatury 26

Přílohy 34

Abstrakt

Cytogenetika třídy pavoukovců (Arachnida) zůstává dosud relativně málo prostudována. Bičovci řádu Amblypygi jsou starobylou a málo početnou skupinou pavoukovců známou již z karbonu. Mezi jejich charakteristické znaky patří mohutné loupeživé pedipalpy a extrémně prodloužený tykadlovitý první pár kráčivých končetin s hmatovou funkcí. Z hlediska cytogenetiky se jedná o zcela neprozkoumanou skupinu. Studium jejich cytogenetiky je však velmi žádoucí, neboť se jedná o skupinu poměrně blízce příbuznou pavoukům, jejichž karyotypy se vyznačují řadou specifik (např. složité systémy pohlavních chromozomů). V předložené práci jsou porovnány karyotypy a meióza zástupců dvou čeledí amblypygidních bičovců – *Charinus neocaledonicus* (Charinidae) a *Damon medius* (Phrynichidae). Oba studované druhy se vyznačují vysokými diploidními počty chromozomů. Samčí karyotyp zástupce evolučně původnější čeledi Charinidae, druhu *Charinus neocaledonicus* sestává ze 74 chromozomů. Samčí karyotyp druhu *Damon medius*, zástupce odvozené čeledi Phrynichidae, se skládá ze 66 chromozomů. V karyotypu *C. neocaledonicus* převažují akrocentrické chromozomy, u druhu *Damon medius* naopak chromozomy dvouramenné (metacentrické a submetacentrické). Získaná data ukazují na snižování počtu chromozomů v karyotypové evoluci amblypygidních bičovců. Snižování počtu chromozomů bylo doprovázeno zvyšováním počtu dvouramenných chromozomů. Srovnání karyotypu studovaných druhů ukazuje, že se na snižování počtu chromozomů podílely zejména centrické fúze a pericentrické inverze. V karyotypech obou druhů nebyly nalezeny morfologicky diferencované pohlavní chromozomy, meióza je charakteristická přítomností difúzního stádia.

Summary

Cytogenetics of the class Arachnida is still poorly understood. Whip spiders (Amblypygi) represent an ancient arachnid order exhibiting low diversity which has been known already from Carboniferous strata. Whip spiders are characterized by powerful raptorial pedipalps and thin multi – segmented tactual forelegs. Cytogenetics of Amblypygi is absolutely unknown. However, data on amblypygid cytogenetics might be important to reconstruct karyotype evolution of arachnids. Amblypygids are fylogenetically close to spiders and therefore their karyotype research can highlight some unusual features of spider karyotypes (e.g. origin of complicated sex chromosome systems of spiders). Presented study is aimed in analysis of karyotype and meiosis in two species of Amblypygi, *Charinus neocaledonicus* (Charinidae) and *Damon medius* (Phrynichidae). Karyotypes of both species are characterized by high diploid number of chromosomes. Male karyotype of *C.. neocaledonicus* from the phylogenetically basal family Charinidae consists of 74 chromosomes. Male karyotype of *D. medius* from derived family Phrynichidae consists of 66 chromosomes. Karyotype of *C.. neocaledonicus* is remarkable by predominance of acrocentric chromosomes. In contrast to this, karyotype of *D. medius* is dominated by biarmed (metacentric and submetacentric) chromosomes. Obtained data indicate reduction of chromosome numbers during karyotype evolution of whip spiders. Reduction of the chromosome numbers was accompanied by increasimg of number of biarmed chromosomes. Comparison of karyotypes of both species indicates operation of centric fusions and pericentric inversions in conversion of acrocentric chromosomes to biarmed chromosomes. Karyotype analysis of both species did not reveal differentiated sex chromosomes. Meiosis of both species is characterized by presence of a diffuse stage.

1. Úvod

V poslední době se věnuje zvýšená pozornost studiu cytogenetiky u bezobratlých, většina badatelů se však orientuje na hmyz. Ostatní skupiny kmene členovců (Arthropoda) jsou z cytogenetického hlediska prozkoumány mnohem méně, což platí i pro třídu pavoukovců (Arachnida). Přestože byly první karyotypy pavoukovců popsány již koncem 19. století (Carnoy, 1885), karyologicky bylo dosud prozkoumáno jen něco přes 1100 druhů (tab.1).Ani karyotypy jednotlivých skupin pavoukovců nejsou rovnoměrně prozkoumány. V předložené práci jsem se soustředil na amblypygidní bičovce, karyotypy tohoto řádu nebyly dosud studovány. Cílem mého výzkumu bylo porovnat karyotypy zástupců dvou různých čeledí, Charinidae a Phrynichidae.

2. Základní údaje o amblypygidních bičovcích

2.1. Fylogenetické postavení a způsob života

Třída pavoukovců se v současnosti většinou člení do 13 řádů s celkem 97 000 druhy (Harvey, 2002). Druhově nejpočetnějšími řády jsou pavouci (Araneae) (40000 druhů) (Platnick 2007), řády acariformních (Acariformes) a parazitiformních roztočů (Parasitiformes) (dohromady 48000 druhů) (Harvey, 2002), méně početnými řády jsou štíři (Scorpiones) (1279 druhů), štírci (Pseudoscorpiones) (3239 druhů), solifugy (Solifugae) (1087 druhů) (Harvey, 2002) a sekáči (Opiliones) (6071 druhů) (Pinto da Rocha & Giribet, 2007). Mezi pavoukovce však patří i některé menší a málo prozkoumané řády. I když nejsou tyto skupiny běžně popularizovány, mají neobyčejný význam pro rekonstrukci fylogeneze celé třídy pavoukovců. Mezi takové skupiny patří i řád amblypygidních bičovců.

Amblypygidní bičovci jsou málo diverzifikovaným, reliktním řádem. Tato skupina je známa již od svrchního karbonu (Weygoldt, 2000), dosud bylo popsáno jen 150 recentních

druhů (Weygoldt, 2002). Řád Amblypygi se dále člení do čtyř čeledí: Charinidae, Charontidae, Phrynidae a Phrynichidae. Za fylogeneticky nejpůvodnější je považována čeleď Charinidae (Weygoldt, 1996a) (obr.1).

Společně s pavouky (Araneae) a řády Uropygi a Schizomida tvoří amblypygidi tzv. tetrapulmonátní větev pavoukovců. Charakteristickými znaky této větve jsou dva páry plicních vaků (alespoň primárně), dvoučlánkové (subchelátní) chelicery, a zvláštní stavba mikrotubulů v bičíku spermií (struktura 9+3 na rozdíl od 9+2, která je v živočišné říši nejobvyklejší) (Scharff & Enghoff, 2005). Mezi Tetrapulmonata se někdy řadí také roztočovi (Ricinulei) a vyhynulý řád Trigonotarbida (Selden, Shear & Bonamo, 1991).

Názory na postavení amblypygidů v rámci tetrapulmonátní větve nejsou jednotné. Podle jedné z hypotéz (obr.2) jsou amblypygidi sesterskou skupinou pavouků (Weygoldt & Paulus 1979). Oba tyto řády by pak tvořily skupinu Labellata (Petrunkevitch, 1955), jejímiž charakteristickými znaky jsou úzká stopka mezi hlavohrudí a zadečkem, dobře vyvinutý savý žaludek a určité morfologické podobnosti v oblasti ústního ústrojí. Druhá hypotéza (obr.3) vidí amblypygidy jako sesterskou skupinu řádu Uropygi (Shultz, 1990). Tyto řády pak tvoří spolu s řádem Schizomida skupinu bičovci (Pedipalpi), kterou spojuje podobná morfologie pedipalp uzpůsobených k lovu (loupeživé pedipalpy), modifikovaný první pár kráčivých končetin (tykadlovité končetiny se smyslovou funkcí) a uchovávání vajíček ve vaječném váčku. V současnosti není možno rozhodnout mezi oběma hypotézami, a to ani na základě molekulárně fylogenetických analýz (Wheeler & Hayashi, 1998; Giribet et al., 2002).

Většina amblypygidních bičovců jsou tropičtí nebo subtropičtí pavoukovci žijící v oblastech s vysokou vlhkostí vzduchu, zejména v tropických deštných pralesech. Některé odolnější druhy však obývají i takové biotopy jako jsou pouště nebo savany. Nejdále na severu byli bičovci nalezeni na řeckém ostrově Rhodos a na jihu v Jihoafrické republice (Weygoldt,

2000). Amblypygidi se obvykle vyskytují pod kameny, pod kůrou stromů nebo v jeskyních. Díky tomu, že mají dorzoventrálně zploštělé tělo mohou zalézat do různých škvír. Jedná se o noční dravce. Při lovu nejprve nehnutě vyčkávají, kořist loví rychlým výpadem robustních a loupeživých pedipalp, které jsou opatřeny četnými trny. Amblypygidi spoléhají hlavně na obratnost a sílu svých pedipalp, nemají totiž jedové žlázy jako např. většina pavouků. Kořistí se obyčejně stává hmyz (například noční motýli), mohutnější druhy dokáží ulovit i drobné obratlovce. Ochotně přijímají i předem usmrcenou potravu. Po nasycení dokáží přežít bez přísunu potravy až několik týdnů (Weygoldt, 2000).

Vedle loupeživých pedipalp patří k charakteristickým znakům amblypygidních bičovců i extrémně prodloužený, tykadlovitý první pár kráčivých končetin (obr.4). Koncové články těchto končetin se druhotně rozčlenily do mnoha (u některých druhů i více než 100) článků (Weygoldt, 2000) S pomocí těchto končetin bičovci ohmatávají své nejbližší okolí, orientují se v prostoru a určují tak svůj další postup a chování, jelikož jejich zrak není příliš vyvinutý (Weygoldt, 2000). Díky bizarním končetinám obdrželi bičovci také svůj název. Vzhledem k tomu, že tykadlovité končetiny vznikly diferenciací prvního páru kráčivých končetin, pohybují se amblypygidi jen na třech párech nohou. Podobně je tomu i u ostatních řádů bičovců.

Amblypygidní bičovci se nesdružují do skupin, každý jedinec žije ve svém teritoriu (strom, část jeskyně apod.), které hájí proti ostatním příslušníkům svého druhu. Setkání dvou jedinců může vést k agresivnímu chování, které může u samců vyústit v souboj. Souboje samců jsou většinou druhově specifické, ritualizované s přesně danou posloupností dějů a obvykle nevedou ke zranění. Jde v nich pouze o vyjasnění dominantní a submisivní role (Weygoldt, 2000). U některých bičovců byl však pozorován i kanibalismus (Weygoldt, 2000). Určitého stupně sociality dosáhly jen druhy *Damon diadema* (Phrynichidae) a *Phrynus*

marginemaculatus (Phrynidae), jejichž jedinci se občas sdružují do skupin (Rayor & Taylor, 2006).

Amblypygidní bičovci mohou být též objekty predace jinými živočichy. Většinou však díky svému ostražitému chování a citlivým tykadlovitým končetinám vycítí včas blížící se nebezpečí a uprchnou. Za normálních okolností se amblypygidi pohybují pomalu a obezřetně, při náhlém vyrušení se však vydávají na zběsilý úprk, při němž kličkují a snaží se co nejrychleji zmizet v nějaké škvíře (Weygoldt, 2000). K obranným mechanismům amblypygidních bičovců patří i aktivní autotomie v kloubním spojení mezi femurem a tibií kráčivých končetin. Jestliže bičovec nějakým způsobem přijde o některou končetinu, doroste mu postupně po několika následujících svlékáních do původní velikosti (Weygoldt, 2000).

Amblypygidní bičovci se na rozdíl od ostatních pavoukovců (s výjimkou samiček mygalomorfních pavouků) svlékají i po dosažení dospělosti. Jedná se spíše o dlouhověké pavoukovce. Délka života není u většiny druhů známa, v laboratorních podmínkách se mohou dožít až deseti let (Weygoldt, 2000).

2.2. Rozmnožování a pohlavní soustava

Vzhledem k zaměření práce pojednám podrobněji o rozmnožování a pohlavní soustavě amblypygidních bičovců. V typickém případě se jedná o gonochoristy, u většiny druhů je poměr pohlaví 1:1. Výjimkami jsou *Charinus acosta* (Quintero, 1983) z Kuby a řecké populace druhu *Charinus ioanniticus* (Kritscher, 1959), které se vyznačují partenogenezí (de Armas, 2000). Oplození u bičovců je nepřímé, a to pomocí spermatoforů (Alexander 1962a,b; Klingel 1963; Weygoldt, 1969 in Weygoldt ,1999b). Samec pokládá spermatofor na půdu a láká k němu samičku dlouhými zásnubními tanci, které jsou druhově specifické. Samička nakonec nasaje spermie ze spermatoforu do svého genitálního otvoru (Weygoldt, 1999b).

Spermatofory jsou velké a komplexní struktury. Skládají se ze stopky a spermatoforové hlavy, v níž jsou párově uloženy shluky spermatu, u některých druhů balíčky spermií. Morfologie spermatoforů je rodově či druhově specifická, totéž platí i o samičích genitáliích (Weygoldt, 1999b).

Sameček může vyprodukovat velké množství spermatoforů. Jejich produkce je přerušována několikadenními pauzami nutnými pro naplnění semenných váčků. U většiny druhů může samička přijmout více spermatoforů od různých samců než přestane být vnímavá k oplození (Weygoldt, 2000). Monogamie byla nalezena pouze u druhu *Heterophrynus longicornis* (Phrynidae) (Wickler & Seibt, 1983), u něhož žijí obě pohlaví v období rozmnožování společně.

Z hlediska sexuální selekce je u některých druhů pravděpodobně důležitá délka pedipalp samce. Sameček s delšími pedipalpami má větší šanci spářit se již toho roku kdy dosáhl dospělosti. Narozdíl od ostatních pavoukovců a hmyzu to neznamená, že méně vyvinutí samečci svou reprodukční roli již nesplní. Vzhledem ke svlékání v dospělosti se totiž mohou pokusit o spáření v následujících letech, kdy budou již vyvinutější a schopni konkurence (Weygoldt, 2000).

Rozmnožovací orgány bičovců se skládají z páru trubicovitých gonád a přídatných žláz. Vývody gonád ústí do pohlavního atria, což je rozsáhlá dutina, která je ventrálně kryta genitálním operculem a dále ohraničena kutikulou a separována svalstvem od ostatních orgánů. Na genitální operculum je laterálně ukotven pár plicních vaků a mediálně párová topořivá tělíska, která se označují jako gonopody (Weygoldt et al. 1972).

Schéma pohlavní soustavy samce je na obrázku 5. Narozdíl od ostatních tetrapulmonátů se varlata nachází na hřbetní straně zadečku, kde jsou přirostlá po stranách k perikardu. V blízkosti hlavohrudi (zhruba v oblasti třetího článku zadečku) se varlata zúžují

v chámovody, které se obracejí na ventrální stranu zadečku. Chámovody ústí do semenných váčků na spodní straně zadečku. Gonopody samců se vchlipují do zadečku, jsou větvené a tvoří kompaktní spermatoforový orgán. Ten vyplňuje velkou část pohlavního atria a obsahuje soustavu dutin. Dutiny slouží jako forma, ve které později vznikne a podle níž se vytvaruje budoucí hlavička spermatoforu. Do dutin ústí chámovody a ventrální a laterální přídatné žlázy (Weygoldt, 2000).

Po zásnubním tanci dojde ke tvorbě spermatoforu. Nejprve dochází ke ztopoření spermatoforového orgánu vlivem zvýšeného tlaku hemolymfy a současně se otvírá pohlavní atrium. Díky interakci svalů a změn tlaku hemolymfy jsou ze semenných váčků vytlačovány spermie a shromážďují se do balíčků. Současně je zvláštními slepými párovými trubicemi produkována vodnatá sekrece, která stéká z atria k vrcholu ztopořeného spermatoforového orgánu, jenž je vychlípen z atria až k podkladu. Vrcholem spermatoforového orgánu je vylučovaný sekret připevněn k půdě a sameček pomalu nadzvedává své tělo, přičemž produkty sekrece zformují spermatoforovou stopku. Když dosáhne stopka patřičné výšky, sameček se přestane nadzvedávat a v dané pozici setrvá nehnutě několik minut. Během této doby dochází k sekreci do hlavních dutin spermatoforového orgánu. Tento sekret rychle obalí balíčky spermií, tvrdne a vytváří tak hlavičku spermatoforu. Tvar spermatoforové hlavičky je určen tvarem dutin spermatoforového orgánu, kutikulárními strukturami pohlavního atria a interakcí svalových kontrakcí a tlaku hemolymfy. Vytvořená hlavička připevněná stopkou k podkladu je následně vypuzena ven ze zadečku a tím je tvorba spermatoforu ukončena (Weygoldt, 2000).

Spermatogeneze amblypygidních bičovců probíhá ve velkých spermatocystách, které jsou zanořeny do stěny varlete. Spermatocyty uvnitř jedné spermatocysty vznikají zřejmě dělením jediné spermatogoniální buňky a jsou synchronizovány, tj. nacházejí se ve stejném

stadiu dělení. Po ukončení meiózy dochází nejprve ke vchlípení akrozomálního filamenta do jádra spermatidy (obr.7b). Následně se jádro začne (za současného zúžování) prodlužovat dozadu (obr.7c). Později se akrozomální filamentum přesune na periferii spermatidy a zformuje okolo jádra spirální vlákno (obr. 7d). Střední část spermatidy za jádrem obsahuje mitochondrie a vytváří hlubokou prohlubeň okolo báze bičíku (obr. 7b). Později se střední část společně s mikrotubuly bičíku vtáhne dovnitř spermatidy a svinou se v jedné polovině vznikající spermie (obr. 7d). V druhé polovině spermie se podobným způsobem svine jádro již obtočené spirálním vláknem. Nakonec tak vznikne kulovitý útvar, což je pasivní stádium spermie. Takto zapouzdřené spermie jsou transportovány do spermatoforu (Weygoldt, 2000).

Pohlavní soustava samičky je zobrazena na obrázku 6. Gonády samic se nacházejí na břišní straně zadečku. Párové vaječníky (ovaria) přecházejí směrem k hlavohrudi ve vejcovody, které se v blízkosti hlavohrudi spojují za vzniku dělohy. Vaječníky a vejcovody jsou před oplozením vystlány dlaždicovitým epitelem. Dlaždicovitý epitel se po oplození mění na cylindrický se sekreční aktivitou (Weygoldt, 2000). Děloha vede pod úrovní vejcovodu směrem zpět od hlavohrudi a otevírá se do pohlavního atria. Na genitální operculum jsou stejně jako u samců z vnitřní strany připevněny párové gonopody. Gonopody samiček jsou však daleko menší a jednodušší, jejich funkcí je nasávat spermie ze spermatoforu (Weygoldt, 1999b). Samičí gonopody se skládají z párových, poněkud sklerotizovaných polštářkovitých struktur, z nichž každá je vybavena prstovitým přívěskem. Ty mohou být ztopořeny tlakem hemolymfy do charakteristického tvaru, který jim umožní nasát spermie ze spermatoforu. Tento typ gonopodů převažuje u čeledí Charinidae a Charontidae (Weygoldt, 2000). U některých druhů čeledí Charinidae a Phrynichidae prstovité přívěsky druhotně chybí, u čeledi Phrynidae došlo naopak k jejich sklerotizaci do podoby drápkovitých skleritů. Stejně jako spermatofory jsou i samičí gonopody rodově či druhově specifické (Weygoldt, 1999b).

Po nasátí ze spermatoforů jsou nepohyblivé spermie uloženy v pohlavním atriu do té doby, než začne samička klást vajíčka.. Při kladení procházejí vajíčka společně s doprovodnou sekrecí pohlavním atriem. V pohlavním atriu se do této tekutiny uvolňují uložené spermie, které se odpouzdří a pomocí bičíku se pohybují k vajíčkům, která oplodní. K samotnému oplození tedy dochází až při kladení vajíček (Weygoldt, 2000).

Ranné oocyty ční do dutiny ovaria. Později se vychlipují z ovaria ven do hemolymfy, přičemž zůstávají spojeny s ovariem stopkou - funiculem. Jakmile oocyty opustí vaječník, rychle zvětšují svůj objem ukládáním žloutku (vitelogeneze). Primární fáze vitelogeneze je zastavena poté, co samička dosáhne dospělosti a spáří se. Po páření je nastartována sekundární fáze vitelogeneze, ve které vajíčka postupně dorostou až do velikosti 1500 – 2000 µm. Touto fází ovšem projde jen malý počet vajíček, ostatní zůstávají malá a mohou být použita v dalším roce. Syntéza žloutku se uskutečňuje buňkami hemolymfy. Nakonec jsou vajíčka naplněna četnými žloutkovými kapénkami, které dodávají vajíčkům většiny druhů zelenou barvu (Weygoldt, 2000)..

Krátce před nakladením se funikuly vajíček rozšíří a vajíčko se vchlípí zpět do dutiny ovaria. V tomto okamžiku jsou ovaria naplněna vláknitým sekretem vytvořeným epitelem ovaria. Tato substance je rovněž vylučována buňkami vejcovodů a během kladení obklopuje vajíčka. Po oplození v pohlavním atriu je doprovodná tekutina s oplozenými vajíčky vytlačena na břišní stranu zadečku, kde ztvrdne, čímž se zformuje vaječný váček (Weygoldt, 2000).

Samička klade vajíčka několik týdnů až měsíců po páření a poté je nosí ve vaječném váčku. Po třech měsících se vylíhnou tzv. praenymfy, které se přemístí z břišní na hřbetní stranu zadečku matky, kde setrvají do dalšího svlékání. Poté matku opustí a začínají žít samostatně (Weygoldt, 2000).

3. Základní cytogenetické údaje o jednotlivých řádech pavoukovců

Pavoukovci se vyznačují značnou rozmanitostí karyotypu. Proto pojednám zvlášť o karyotypech jednotlivých řádů.

Z karyologického hlediska jsou nejprozkoumanější skupinou pavoukovců pavouci (tab.1). V současné době je prostudováno přibližně 600 druhů (Král, nepublikovaný přehled). Diploidní počty chromozomů pavouků se pohybují ve velkém rozpětí, a to od 7 (*Ariadna lateralis*, Segestriidae) (Suzuki, 1954) po 128 (*Cyclocosmia siamensis*, Ctenizidae) (Dulíková & Král, 2007). Drtivou většinu prozkoumaných pavouků představují zástupci tzv. entelegynní větve araneomorfních pavouků, která je druhově nejpočetnější skupinou pavouků. Ostatní skupiny pavouků jsou z cytogenetického hlediska prozkoumány velmi málo (Řezáč et al. 2006). Karyotypy entelegynních pavouků se skládají až na výjimky jen z akrocentrických chromozomů, zatímco u ostatních skupin nacházíme častěji chromozomy metacentrické nebo submetacentrické (Král et al., 2006). U primitivních araneomorfních pavouků nadčeledi Dysderoidea jsou chromozomy holocentrické (Král et al. 2006). Výjimkami u entelegynních pavouků jsou např. maloočka *Heteropoda sexpunctata* (Sparassidae) (Bole–Gowda, 1952) či křižák *Aranea dumetorum* (Araneidae) (Hackman, 1948 in Král, 1994) kteří se vyznačují převahou metacentrických a submetacentrických chromozomů. Diploidní počet chromozomů je u těchto druhů poloviční oproti příbuzným druhům s akrocentrickými chromozomy. To znamená, že jejich karyoptyp byl pravděpodobně odvozen sérií translokací Robertsonova typu (Král, 1994).

Zřejmě původním systémem chromozomového určení pohlaví je u pavouků systém ♂X_1X_2/♀ $X_1X_1X_2X_2$, který se nachází již u nejprimitivnějších pavouků (Suzuki, 1954) a je zároveň mezi pavouky nejčastější (77% studovaných druhů) (Araújo et al. 2005). Tento

systém se nejčastěji označuje symbolem X_1X_20, kde 0 znamená absenci gonozomu Y u samců (Hackman, 1948 in Král, 1994). Gonozomy X párují v profázi I nehomologicky na periferii jádra, v anafázi I se pohybují ke stejnému pólu dělícího vřeténka (Suzuki, 1954). Systém X_1X_20 je v živočišné říši vzácný, vyskytuje se však ještě u některých lasturnatek, hlístic a některých skupin hmyzu, u nichž však patrně není fylogeneticky původní. Sekundárně vznikají u pavouků systémy s vyšším počtem chromozomů X, a to pravděpodobně nondisjunkcemi (Brum – Zorilla & Postiglioni, 1981; Datta & Chatterjee 1988). Dále se u pavouků vyskytuje systém X0 (vzniká fúzemi chromozomů X_1 a X_2) a různé neopohlavní systémy, u nichž se u samčího pohlaví vyskytuje gonozom Y. Neopohlavní systémy vznikaly přestavbami mezi původními pohlavními chromozomy X a autozomy. Takto vznikl patrně i systém X_1X_2Y, který byl popsán u některých čeledí primitivních araneomorfních pavouků, např. Loxoscelidae (Silva, 1988), Drymusidae, Filistatidae, Hypochilidae a Pholcidae (Král et al. 2006). Partenogeneze se u pavouků vyskytuje jen ojediněle, byla nalezena u druhů *Theotima femininia* (Ochyroceratidae) (Wasowska, 1971), *Isopoda insignis* (Sparassidae) (Lake, 1986) a *Dysdera hungarica* (Dysderidae) (Deelman & Reinhold, 1986). Ve všech případech se jedná o thelytokii.

U roztočů bylo karyotypováno zatím 167 druhů řádu Parasitiformes a 173 druhů řádu Acariformes (výčet druhů uvádí Oliver, 1977; novější informace uvádí Norton et al., 1993). Parazitiformní roztoči mají chromozomy monocentrické, akariformní roztoči chromozomy holocentrické (tab.1).

. Co se týče parazitiformních roztočů, samčí karyotypy podřádu Gamasida jsou tvořeny 6-18 chromozomy, u podřádu Ixodida 12 – 32 chromozomy. U podřádu Ixodida se vyskytují pohlavní chromozomy, které jsou obvykle delší než autozomy. Jedná se buď o systém ♂XY/♀XX (Kahn, 1964) nebo ♂X0/♀XX (Oliver, 1977). U některých australských zástupců

rodu *Amblyomma* byl nalezen neopohlavní systém ♂X_1X_2Y /♀$X_1X_1X_2X_2$. U podřádu Gamasida je velmi častá haplodiploidie a thelytokie (Oliver, 1977).

Nízké diploidní počty chromozomů se vyskytují i u akariformních roztočů. U akariformních podřádů byly nalezeny následující diploidní počty: Actinedida 4-26, Acaridida 8-20, Oribatida 16-18 (Král, 1994). Někteří zástupci pancířníků (Oribatida) vznikli pravděpodobně polyploidizací, jejich karyotypy jsou totiž tvořeny 36 chromozomy (Oliver, 1967). U čeledi Acaridae a u jednoho rodu čeledi Glycyphagidae se vyskytují pohlavní chromozomy, konkrétně systémy ♂XY/♀XX (Norton et al. 1993) a ♂X0/♀XX (Oliver, 1977). U jiných akariformních roztočů nebyly pohlavní chromozomy objeveny, častý je však výskyt haplodiploidie a thelytokie (Oliver, 1967, 1971).

U štírků (Pseudoscorpiones) bylo dosud karyotypováno 60 druhů z deseti čeledí (Šťáhlavský, 2006) (tab.1). Diploidní počty chromozomů se pohybují ve velkém rozpětí, a to od 10 u *Allochthonius buanensis* (Chthoniidae) (Lee & Seo, 1995) po 74 u *Lasiochernes cretonatus* (Chernetidae) (Šťáhlavský et al. 2005). Karyotypy štírků jsou tvořeny monocentrickými chromozomy, u většiny druhů převládají dvouramenné chromozomy (tj. metacentrické nebo submetacentrické). Zastoupení jednotlivých typů chromozomů v karyotypech se však značně mění i v rámci jednoho rodu. U rodu *Roncus* (Neobisiidae) se na karyotypové evoluci podílely Robertsonovy translokace a rozpad metacentrických chromozomů na akrocentriky (Troiano, 1990, 1997). Podobná studie karyotypové evoluce byla provedena u čeledi Chthoniidae (Šťáhlavský & Král, 2004), kde se na změnách karyotypu podílejí pravděpodobně centrické a tandemové fúze a pericentrické inverze. U obou čeledí je evoluce karyotypu doprovázena redukcí dipoidního počtu chromozomů. U zástupců čeledi Chthoniidae byla zjištěna achiazmatická meioza (Šťáhlavský & Král, 2004). U štírků byly objeveny různé systémy chromozomového určení pohlaví, z nichž nejobvyklejší

a pravděpodobně původní je systém ♂X0/♀XX (Šťáhlavský et al. 2006). Chromozom X systému X0 je většinou metacentrický (Šťáhlavský et al. 2006). U některých druhů se vyskytuje systém ♂XY/♀XX nebo i neopohlavní systémy. Pohlavní chromozomy samců se vyznačují specifickým chováním v profázi I meiotického dělení (poloha na okraji jádra, pozitivní heteropyknóza) Relativně nedávno byly prozkoumány karyotypy zástupců čeledi Geogarypidae, Garypinidae a Olpiidae (Šťáhlavský et al. 2006). U samců čeledi Geogarypidae a u samce druhu *Calocheiridius libanoticus* bylo nalezeno v meióze tzv. difúzní stádium. Jedná se o přechodnou fázi mezi pachytene a diplotene, která je charakteristická značnou dekondenzací chromatinu (Wilson, 1925; Klášterská, 1976). U pavoukovců bylo difúzní stádium popsáno jen u některých akariformních roztočů, sekáčů, štírků a pavouků (Šťáhlavský et al., 2006; Král et al., 2006).

Podobně jako u štírků nacházíme i u sekáčů (Opiliones) značný rozsah diploidních počtů chromozomů (tab.1). Pohybují se mezi 10 (*Sabacon makinoi,* Sabaconidae*; Paraumbogrella pumilio* a *Systenocentrus japonicus,* Sclerosomatidae) (Tsurusaki, 1989; 1982a; 1993) a 109 (*Goniosoma spelaeum,* Gonyleptidae) (Oliveira et al. 2000). Karyotypováno bylo přibližně 80 druhů, pokud zahrneme i nepublikovaná data (Tsurusaki, 2007). Chromozomy sekáčů jsou monocentrické, v karyotypech většiny studovaných druhů převažují metacentrické a submetacentrické chromozomy. Jen u dvou druhů převažují chromozomy akrocentrické, konkrétně u *Siro rubens* (Sironidae) (Juberthie, 1956) a *Caddo agilis* (Caddidae) (Tsurusaki,1986b). Je zajímavé, že počet a morfologie chromozomů často kolísá i v rámci jednoho druhu. Tento jev může být důsledkem faktu, že sekáči jsou málo pohyblivá zvířata tvořící často izolované populace, které se pak vyvíjejí samostatně a liší se svými karyotypy (Tsurusaki & Cokendolpher, 1990). Většina sekáčů se vyznačuje systémem chromozomového určení pohlaví ♂ XY/♀ XX, chromozom Y je často menší než X

(Tsurusaki, 1982a, 1985a,b; Tsurusaki & Holmberg, 1986; Tsurusaki & Cokendolpher, 1990). Systém ♂ X0/♀ XX nebyl nalezen u žádného druhu (Tsurusaki, 2007). Pozoruhodné ovšem je, že u dvou druhů čeledi Phalangiidae bylo objeveno heterogametické samičí pohlaví, tedy systém určení pohlaví *Abraxas*, což je u pavoukovců naprosto ojedinělý jev. Konkrétně se jedná o druhy *Mitopus morio* (Tsurusaki a Cokendolpher, 1990) a *Odiellus aspersus* (Tsurusaki, 2007). U dvou partenogenetických sekáčů (*Leiobunum manubriatum, L. globosum*) byla objevena polyploidie (Tsurusaki et.al. 2007). U sekáčů byly popsány i nadpočetné (B) chromozomy (Tsurusaki, 2007). Konkrétně byly objeveny např. u druhu *Psathyropus tenuipes* (Tsurusaki, 1993; Gorlov & Tsurusaki, 2000a,b; Tsurusaki & Shimada, 2004)

U štírů (Scorpiones) bylo zatím karyotypováno přibližně 50 druhů (Král, nepublikovaná data) (tab.1).. Štíři tvoří z fylogenetického hlediska dvě základní větve, které se také značně liší svými karyotypy.. Z první větve bylo karyologicky prozkoumáno 5 čeledí: Bothriuridae, Chactidae, Ischnuridae, Scorpionidae a Vejovidae. Pro tyto čeledi je charakteristický vyšší počet monocentrických chromozomů (29 – 175), a značná variabilita karyotypu, a to i mezi populacemi jednoho druhu (Shanahan, 1989a; Shanahan & Hayman, 1990). Druhá větev zahrnuje pouze čeleď Buthidae s holocentrickými chromozomy, nízkým diploidním počtem chromozomů (6 – 28) a achiazmatickou meiozou. U pěti druhů štírů byla objevena partenogeneze (Lourenço, 1991). Konkrétně se jedná o tři druhy rodu *Tityus* (*T. serrulatus, T. columbianus, T. uruguayensis*; Buthidae) a o druhy *Hottentota hottentota (*Buthidae) a *Liocheles australasiae* (Ischnuridae).

Nedávno byly analyzovány také první karyotypy řádu štírenek (Palpigradi) (Král et. al. poskytnuto). Konkrétně se jedná o dva druhy rodu *Eukoenenia* (*E. spelaea* a *E. mirabilis)*. Oba druhy se vyznačují nízkým počtem monocentrických chromozomů. Karyotyp druhu *E. spelaea*

se skládá z 18 a karyotyp *E. mirabilis* ze 14 chromozomů. Chromozomy těchto druhů jsou drobné a pravděpodobně akrocentrické, pohlavní chromozomy nejsou morfologicky diferencovány. Mezi pachytene a diplotene se u štírenek vyskytuje krátké difúzní stadium.

Karyotypy ostatních řádů pavoukovců nebyly dosud studovány. Vzhledem k této okolnosti jsou informace o karyologii pavoukovců značně omezeny, takže se nedá vypracovat schéma karyotypové evoluce této třídy. Abych přispěl ke zmapování základních údajů o karyotypech pavoukovců, soustředil jsem se na studium karyotypu amblypygidních bičovců, jedné z dosud neprozkoumaných skupin.

4. Materiál a metodika

4.1. Modelové druhy

Ve svém výzkumu jsem se zaměřil na dva druhy amblypygidních bičovců, které patří do dvou různých čeledí. *Charinus neocaledonicus* (Kraepelin, 1895) z Nové Kaledonie je zástupcem primitivní čeledi Charinidae. Rod *Charinus* (Simon, 1892) se jako jediný z amblypygidů vyskytuje na všech kontinentech s výjimkou Antarktidy (Weygoldt, 1972; Delle Cave, 1986). Zástupci tohoto rodu nedorůstají takové velikosti jako ostatní amblypygidi (dosahují jen délky 7-15 mm), většina druhů žije epigeicky v deštných pralesech. Druhy ze sušších oblastí žijí v jeskyních a mají redukované oči (Weygoldt, Pohl & Polak, 2002). Druh *C. ioanniticus* proniká až na ostrovy Kós a Rhodos ve Středozemí, které jsou tak nejsevernějšími místy výskytu amblypygidních bičovců. Exempláře druhu *C. neocaledonicus* pro studium karyotypu byly sbírány P. Weygoldtem (Univerzita ve Freiburgu, Německo) na hoře Mount Koghis blízko města Noumea (Nová Kaledonie).

Damon medius (Herbst, 1797) je představitelem čeledi Phrynichidae. Rod *Damon* (Koch, 1850) se vyznačuje robustními pedipalpami a je charakteristický pro Afriku. Vyskytuje

se v západní a východní Africe a ze všech amblypygidů zasahuje nejdále na jih, až do jižní Afriky. Druh *D. medius* je známý ze západního pobřeží Afriky od Senegalu po Kongo a patří mezi mohutnější druhy (délka těla 30-35 mm). Exempláře které jsem měl k dispozici byly sbírány S. Huberem (Univerzita ve Freiburgu, Německo) a pocházely z okolí města Ziguinchor (Senegal).

Nymfy obou druhů nám laskavě poskytl prof. P. Weygoldt. Bičovci byli chováni v plastových krabičkách s vhodným rozměrem. Substrátem v krabičkách byla rašelina smíchaná ve většinovém poměru s mořským pískem. Přidáno bylo několik kusů kůry ve svislé poloze a suché listí, které sloužily jako úkryt a pro svlékání. Substrát bylo nutné pravidelně zavlhčovat, teplota v laboratoři byla udržována v rozmezí 22 – 26°C. Krmivem byli obvykle předem usmrcení cvrčci *Achaeta domestica* zavíječi *Ephestia kehniella* nebo kousek tzv. moučného červa (larvy potemníků rodu *Tenebrio*). Některé nymfy se podařilo dochovat až do subadultního nebo adultního stádia.

Pro přípravu preparátů bylo použito 5 samců a 1 samička druhu *D. medius* v nymfálním až subadultním stádiu. U druhu *C. neocaledonicus* byli vybráni 4 samci a 3 samice v nymfálním až adultním stádiu. Celkem bylo prohlédnuto 29 preparátů. U druhu *C. neocaledonicus* se jednalo o 15 preparátů ze samců (z toho čtyři C – pruhované) a 7 ze samic, u druhu *D medius* bylo prohlédnuto 5 preparátů ze samců a 2 preparáty ze samic.

U obou druhů byly nejvhodnější tkání pro studium chromozomů varlata subadultních nebo adultních samců. Kromě spermatogoniálních mitóz poskytly také různé fáze meiotického dělení. Nejvhodnější samičí tkání byly vaječníky, ale i ty obsahovaly jen nízký počet mitotických a meiotických figur. Nevýhodou samic pro studium chromozomů bylo také to, že z meiotického dělení byla pozorovatelná jen profáze I. Pozdější fáze meiózy byly buď zakryty žloutkem, nebo k nim dochází až po oplození. Determinace potřebných samčích

jedinců nebyla jednoduchá, a to vzhledem k nepříliš výraznému pohlavnímu dimorfismu. U některých druhů je možné odlišit pohlaví podle délky pedipalp. Dospělí samci mají pedipalpy obvykle protaženější než samice. U nymf není tento rozdíl ale ještě vyvinutý. Další možností jak odlišit obě pohlaví je tvar zadečku. Samičky mají zadeček spíše zaoblený, zatímco samci spíše kosodélníkovitý. Ani to ovšem není jednoznačné, jelikož se tvar zadečku dosti mění v závislosti na příjmu potravy. Někdy proto určí příslušnost k danému pohlaví až samotná pitva, a to na základě přítomnosti gonád určitého pohlaví.

4.2. Metodika

Pro zhotovení preparátů byla použita technika popsaná Trautem (1976) se zavedením několika modifikací. Bičovci byli pitváni ve fyziologickém roztoku pro motýly rodu *Ephestia* (Lokwood 1961). Gonády byly vypreparovány pod stereolupou a přeneseny do hypotonického roztoku (0.075 M KCl). Po dvaceti minutách hypotonizace následovala fixace gonád směsí methanolu (p.a.) a kyseliny octové (p.a.) (3:1). Větší gonády byly fixovány třikrát - nejdříve po dobu 7 minut, následně 10 a 20 minut. Menší gonády byly fixovány pouze dvakrát (10 a 20 minut). Po fixaci byl na vyčištěné podložní sklíčko přenesen kousek gonády, jež byl ihned zakápnut 2-3 kapkami 60% kyseliny octové. Pomocí páru wolframových jehel (wolfram má nízkou přilnavost ke tkáním) byla pod stereolupou v kapce co nejrychleji připravena suspenze buněk. Preparát byl poté ihned přenesen na histologickou ploténku o teplotě 40°C. Kapka suspenze byla vláčena wolframovou jehlou rovnoměrně po celém povrchu sklíčka tak dlouho, dokud nedošlo téměř k jejímu odpaření. Zbytek kapky s nečistotami byl sklepnut na filtrační papír. Tímto způsobem byl postupně zpracován celý nafixovaný materiál. Kvalita preparátů (stupeň rozprostření chromozomových figur, hustota buněk) byla kontrolována mikroskopem

pomocí fázového kontrastu. Preparáty byly barveny další den 5% roztokem barviva Giemsa v Sörensenově fosfátovém pufru (pH 6.8), a to po dobu 25 minut.

Obarvené preparáty byly pozorovány mikroskopem Jenaval nebo Olympus BX 50. Vhodné figury byly fotografovány na mikroskopu Jenaval na černobílý film Kodak Technical Pan. Filmy byly vyvolávány standardním postupem pomocí vývojky Kodak Professional HC – 110 a univerzálního ustalovače Fomafix (Foma). Vyvolané filmy byly nastříhány na kratší úseky pro lepší manipulovatelnost. Filmy byly skenovány na skeneru Nikon, z vybraných negativů byly zhotoveny fotografie. Pro výrobu fotografií byl použit lesklý fotopapír Foma o tvrdé gradaci. Fotografie byly rovněž skenovány skenerem Nikon.

Chromozomy mitotických metafází, které jsou obvykle používány pro studium morfologie chromozomů, neměly jasně patrné primární konstrikce. Proto byly k analýze morfologie chromozomů a sestavení karyogramu použity sesterské metafáze druhého meiotického dělení. V těchto figurách byly chromatidy chromozomů až na oblast primární konstrikce zcela odděleny (obr.11g). Pro měření délky ramen chromozomů bylo použito buď kovové odpichovátko (u fotografií) nebo program Imagetool (v případě naskenovaných negativů). U každého druhu byly proměřeny chromozomy jedné reprezentativní dvojice sesterských metafází II. Pro popis morfologie chromozomů byla použita Levanova klasifikace (Levan et al. 1964). Karyogramy jednotlivých druhů byly vytvořeny v programu Corel.

Polohu centromer jsem se snažil ověřit C - pruhováním. Pomocí této techniky je možné odlišit konstitutivní heterochromatin (tedy i pericentromerický heterochromatin nacházející se v oblasti centromery) od ostatního chromozomového materiálu. V tomto případě byly analyzovány chromozomy mitotických metafází, na nichž byly C - pruhy nejlépe patrné. C - pruhy byly indukovány technikou vypracovanou Sumnerem (1972). Oproti standardnímu

protokolu byla snížena teplota působení denaturačního agens [$Ba(OH)_2$] na 40°C. Po použití hydroxidu barnatého o vyšší teplotě nedocházelo totiž k indukci C - pruhů.

5. Výsledky

5.1 Karyotypy studovaných druhů

Čeleď: Charinidae (Simon, 1892)

Charinus neocaledonicus (Kraepelin, 1895)

U samců tohoto evolučně původnějšího druhu byl nalezen diploidní počet 2n = 74 (obr.8). V karyotypu převažují akrocentrické chromozomy, nebyly pozorovány žádné morfologicky odlišitelné gonozomy.. Karyotyp se skládá ze 24 párů akrocentiků (páry č. 1, 2, 3, 4, 6, 9, 10, 11, 13, 15, 16, 17, 20, 21, 23, 24, 25, 26, 27, 30, 31, 34, 35, 36), 2 párů subtelocentriků (páry č. 29 a 32), 2 párů submetacentriků (páry č. 18 a 28) a 9 párů metacentriků (páry č. 5, 7, 8, 12, 14, 19, 22, 33, 37) (obr.8). U samiček nebyl nalezen dostatečný počet kvalitních figur pro stanovení diploidního počtu chromozomů.

Metodou C – pruhování byl vizualizován konstitutivní heterochromatin. Řada chromozomů nesla na jednom nebo i obou koncích terminální blok heterochromatinu. Interkalární bloky heterochromatinu byly pozorovány maximálně u 7 párů chromozomů (viz obr.9). Tyto bloky byly většinou drobné a tedy špatně patrné (obr.9). Výjimkou byl jeden pár delších chromozomů s neobvyklým vzorem interkalárního heterochromatinu. Jeho interkalární heterochromatin sestával ze dvou velkých, tandemově uspořádaných bloků (obr.9).

Čeleď: Phrynichidae (Simon, 1892)

Damon medius (Herbst, 1797)

U samců tohoto druhu byl diploidní počet 2n = 66 (obr.10). Morfologicky diferencované pohlavní chromozomy nebyly opět pozorovány. Na rozdíl od předchozího druhu převažují chromozomy metacentrického typu, kterých je 17 párů (jedná se konkrétně o páry č. 1, 3, 4, 7, 8, 9, 14, 16, 17, 18, 20, 21, 24, 25, 29, 30, 33). V karyotypu se dále nachází 8 párů submetacentriků (páry č. 2, 5, 10, 11, 19, 26, 27, 28), 6 párů subtelocentriků (páry č. 6, 12, 13, 22, 31, 32) a pouze dva páry akrocentrických chromozomů (páry č. 15 a 23) (obr.10). U samiček nebyl nalezen dostatečný počet figur pro stanovení diploidního počtu chromozomů.

5.2. Průběh meiózy

U obou studovaných druhů probíhá meióza standardním způsobem. V zygotene a pachytene dochází k párování homologických chromozomů za vzniku bivalentů (obr.11a, 11b). V diplotene se homologické chromozomy od sebe oddalují - zůstávají spojeny jen chiazmaty, tedy místy, kde proběhl crossing – over. V diakinezi se chiazmata posouvají ke koncům chromozomů (= terminalizace chiazmat) (obr.11e, 11f). U obou studovaných druhů převažují bivalenty s jedním chiazmatem (obr.11e, 11f). V anafázi I dochází k rozchodu homologických chromozomů k opačným pólům dělícího vřeténka V anafázi II putují k opačným pólům dělícího vřeténka jednotlivé chromatidy (obr.11h). Jedinou odchylkou od standardního průběhu meiózy byla u obou druhů značná despiralizace bivalentů mezi pachytene a diplotene. Jádra připomínala stupněm despiralizace interfázní jádra.

6. Diskuze

Chromozomy pavoukovců (Arachnida) jsou dosud relativně málo prozkoumány, karyotypy některých řádů pavoukovců nebyly dosud vůbec studovány. Jak je patrné z tab.1, karyologický výzkum byl dosud prováděn pouze u sedmi z celkového počtu třinácti řádů pavoukovců. Navíc nejsou tyto řády prozkoumány rovnoměrně – nejvíce druhů bylo studováno u pavouků (600 druhů) (Král, nepublikovaný přehled), méně pak u akariformních a parazitiformních roztočů (Oliver, 1977; Norton et al., 1993), sekáčů (Tsurusaki, 2007) a štírků (Šťáhlavský, 2006). Mezi karyologicky neprozkoumané řády patří Amblypygi, Opilioacarida, Ricinulei, Schizomida, Solifugae a Uropygi. Ve své práci jsem se proto zaměřil na cytogenetiku dosud neprozkoumaného řádu Amblypygi.

Přes omezený počet poznatků o cytogenetice pavoukovců je zřejmá karyotypová diverzita této skupiny. Pavoukovci se vyznačují značným rozsahem diploidních počtů chromozomů. Nejnižší počet je 4 (acariformní roztoč *Harpyrhynchus brevis*) (Oliver & Nelson, 1967), nejvyšší 175 (štír *Urodacus novaehollandiae*) (Shanahan, 1989b). Karyotypy většiny pavoukovců jsou tvořeny standardními (monocentrickými) chromozomy. Některé skupiny se však vyznačují holocentrickou stavbou chromozomů (holocentrické chromozomy nemají lokalizovanou centromeru a jejich kinetická aktivita je rozptýlena po celém povrchu chromozomu). Konkrétně se jedná o roztoče řádu Acariformes, štíry čeledi Buthidae a pavouky nadčeledi Dysderoidea (Král et al., 2006). U některých sekáčů (Tsurusaki, 2007) a u klíštěte *Aponomma fimbriatum* (Oliver, 1967) byl pozorován výskyt nadpočetných chromozomů (tzv. B chromozomů). Polyploidie se vyskytuje stejně jako u hmyzu vzácně a je až na výjimky (sekáči) spjata s thelytokií (při tomto způsobu partenogeneze je klon tvořen pouze samičkami) (Oliver, 1977).

Karyotypy mnou studovaných amblypygidních bičovců se vyznačují vysokými diploidními počty chromozomů - *Damon medius* (Phrynichidae) 2n = 66, *Charinus neocaledonicus* (Charinidae) 2n = 74. Karyotypy obou druhů se skládají z monocentrických chromozomů. Zatímco u zástupce primitivního rodu *Charinus* převažují akrocentrické chromozomy, u druhu *D. medius* převažují chromozomy metacentrické. Přes přítomnost dvouramenných chromozomů nebyly v mitotických metafázích studovaných druhů většinou patrné interkalární primární konstrikce. To ukazuje na relativně malou velikost centromer dvouramenných chromozomů. Na to, že centromery dvouramenných chromozomů jsou relativně malé ukazuje i to, že interkalární bloky heterochromatinu u *C. neocaledonicus* nesou jen malé množství heterochromatinu (obr.9). U některých dvouramenných chromozomů je množství pericentrického heterochromatinu patrně tak malé, že není cytologicky detekovatelný. Počet chromozomů nesoucích interkalární blok heterochromatinu byl totiž nižší než počet dvouramenných chromozomů stanovených z metafáze II.

Na základě výsledků u druhu *C. neocaledonicus* se domnívám, že v karyotypech primitivních amblypygidních bičovců mohou převažovat akrocentrické chromozomy. Tuto hypotézu bude však třeba ověřit na zástupcích dalších rodů primitivní čeledi Charinidae. U druhu *D. medius* z odvozenější čeledi Phrynichidae převažují metacentrické chromozomy. Vzhledem k nižšímu počtu chromozomů u tohoto druhu se nabízí vysvětlení, že jeho dvouramenné (tj. metacentrické a submetacentrické) chromozomy vznikly centrickými fúzemi, kdy spolu fúzují dva akrocentrické chromozomy za vzniku dvouramenného. Pokles počtu chromozomů však nebyl tak velký, aby vedl ke vzniku takového počtu metacentrických chromozomů. Při vzniku metacentrických chromozomů se tedy musely uplatnit i jiné chromozomové přestavby, které vedou ke změně polohy centromery, a to nejspíše pericentrické inverze. Při této přestavbě dochází k obrácení úseku chromozomu, přičemž

tento úsek zahrnuje centromeru. Výsledkem je tedy změna polohy centromery, která se u akrocentrického chromozomu přesune z terminální části blíže ke středu chromozomu, čímž vznikne dvouramenný chromozom. Na účast centrických fúzí v karyotypové evoluci amblypygidních bičovců ukazuje nález neobvyklého metacentrického chromozomového páru u *C. neocaledonicus.* Pericentromerický heterochromatin tohoto páru je tvořen dvěma tandemově uspořádanými bloky heterochromatinu. Jedná se tedy pravděpodobně o pseudodicentrické chromozomy vzniklé centrickou fúzí dvou akrocentrických chromozomů. Pseudodicentrické chromozomy si po centrické fúzi zachovávají obě původní centromery, které jsou tandemově uspořádány.

Srovnání karyotypu primitivního amblypygida *C. neocaledonicus* a odvozeného zástupce *D. medius* naznačuje tedy snižování počtu chromozomů v karyotypové evoluci amblypygidních bičovců. Ke snižování počtu chromozomů mohly přispívat právě centrické fúze. Mezi mnou zkoumanými druhy není rozdíl v diploidním počtu příliš velký, ovšem u dalšího druhu amblypygida, *Phrynichus deflersi arabicus* z čeledi Phrynichidae, jsme nalezli diploidní počet 2n = 30 (nepublikovaná data naší pracovní skupiny), což by tomuto trendu také odpovídalo.

Podobně jako u hmyzu nacházíme i u pavoukovců velkou rozmanitost ve způsobu určení pohlaví. U některých skupin (např. štíři) nebyly pohlavní chromozomy nalezeny, jiné skupiny (např. pavouci) se naopak vyznačují velice složitými systémy pohlavních chromozomů (Král, 1994). Pro pavoukovce s pohlavními chromozomy je charakteristická samčí heterogametie. U řady roztočů a u některých sekáčů, pavouků a štírů byla objevena partenogeneze (Král, 1994). Je zajímavé, že jsem u amblypygidních bičovců nepozoroval žádné morfologicky diferencované pohlavní chromozomy. To znamená, že pohlavní chromozomy u amblypygidů buď nejsou vyvinuty, nebo jsou natolik primitivní, že se nedají

morfologicky odlišit. Jedná se o pozoruhodný jev vzhledem k tomu, že v některých fylogenetických schématech (obr.2) jsou amblypygidi považováni za sesterskou skupinu pavouků (Weygoldt & Paulus, 1979), u nichž jsou systémy pohlavních chromozomů velmi složité. Existuje ovšem možnost, že se diferencované pohlavní chromozomy nacházejí u samičího pohlaví amblypygidů (jednalo by se o určení pohlaví typu *Abraxas*), toto určení pohlaví se však u pavoukovců až na výjimky (někteří sekáči čeledi Phalangiidae) (Tsurusaki & Cokendolpher, 1990; Tsurusaki, 2007) nevyskytuje. Preparáty ze samiček mnou zkoumaných druhů bohužel neposkytly dostatečné množství kvalitních figur na jejichž základě by bylo možné učinit závěry. Do budoucna se jistě nabízí možnost detegovat pohlavní chromozomy amblypygidů pomocí komparativní genomové hybridizace (CGH). Touto metodou se dají často rozeznat i primitivní, morfologicky nediferencované gonozomy (Yoshido et al. 2005).

Rozmanitý je i průběh meiotického dělení pavoukovců. U heterogametického pohlaví některých štírů, štírků, akariformních roztočů a pavouků byla objevena achiazmatická meióza (Šťáhlavský & Král, 2004), která se vyznačuje absencí crossing-overu (a tedy i chiazmat, diplotene a diakineze) v profázi prvního meiotického dělení. Achiazmatickou meiózu jsem u amblypygidů nenalezl. Meióza analyzovaných druhů je chiazmatická, s nízkým počtem chiazmat v bivalentech (obr.11e, 11f). V profázi prvního meiotického dělení jsem však pozoroval jiný zajímavý jev. Mezi pachytene a diplotene dochází k téměř kompletní despiralizaci bivalentů (obr.11c). Na základě srovnání s ostatními pavoukovci a jinými skupinami živočichů se domnívám, že by se mohlo jednat o tzv. difúzní stádium. Difúzní stádium je zvláštní etapa v profázi I, která se může vyskytovat mezi pachytene a diplotene. V difúzním stádiu dochází ke značnému zvětšení jader, despiralizaci bivalentů a chromatinu až téměř na úroveň interfázního jádra (Wilson, 1925; Klášterská, 1976). Na základě těchto

charakteristik se dá usuzovat, že v této fázi dochází k vysoké metabolické aktivitě. Zvýšená metabolická aktivita chromatinu v difúzním stádiu může zásobit spermatocyty stabilními RNA transkripty, které mohou být využity v následujících meiotických etapách a/nebo ve spermiogenezi (Severi-Aguiar et al., 2006). U pavoukovců bylo difúzní stádium dosud nalezeno u některých akariformních roztočů, sekáčů, štírků a pavouků (Král et al., 2006; Šťáhlavský et al. 2006). Jeho přítomnost v profázi I je v současnosti uváděna i u různých jiných živočichů (Šťáhlavský et al. 2006) a také u rostlin (Klášterská, 1977).

7. Závěr

Karyotypy pavoukovců jsou relativně málo prozkoumány. V rámci této druhově početné třídy bylo karyologicky prostudováno něco přes 1100 druhů (tab.1), z nichž největší počet zaujímá řád pavouků (600) (Král, nepublikovaný přehled). Některé řády pavoukovců nebyly dosud karyologicky zkoumány. Vzhledem k této okolnosti jsou informace o karyologii pavoukovců značně omezeny.

Ve své práci jsem studoval karyotypy a meiotické dělení dvou druhů amblypygidních bičovců, tedy řádu, který dosud nebyl karyologicky analyzován. Karyotyp obou druhů je tvořen standardními monocentrickými chromozomy. Karyotyp druhu *Charinus neocaledonicus* (Charinidae) sestává převážně z akrocentrických chromozomů, diploidní počet je 2n = 74. Karyotyp druhu *Damon medius* (Phrynichidae) se skládá naopak převážně z metacentrických chromozomů, zjištěný diploidní počet je 2n = 66. Morfologologicky diferencované pohlavní chromozomy nebyly nalezeny. U druhu *C. neocaledonicus* bylo pro ověření polohy centromer použito C – pruhování. Tato metoda zároveň odhalila distribuci konstitutivního heterochromatinu v karyotypu *C. neocaledonicus*. Většina konstitutivního heterochromatinu se nachází na koncích chromozomů. Interkalární bloky heterochromatinu

v místech centromer dvouramenných chromozomů jsou drobné. (obr.9). Výjimkou je rozsáhlý pericentromerický heterochromatin jednoho delšího chromozomového páru tvořený dvěma tandemově uspořádanými bloky (obr.9). Tento pár chromozomů je tvořen pravděpodobně pseudodicentickými chromozomy, které vznikly centrickou fúzí.

Srovnání karyotypu obou druhů naznačuje, že během evoluce amblypygidů docházelo ke snižování počtu chromozomů. Tento proces byl doprovázen zyvšováním počtu dvouramenných chromozomů, centrickými fúzemi a pericentrickými inverzemi. Mezi pachytene a diplotene u obou druhů bylo pozorováno difúzní stádium s předpokládanou transkripční aktivitou.

U samiček obou druhů nebyl dosud pozorován dostatečný počet kvalitních mitotických a meiotických figur. V blízké budoucnosti proto hodlám prozkoumat také karyotyp tohoto pohlaví. Karyogramy prezentované v bakalářské práci budou ověřeny vyhodnocením dalších metafází II a následným statistickým zpracováním celého souboru naměřených výsledků. Dále plánuji aplikaci komparativní genomové hybridizace, která umožní případnou detekci primitivních, morfologicky nediferencovaných pohlavních chromozomů.

Dosavadní výzkum naznačil, že v karyotypové evoluci amblypygidů docházelo k postupnému snižování diploidního počtu chromozomů. Abych dokázal tento trend, zaměřím se na studium karyotypu i u dalších rodů čeledí Charinidae a Phrynichidae, jakož i u zástupců dalších čeledí amblypygidních bičovců. V současnosti jsou již připraveny preparáty druhu *Phrynichus ceylonicus* čeledi Phrynichidae. Do své diplomové práce hodlám zařadit také některé druhy uropygidních bičovců, jejichž karyotypy porovnám s karyotypy amblypygidů.

Vzhledem k tomu, že amblypygidní bičovci jsou bezesporu málo popularizovanou skupinou pavoukovců, rád bych přiblížil tuto zajímavou skupinu širší biologické obci v populárně naučném biologickém časopise Živa.

7. Seznam použité literatury

Alexander A.J. (1962a): Courtship and mating in amblypygids (Pedipalpi, Arachnida). *Proc. Zool. Soc. Lond*. **138:**379–383

Alexander A.J. (1962b): Biology and behavior of *Damon variegatus* Perty of South Africa and *Admetus barbadensis* Pocock of Trinidad, W.I. (Arachnida, Pedipalpi). *Zoologica, N.Y.* **47:**25-37

Araújo D., Cella D.M. & Brescovit A. D. (2005): Cytogenetic analysis of the neotropical spider *Nephilengys cruentata* (Araneomorphae, Tetragnathidae): standard staining, NORs, C – bands and base – specific fluorochromes. *Braz.J.Biol.* **65:**193-202

Armas L.F. de. (2000): Parthenogenesis in Amblypygi (Arachnida) *Avicennia*, **12/13:**133-134

Bole – Gowda B.N. (1952): Studies on the chromosomal and sex – determining mechanism of four hunting spiders (Sparassidae). *Proc. Zool. Soc. Bengal* **5:**51-70

Brum-Zorilla N. & Potiglioni A. (1981): Karyological studies on Uruguayan spiders. II. Sex chromosomes in spider genus *Lycosa* (Araneae: Lycosidae). *Genetica* **56:**47-53

Carnoy J. B.(1885): La cytodiérèse chez les Arthropodes. *La Cellule* **1:**189-440

Datta S.N. & Chatterjee K. (1983): Chromosome number and sex determining mechanism in fifty – two species of spiders from north – east India. *Chromos. Inf. Serv.* **35:**6–8

Deelman-Reinhold C.L. (1986): *Dysdera hungarica* Kulczynski – A case of parthenogenesis?. Actas X. *Congr. Int. Arachnol.* Jaca/Espana, Madrid **1:**25-31

Delle Cave L. (1986): Biospeleology of the Somalid Amblypygi (Arachnida, Chelicerata) of the caves of Shodli Beerdi and Mugdile (Bardera, Somaliland). *Redia* **69:**143-170

Dulíková L., Král J. (2007): Insights into the karyotype evolution of the spider infraorder Mygalomorphae. In: Pinto-da-Rocha R., Machado. G. & Brescovit A.D.(eds): Abstracts, 17th International Congress of Arachnology, Sao Paulo

Giribet G., Edgecombe G.D., Wheeler W.C. & Babbitt, C., (2002): Phylogeny and systematic position of Opiliones: A combined analysis of chelicerate relationships using morphological and molecular data. *Cladistics* **18:**5-70.

Gorlov I.P. & Tsurusaki N. (2000a): Analysis of the phenotypic effects of B chromosomes in a natural population of *Metagagrella tenuipes* (Arachnida: Opiliones). *Heredity* **84:**209-217

Gorlov I.P. & Tsurusaki N. (2000b): Morphology and meiotic/mitotic behavior of B chromosomes in a Japanese harvestman, *Metagagrella tenuipes* (Arachnida: Opiliones): no evidence for B accumulation mechanisms. *Zool. Sci.* **17:**349-355

Harvey M.S. (2002): The neglected cousins: what do we know about the smaller arachnid orders? *J. Arachnol.* **30:**357-372

Juberthie C. (1956): Nombres chromosomiques chez les Sironidae, Trogulidae, Ischyropsalidae, Phalangiidae (Opiliones). *C. r. Acad. Sci. Paris* **242:**2860-2862

Kahn J. & Quart J. (1964): Cytotaxonomy of ticks. *J.micr. Sci*. **105:**123-137

Klášterská I. (1977): The concept of the prophase of meiosis. *Hereditas* **86:**205-210

Klingel H. (1963): Paarungsverhalten bei pedipalpen *Thelyphonus caudatus* L. (Holopeltida, Uropygi), und *Sarax sarawakensis* Simon (Charontidae, Amblypygi). *Verh. Dt. Zool. Ges.* **27:**452-459

Král J. (1994): Přehled cytogenetiky pavoukovců. *Biol. listy* **54:**282-306.

Král J., Musilová J., Šťáhlavský F., Řezáč M., Akan Z., Edwards R.L., Coyle F.A. & Ribera Almeje C. (2006): Evolution of the karyotype and sex chromosome systems in basal clades of araneomorph spiders (Araneae: Araneomorphae). *Chromosome Res.* **14:**859–880

Lake D.C.(1986): Possible parthenogenesis in the huntsman spider *Isopoda insignis* (Araneae, Sparassidae). *J. Arachnol.* **14:**129

Lee W.K. & Seo H.Y. (1995): Soil-inhabiting pseudoscorpions of the genus *Allochthonius* from Korea. *Korean J. Syst. Zool.* **11:**455-468

Levan A.K., Fredga K. & Sandberg A.A. (1964): Nomenclature for centromeric position on chromosomes. *Hereditas* **52:**201–220

Lokwood A.M.P. (1961): "Ringer" solutions and some notes on the physiological basis of their ionic composition. *Comp. Physiol. Biochem.* **2:**241-289

Lourenço W.R. (1991): Parthenogenesis in the scorpion *Tityus columbianus* Thorell (Scorpiones, Buthidae). *Bull. Br. Arachnol. Soc.* **8:**274-276

Norton R.A., Kethley J.B., Johnston D.E. & OConnor B.M.(1993): Phylogenetic perspectives on genetic systems and reproductive modes of mites. In: Wrensch D, Ebbert M (eds.) Evolution and Diversity of Sex Ratio in Insects and Mites. Chapman & Hall, London

Oliveira R.M., Zacaro A.A., Cella D.M., Gnaspini P. & Pinto-da-Rocha R. (2000): Mitotic and meiotic chromosomes of three harvestmen species, *Goniosoma spelaeum*, *Neosadocus* sp. and *Pseudopachylis* sp. (Arachnida, Opiliones, Laniatores), using standard and silver staining. *Genet. Mol. Biol.* **23:**41

Oliver J.H. (1967): Cytogenetics of acarines. In Wright J.W., Pal R. (eds.): Genetics of insect vectors of disease. Elsevier, Amsterdam

Oliver J.H. (1971): Parthenogenesis in mites and ticks (Acari). *Amer. Zoologist* **11:**283-299

Oliver J.H. (1977): Cytogenetics of mites and ticks. *Ann. Rev. Ent.* **22:**407-429

Oliver J.H. & Nelson B.C.(1967): Mite chromosomes: an exceptionally small number. *Nature* **214:**809

Petrunkevitch A. (1955): Arachnida. In Moore, R.C. (Ed.), Treatise on invertebrate Paleontology. University of Kansas Press, Lawrence, Kansas

Pinto-da-Rocha R., Machado. G. & Giribet G. (2007): Harvestmen – the biology of Opiliones. Harvard Univesity Press, Cambridge, USA

Platnick N.I. (2007): The world spider catalogue, version 7.5. American Museum of Natural History. Přístupno na http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog

Rayor L.S.& Taylor L.A. (2006) : Social behavior in amblypygids, and a reassesment of arachnid social patterns. *J. Arachnol.* **34:**399–421

Řezáč M., Král J., Musilová J. & Pekár S. (2006): Unusual karyotype diversity in the European spiders of the genus Atypus (Araneae: Atypidae). *Hereditas* **143:**123–129

Scharff N. & Enghoff H. (2005): Arachnida . Zoological Museum, University of Copenhagenne

Schultz J.W. (1990): Evolutionary morphology and phylogeny of Arachnida. *Cladistics* **6:**1-38

Selden P.A., Shear W.A. & Bonamo PM (1991): A spider and other arachnids from the Devonian of New York, and reinterpretations of Devonian Araneae. *Palaeontology* **34:**241-281

Severi-Aguiar G.D.C., Laurenço L.B., Bicudo H.E.M.C. & Azeredo-Oliveira M.T.V. (2006): Meiosis aspects and nucleolar activity in *Triatoma vitticeps* (Triatominae, Heteroptera). *Genetica* **126:**141-151

Shanahan C.M. (1989a): Cytogenetics of Australian scorpions. I. Interchange polymorphism in the family Buthidae. *Genome* **32:**882-889

Shanahan C.M. (1989b): Cytogenetics of Australian scorpions. II. Chromosome polymorphism in species of *Urodacus* (family Scorpionidae). *Genome* **32:**890-900

Shanahan C.M. & Hayman D.L. (1990): Synaptonemal complex formation in male scorpions exhibiting achiasmate meiosis and structural heterozygosity. *Genome* **33:**914-927

Silva D. (1988): Eustudio cariotípico de *Loxosceles laeta* (Araneae: Loxoscelidae). *Rev.Per.Ent.* **31:**9-12

Sumner A.T. (1972): A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin. *Exp. Cell. Res.* **75:**304-306

Suzuki S. (1954): Cytological studies in spiders III. Studies on the chromosomesof fifty-seven species of spiders belonging to seventeen families, whith general considerations on chromosomal evolution. *J. Sci. Hiroshima Univ.* **15:**23-136

Šťáhlavský F. (2006): Úvod do studia karyotypové evoluce štírků (Arachnida: Pseudoscorpiones). Disertační práce. Přírodovědecká Fakulta Univerzity Karlovy, Praha

Šťáhlavský F. & Král J. (2004): Karyotype analysis and achiasmatic meiosis in pseudoscorpions of the family Chthoniidae (Arachnida: Pseudoscorpiones). *Hereditas* **52:**1-12

Šťáhlavský F., Hendrickx H. & Král J. (2005): Karyotype study on pseudoscorpions of the genus *Lasiochernes* (Pseudoscorpiones: Chernetidae). *Folia Biol., Kraków* **53:**69-74

Šťáhlavský F., Král J., Harvey M.S. & Haddad C.R. (2006): A karyotype study on the pseudoscorpion families Geogarypidae, Garypinidae and Olpiidae (Arachnida: Pseudoscorpiones). *Eur. J. Entomol.* **103:**277-289

Traut W. (1976): Pachytene mapping in the female silkworm, *Bombyx mori* L. (Lepidoptera). *Chromosoma* **58:**275–284

Troiano G. (1990): Karyotype and male meiosis of four species of *Roncus* (Pseudoscorpionida: Neobisiidae). *Boll. Zool.* **57:**1-9

Troiano G. (1997): Further studies on caryology of the pseudoscorpions of the gen. *Roncus*: the karyotype of *Roncus gestroi* and *Roncus belluati. Caryologia* **50:**271-279

Tsurusaki N. (1982a): Chromosomes of the Japanese gagrellid, *Paraumbogrella huzitai* Suzuki (Gagrellidae, Opiliones, Arachnida). *Bul. Br. Arachnol. Soc.* **5:**397-398

Tsurusaki N. (1985a): Geographic variation of chromosomes and external morphology in the *montanum*-subgroup of the *Leiobunum curvipalpe*-group (Arachnida, Opiliones, Phalangiidae) with special reference to its presumable proces sof raciation. *Zool. Sci.* **2:**767-783

Tsurusaki N. (1985b): Taxonomic revision of the *Leiobunum curvipalpe*-group (Arachnida, Opiliones, Phalangiidae) I. *Hikocola-, hiasai-, kohyai-,* and *platypenis*-subgroups. *J. Sci. Hiroshima Univ.* **24:**1-42

Tsurusaki N. (1986b): Chromosomes of harvestmen (Opiliones, Arachnida): A review of ongoing research and method of chromosome observation. *Seibutsu Kyozai* **21:**33-49

Tsurusaki N. (1989): Geographic variation of chromosomes in *Sabacon makinoi* Suzuki (Arachnida, Opiliones, Phalangiidae). III. *Leiobunum curvipalpe* subgroup. *Japan. J. Entomol.* **58:**761-780

Tsurusaki N. (1993): Geographic variation of the number of B-chromosomes in *Metagagrella tenuipes* (Opiliones, Phalangiidae, Gagrellinae). *Mem. Queensland Mus.* **33:**659-665

Tsurusaki N. (2007): Cytogenetics. In: Pinto-da-Rocha R., Machado. G. & Giribet G. (eds.): Harvestmen – the biology of Opiliones, Harvard University Press, Cambridge, USA

Tsurusaki N. & Holmberg R.G. (1986): Chromosomes of *Leiobunum japonicum japonicum* and *Leiobunum paessleri* (Arachnida, Opiliones). *J. Arachnol.* **14:**123-125

Tsurusaki N. & Cokendolpher J.C. (1990): Chromosomes of sixteen species of harvestmen (Arachnida, Opiliones, Caddidae and Phalangiidae). *J. Arachnol.* **18:**151-166

Tsurusaki N. & Shimada T. (2004): Geographic and seasonal variations of the number of B chromosomes and external morphology in *Psathyropus tenuipes* (Arachnida: Opiliones). *Cytogenet. Genome Res.* **106:**365-375

Wasowska S. (1971): Zagadnienie partenogenezy u pajaków. *Przeglad Zool.* **15:**275

Weygoldt, P. (1996a): Evolutionary morphology of whip spiders: towards a phylogenetic system (Chelicerata, Arachnida, Amblypygi). *J. Zoo. Syst. Evol. Research* **34:**185–202

Weygoldt, P. (1972): *Charinus koepckei* n. sp. aus Peru (Amblypygi: Charinidae). *Senckerbergiana biol.* **53:**281-286

Weygoldt, P. (1999b): Spermatophores and the evolution of female genitalia in whip spiders (Chelicerata, Amblypygi). *J. Arachnol.* **27:**103–116

Weygoldt P. (2000): Whip Spiders (Chelicerata: Amblypygi): Their biology, morphology, and systematics. Apollo Books, Stenstrup, Dánsko

Weygoldt P. (2002): Reproductive biology of *Phrynichus dhofarensis* Weygoldt, Pohl & Polak (Chelicerata, Amblypygi, Phrynichidae). *Zool. Anz.* **241**:305-315

Weygoldt P., Weismann A. & Weismann K. (1972): Morphologisch-histologische Untersuchungen an den Geschlechtsorganen der Amblypygi unter besonderer Berücksichtigung von *Tarantula marginemaculata* C.L. Koch (Arachnida). *Z. Morph. Tiere* **73:**209-247

Weygoldt P. & Paulus H.F. (1979a): Untersuchungen zur Morphologie, Taxonomie und Phylogenie der Chelicerata. I. Morphologische Untersuchungen. *Z. zool. Syst. EvolForsch* **17:**85–116

Weygoldt P. & Paulus H.F. (1979b): Untersuchungen zur Morphologie, Taxonomie und Phylogenie der Chelicerata. II. Cladogramme und die Entfaltung der Chelicerata. *Z. zool. Syst. Evol. Forsch* **17:**177–200

Weygoldt P., Pohl H. & Polak S. (2002): Arabian whip spiders: Four new species of the genera *Charinus* and *Phrynichus* (Chelicerata: Amblypygi) from Oman and Socotra. *Fauna of Arabia* **19:**289-309

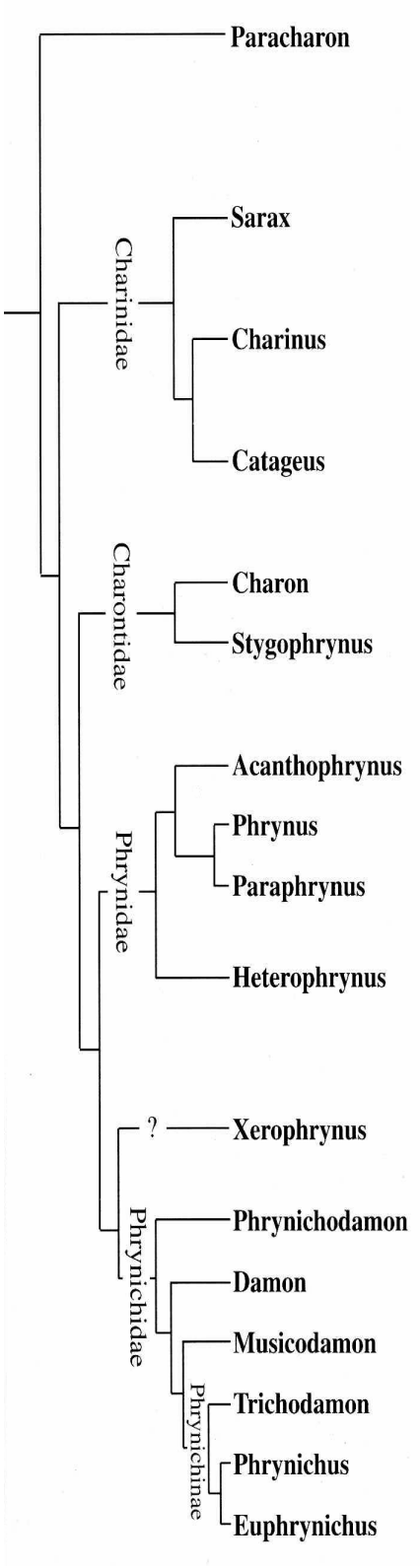
Winkler W. & Seibt U. (1983): Monogramy: an ambiguous concept. In : Bateson P. (ed.): Mate Choice. Cambridge University Press, CambridgeWilson E.B. (1925): The cell in development and heredity (3rd ed.). Macmillan Co., New York

Wheeler W.C., Hayashi C.Y. (1998): The phylogeny of the extant chelicerate orders. *Cladistics* **14:**173-192

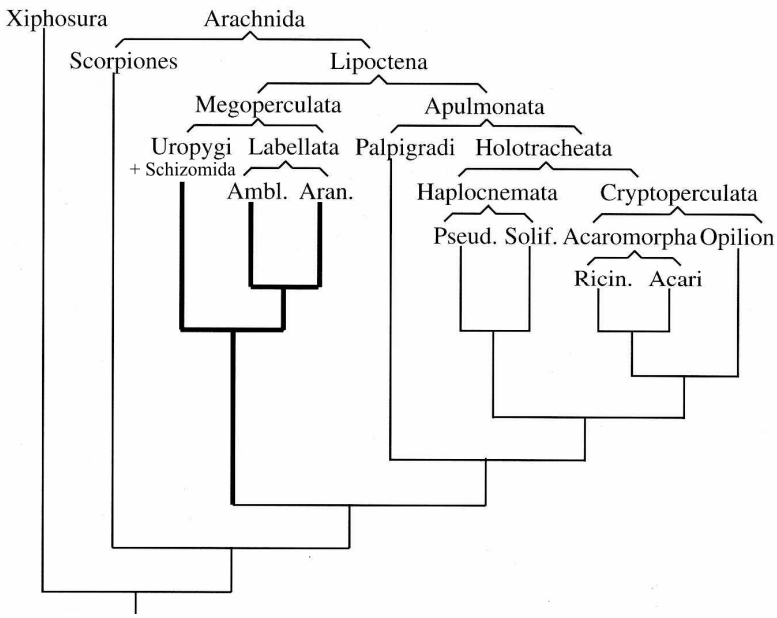
Yoshido A., Marec F. & Sahara K. (2005): Resolution of sex chromosome constitution by genomic in situ hybridization and fluorescence in situ hybridization with $(TTAGG)_n$ telomeric probe in some species of Lepidoptera. *Chromosoma* **114:**193-202

Řád	Diploidní počet chromozomů samců	Morfologie chromozomů	Systémy určení pohlaví	Počet karyotypovaných druhů
Pavouci (Araneae)	7 - 128	většinou monocentrické (sklípkani a primitivní araneomorfní pavouci - většinou převažují dvouramenné, u entelegynních araneomorfů naopak jednoramenné) nadčeleď Dysderoidea - holocentrické	X_1X_20, $X_1X_2X_30$ $X_1X_2X_3X_40$, XO, neopohlavní systémy	cca 600
Parazitiformní roztoči	6 - 32	monocentrické (převažují jednoramenné)	Ixodida XO, XY, u Gamasida častá haplodiploidie a thelytokie	167
Akariformní roztoči	4 - 26	holocentrické	pohlavní chromosomy nejsou morfologicky diferencovány, častá haplodiploidie a thelytokie	173
Štírci (Pseudoscorpiones)	10 - 74	monocentrické (převažují dvouramenné)	XO, XY, neopohlavní systémy	60
Sekáči (Opiliones)	10 - 109	monocentrické (převažují dvouramenné)	XY, u čeledi Phalangiidae ZW	cca 80
Štíři (Scorpiones)	6 - 175	čeleď Buthidae holocentrické, ostatní monocentrické (převažují dvouramenné)	pohlavní chromosomy nejsou morfologicky diferencovány	cca 50
Štírenky (Palpigradi)	14 - 18	patrně monocentrické, jednoramenné	pohlavní chromosomy nejsou morfologicky diferencovány	2

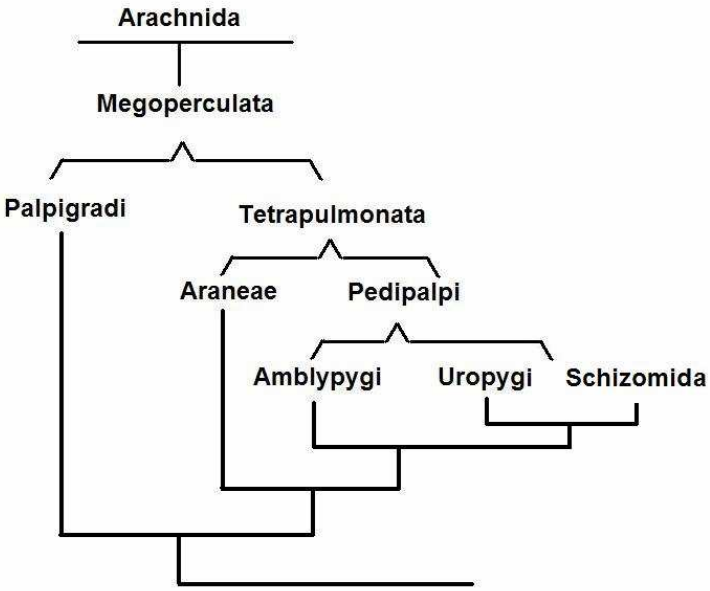
Tab.1. Přehled základních údajů o cytogenetice pavoukovců.



Obr.1. Systematické členění řádu Amblypygi (podle Weygoldta, 2000).

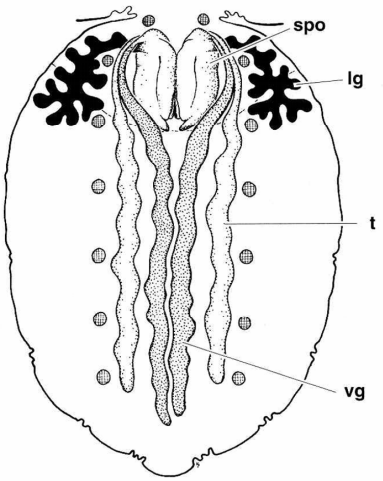


Obr.2. Postavení amblypygidů v rámci tetrapulmonátních pavoukovců – hypotéza Weygoldta & Pauluse (1979). (Ambl. – Amblypygi, Aran. – Araneae, Opilion. - Opilionida, Pseud. – Pseudoscorpiones, Ricin. - Ricinulei, Solif. – Solifugae).

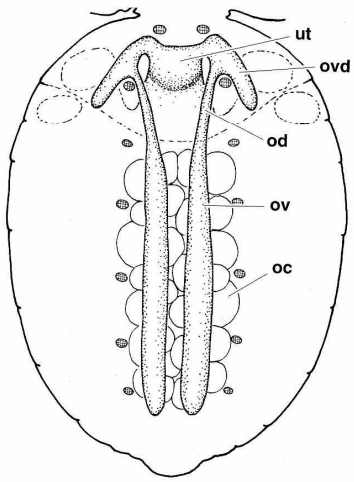


Obr.3. Postavení amblypygidů v rámci tetrapulmonátních pavoukovců – hypotéza Schulze (1990).

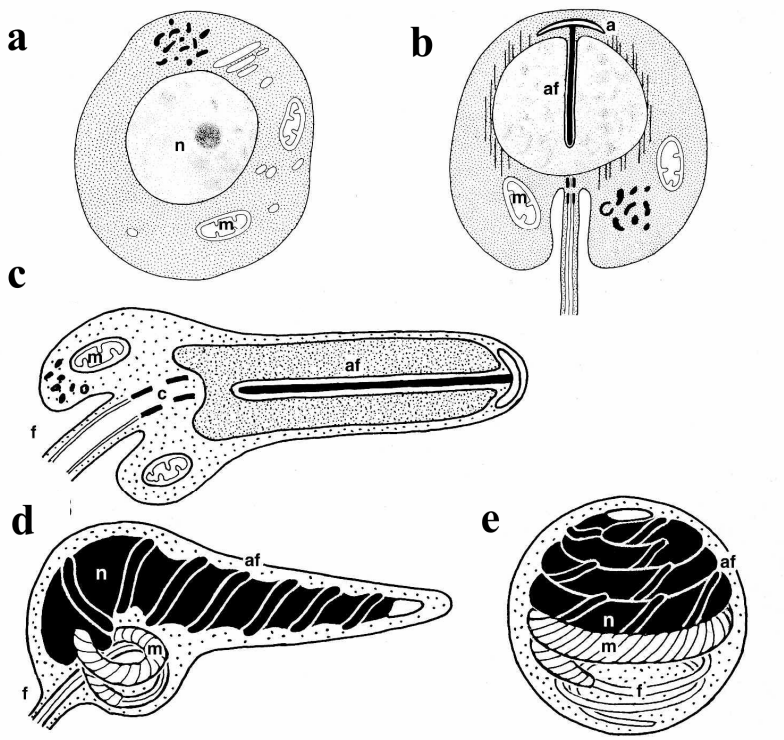
Obr. 4. *Phrynichus ceylonicus* (Phrynichidae)



Obr.5. Amblypygi – pohlavní soustava samce (podle Weygoldta, 2000): **lg** – laterální přídatné žlázy, **spo** – spermatoforový orgán, **t** – varlata, **vg** – ventrální přídatné žlázy

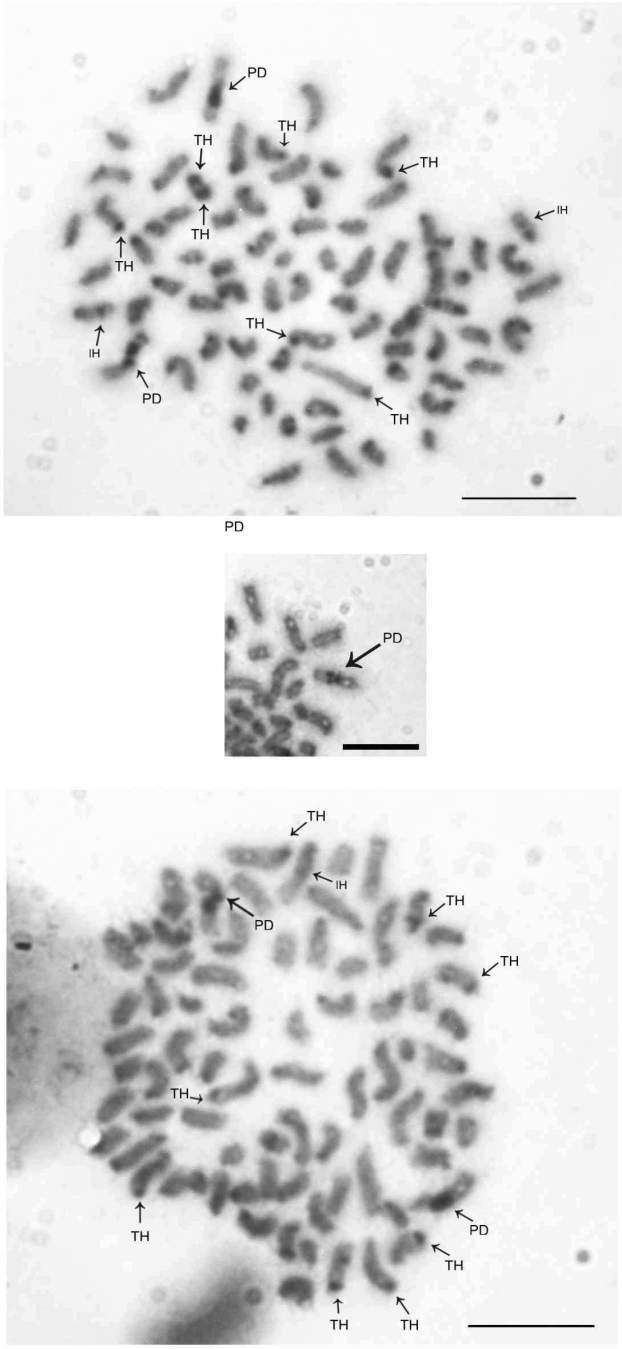


Obr.6. Amblypygi – pohlavní soustava samice (podle Weygoldta, 2000): **oc** – vajíčko, **od** – vejcovod, **ovd -** lalok vejcovodu, ov – vaječník, **ut** - uterus



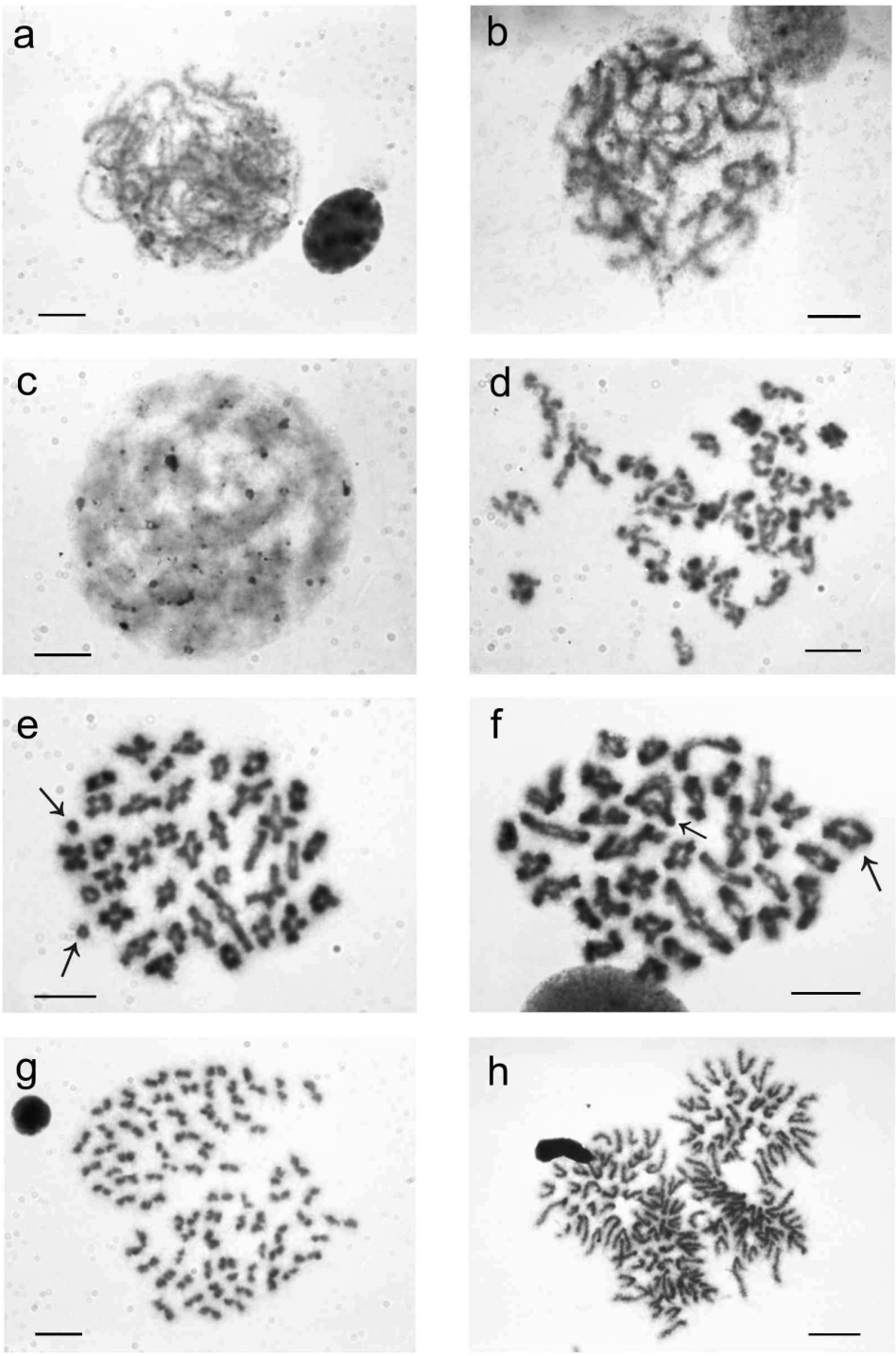
Obr.7. Amblypygi – spermiogeneze: **a** – časná spermatida, **b** – vchlipování akrozomálního filamenta do jádra, **c** – prodlužování jádra spermatidy, **d** – okolo jádra se obtáčí akrozomální filamentum, **e** – zralá zapouzdřená spermie; *a* – akrozom, *af* – akrozomální filamentum, *f* – bičík, *m* – mitochondrie, *n* – jádro.

Obr.8. *C. neocaledonicus*, karyogram samce. Sestaveno ze dvou sesterských metafází II.



Obr.9. *C. neocaledonicus*, C – pruhované mitotické metafáze. PD – dvojitý blok heterochromatinu u pseudodicentrického chromozomu, IH – větší bloky interkalárního heterochromatinu, IT – větší bloky terminálního heterochromatinu. Měřítko = 10 μm.

Obr.10. *D. medius*, karyogram samce. Sestaveno ze dvou sesterských metafází II. Akrocentrické jsou pouze páry 15 a 23.



Obr.11. Meiotické dělení u studovaných amblypygidních bičovců: a – zygotene (*C. neocaledonicus*), b – pachytene (*D. medius*), c – difúzní stádium (*C. neocaledonicus*), d – počátek diplotene (*C. neocaledonicus*), e – diakineze (*C. neocaledonicus*), šipky – předčasně rozpadlý bivalent, f – diakineze (*D. medius*), šipky – bivalenty se dvěma chiazmaty, g – dvě sesterské metafáze II (*C. neocaledonicus*), h – dvě sesterské anafáze II (*D. medius*). Měřítko = 10 μm.