

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie se zaměřením na vzdělávání – Geografie se zaměřením na vzdělávání



**Adéla Kášová**

Karyotypová variabilita stonožkovců (Myriapoda)

Karyotype variability of Myriapoda

Bakalářská práce

Vedoucí práce/Školitel:

RNDr. František Šťáhlavský, Ph.D.

Praha 2020

## Poděkování

Velmi bych chtěla poděkovat svému školiteli RNDr. Františku Šťáhlavskému, Ph.D. za ochotu a pomoc při psaní této práce. Dále bych chtěla poděkovat své rodině a přátelům za podporu v mém studiu.

### **Prohlášení:**

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

V Praze 8. 6. 2020

Podpis

## Abstrakt

Bakalářská práce pojednává o diploidních počtech chromozomů, jejich morfologii a chromozomovém mechanismu určení pohlaví u čtyřech tříd podkmene Myriapoda. Pozornost je zároveň věnována vzájemným fylogenetickým vztahům v rámci podkmene. Přehled literatury ukazuje míru prozkoumanosti cytogenetických charakteristik u jednotlivých tříd, která je zejména ve třídách Pauropoda a Symphyla stále velmi nízká a v rámci třídy Diplopoda je stále ještě velké množství řádů, kde nám tyto informace zcela chybí. Cytogenetické analýzy odhalily celkové rozpětí počtu chromozomů pro: Pauropoda  $2n = 12 - 27$ , Symphyla  $2n = 11 - 18$ , Chilopoda  $2n = 14 - 54$  a Diplopoda  $2n = 8 - 30$ . V rámci všech čtyř tříd se vyskytují jak morfologicky nediferencované pohlavní chromozomy, tak systémy typu XX/XY a XX/X0. Navíc je u řádu Spirostreptida uváděný i systém  $X_1X_1X_2X_2/X_1X_2$ . Pouze u malého množství druhů z řádů Glomerida, Calipodida, Julida, Spirostreptida a Lithobiomorpha a čeledi Scutigrellidae se podařilo identifikovat výskyt NORů. V práci se také podařilo identifikovat některé neshody mezi údaji různých prací, kdy se ukazuje, že zejména některé starší studie byly postaveny na špatném pozorování chromozomů v karyotypu.

**Klíčová slova:** Myriapoda, Pauropoda, Symphyla, Chilopoda, Diplopoda, chromozomy, karyotyp, fylogeneze, variabilita

## Abstract

The bachelor thesis deals with diploid numbers of chromosomes, their morphology and chromosome mechanism of sex determination in four classes of the subphylum Myriapoda. Attention is also paid to mutual phylogenetic relationships within the subphylum. A review of the literature shows the degree of examination of cytogenetic characteristics in individual classes, which is still very low, especially in the classes Pauropoda and Symphyla, and within the class Diplopoda there are still a large number of orders where we completely lack this information. Cytogenetic analyzes revealed a total range of chromosome numbers for: Pauropoda  $2n = 12 - 27$ , Symphyla  $2n = 11 - 18$ , Chilopoda  $2n = 14 - 54$  and Diplopoda  $2n = 8 - 30$ . Within all four classes, there are both morphologically undifferentiated sex chromosomes and XX/XY and XX/X0 systems. In addition, the  $X_1X_1X_2X_2/X_1X_2_0$  system is mentioned for the order Spirostreptida. Only a small number of species from the orders Glomerida, Calipodida, Julida, Spirostreptida, Lithobiomorpha and from family Scutigereidae were able to identify the occurrence of NORs. The work also managed to identify some discrepancies between the data of different works, which shows that especially some older studies were based on poor observation of chromosomes in the karyotype.

**Key words:** Myriapoda, Pauropoda, Symphyla, Chilopoda, Diplopoda, chromosomes, karyotype, phylogeny, variability

# Obsah

<b>1</b>	<b>Úvod.....</b>	<b>1</b>
<b>2</b>	<b>Klasifikace a fylogeneze podkmene Myriapoda .....</b>	<b>2</b>
<b>3</b>	<b>Cytogenetika Pauropoda (drobnušky) .....</b>	<b>3</b>
<b>4</b>	<b>Cytogenetika Symphyla (stonoženky) .....</b>	<b>5</b>
<b>5</b>	<b>Cytogenetika Chilopoda (stonožky).....</b>	<b>7</b>
5.1	Lithobiomorpha .....	11
5.2	Scolopendromorpha .....	14
5.3	Geophilomorpha .....	15
5.4	Scutigermomorpha .....	16
<b>6</b>	<b>Cytogenetika Diplopoda (mnohonožky).....</b>	<b>17</b>
6.1	Polyxenida .....	22
6.2	Glomerida .....	22
6.3	Sphaerotheriida.....	23
6.4	Calipodida .....	25
6.5	Polydesmida .....	25
6.6	Chordeumatida .....	27
6.7	Julida .....	27
6.8	Spirobolida .....	28
6.9	Spirostreptida .....	29
<b>7</b>	<b>Závěr.....</b>	<b>33</b>
<b>8</b>	<b>Reference.....</b>	<b>35</b>

# 1 Úvod

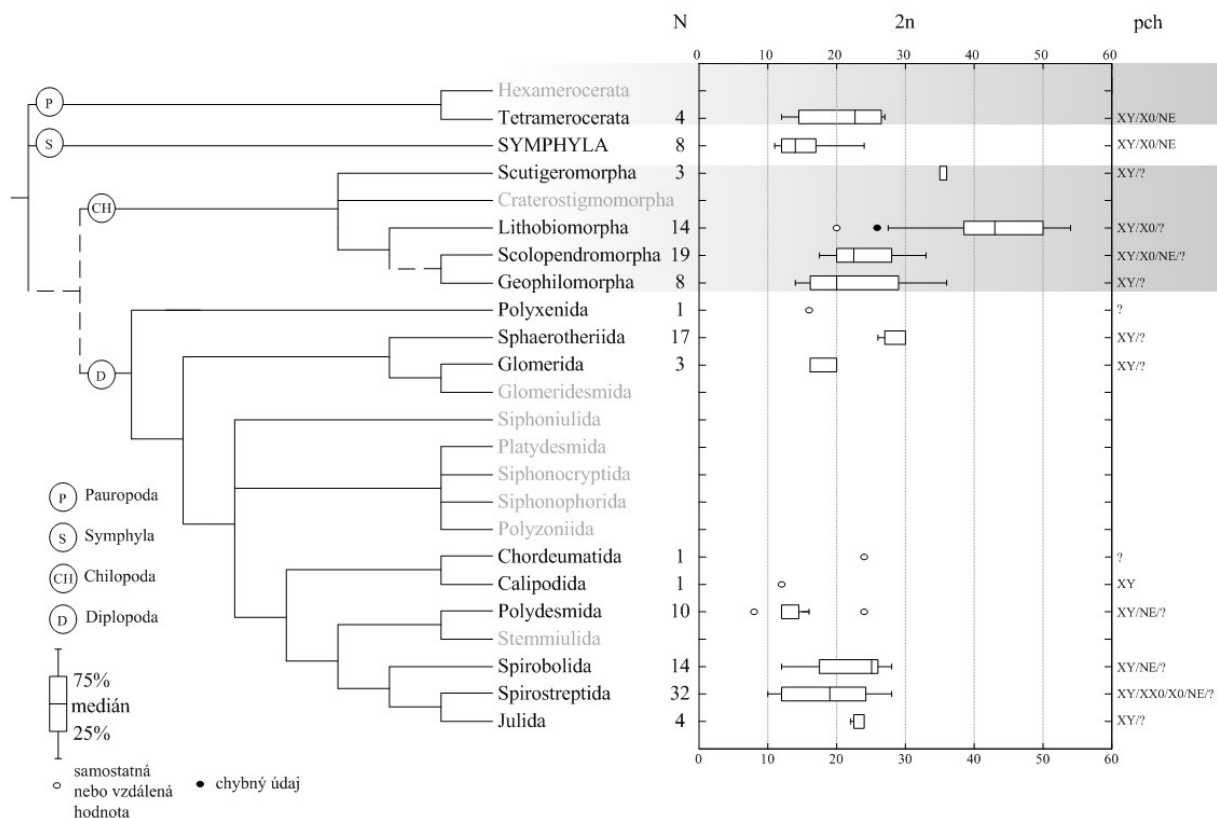
Myriapoda (stonožkovci) jsou jednou z hlavních evolučních linií kmene Arthropoda (členovci). V rámci tohoto podkmene máme díky fosilním dokladům informace o jejich starobylosti (nejstarší údaje jsou nejspíše datované do kambria) a díky tomu se předpokládá, že byly pravděpodobně jedny z prvních terestriálních členovců. S délkou přes dva metry v období karbonu představovaly vůbec ty největší členovce. Morfologie podkmene Myriapoda je poměrně uniformní a je charakteristická dvěma základními tělními oddíly – hlavou a hrudí. Nicméně i přes to byla jejich fylogenetická příbuznost v rámci celých členovců velmi diskutovanou otázkou. Avšak jejich vzájemné příbuzenské vztahy nejsou doteď kvalitně rozřešeny. Vzhledem k morfologické uniformitě podkmene Myriapoda je potřeba využívat i jiné typy znaků pro pochopení jejich druhové diverzity. Mimo molekulárně fylogenetické znaky by mohly být využívány i cytogenetické charakteristiky.

Cytogenetické analýzy chromozomů podkmene Myriapoda zaznamenaly největší úspěch v 2. polovině 20. století. Do dnešní doby bylo publikováno jen pár prací, které souhrnně pojednávají o karyotypové variabilitě jednotlivých tříd tohoto podkmene, tudíž cílem mé bakalářské práce je doplnit a porovnat počty a morfologii chromozomů na úrovni nejen tříd, ale i jednotlivých řádů, čeledí a samotných druhů. Zároveň se pokusím o nastínění fylogenetického vývoje tříd Pauropoda, Symphyla, Chilopoda a Diplopoda a jejich změn ve vzájemných sesterských vztazích během let až do současnosti. Pozornost bude dále věnována výskytu pohlavních chromozomů, jejich velikosti a morfologii u jednotlivých druhů. Dále se pokusím o identifikaci výskytu NORů a charakterizují jejich formu barvení.

## 2 Klasifikace a fylogeneze podkmene Myriapoda

Myriapoda (stonožkovci) řadíme do kmene Anthropoda (členovci). Dále se podkmen dělí na čtyři recentní třídy, a to: Chilopoda (stonožky), Diplopoda (mnohonožky), Pauropoda (drobnušky) a Symphyla (stonoženy), z čehož poslední dvě skupiny jsou poměrně malé a zahrnují dohromady asi okolo 980 druhů (Scheller 2008, Domínguez 2009). Z předešlých dvou velkých tříd podkmen zahrnuje celkově okolo 15 000 druhů mnohonožek (Geoffroy 2015) a přibližně 3300 druhů stonožek (Edgecombe a Giribet 2007). Do podkmene Myriapoda spadá ještě několik vyhynulých řádů, avšak k těm největším se řadí Arthropleurida (arthropleury) jejichž největší zástupci dosahovaly délky až dvou metrů a žily nejspíše mezi raným karbonem až raným permem (Sierwald a Bond 2007). Analýzy dokazují, že podkmen vznikl nejspíše v období ranného kambria s hlavním obdobím kladogeneze během pozdního ordoviku a ranného siluru (Shear a Edgecombe 2010). Recentnějších fylogenetické stromy dané do souvislosti s členovci sice odhadují původ podkmene Myriapoda také do raného kambria, ale jejich rozdělení do čtyř tříd již na konci kambria (Rehm et al. 2014).

Vyšší klasifikace a vzájemné vztahy uvnitř kmene Myriapoda byly po více než století nejasné a během minulosti interpretovány značně rozdílně. Fylogeneze a vývoj podkmene byl v literatuře popisován různými autory někdy poměrně odlišně a stonožkovci mohly být uváděny jako monofyletická, polyfyletická nebo parafyletická skupina. Klíčové se proto jeví molekulárně fylogenetické analýzy z poslední doby, které celkem jasně dokazují, že všechny tyto třídy jsou monofyletické (např. Edgecombe a Giribet 2002). Fylogeneze jednotlivých tříd podkmene Myriapoda a jejich sesterské vztahy jsou ale stále velmi řešeným tématem. I přes to, že se prakticky potvrdilo, že jsou všechny třídy monofyletické, tak jejich vzájemná příbuznost a evoluční vztahy v rámci jejich řádů a čeledí nejsou stále ještě dostatečně identifikovány. Tento fakt potvrzuje i jedna z nejnovějších studií založená na poměrně rozsáhlém počtu druhů a analýze několika set genů (Fernández et al. 2016) (*Obrázek 1*).



**Obrázek 1** - Schématické shrnutí vzájemných vztahů v podkmeni Myriapoda (podle Fernández et al. 2016) s uvedeným rozpětím počtu chromozomů a typy pohlavních chromozomů u jednotlivých řádů. Šrafovanou linií je znázorněn rozpor mezi analýzami. Šedým písmem jsou znázorněny řády, jejichž zástupci nebyly karyotypově analyzováni. Použité zkratky a symboly: N = počet cytogeneticky zkoumaných druhů, 2n = diploidní počet chromozomů, pch = pohlavní chromozomy, ? = neověřený/nezjištěný pohlavní chromozom, NE = pohlavní chromozom není diferencován.

### 3 Cytogenetika Paupoda (drobnušky)

Paupoda se tradičně dělí do dvou řádů: Hexameroceata, která zahrnuje jednu čeleď a Tetramerocera zahrnující osm čeledí. Dohromady tedy třída zahrnuje 9 čeledí, 40 rodů a přibližně 780 druhů (Scheller 2008). Dospělí jedinci mají tělní část tvořenou 12ti články s 6-12 tergity (hřbetními destičkami) a 8-11 páry nohou. Pohlavní otvor se u zástupců vyskytuje mezi druhým párem nohou (Scheller 2008).

Jak již bylo řečeno, drobnušky patří mezi méně početné třídy stonožkoců, které dorůstají pouze velmi malých rozměrů (0,5 – 1,5 mm) (Scheller 1979). Pravděpodobně z tohoto důvodu byly zatím karyotypovány pouze čtyři druhy z čeledi Paupodidae (Frattello a Sabatini 1990), což odpovídá přibližně 0,5 % ze všech momentálně známých druhů.

Počet chromozomů u čtyř doposud prozkoumaných druhů se pohybuje mezi 2n = 12 (*Allopaupopus brevisetus*) až po 2n = 27 (*Paupopus huxleyi*) (viz Tabulka 1).



Tabulka 1 – Počet chromozomů u jednotlivých zástupců třídy Pauropoda. Použitá nomenklatura dle Sierwalda a Spelda (2020), jména taxonů uvedená v závorkách jsou originální jména, pod kterými byly zástupci publikováni. Použité zkratky a symboly: sex = pohlavní chromozomy, NE = pohlavní chromozom není diferencován.

Druh	2n	n	sex	Reference
<b>Tetramerocerata</b>				
<b>Pauropodidae</b>				
<i>Allopauropus brevisetus</i>	12	6	NE	Fratello a Sabatini 1990
<i>Allopauropus danicus</i>	24	12	XY	Fratello a Sabatini 1990
<i>Pauropus furcifer</i>	21	10+1	XO	Fratello a Sabatini 1990
<i>Pauropus huxleyi</i>	27	13+1	XO	Fratello a Sabatini 1990

Mimo rozdíly v počtu chromozomů u jednotlivých druhů byl také zjištěn rozdíl v morfologii, velikosti chromozomů, a dokonce i jejich párování a chování během meiózy. U *Allopauropus danicus* byly pozorovány během samčí diakineze rozdíly mezi chromozomy, kdy jedenáct jich tvořilo standartní bivalenty a jeden pár morfologicky odlišných chromozomů představovalo univalenty (Fratello a Sabatini 1990). Začátek anafáze během meiózy naznačuje opožděnou migraci univalentů k pólům. Tři páry chromozomů tvořící standartní bivalenty jsou větší a mají metacentrickou a submetacentrickou morfologii, kdežto zbylé dva páry jsou menší a jsou akrocentrické. Heteromorfní univalenty představují jeden menší akrocentrický a jeden větší metacentrický chromozom. Celkový počet akrocentrických chromozomů je tedy u tohoto druhu jedenáct a metacentrických chromozomů třináct (Fratello a Sabatini 1990).

V porovnání s předchozím druhem analýza karyotypu u *Allopauropus brevisetus* identifikovala pouze metacentrické a submetacentrické chromozomy (Fratello a Sabatini 1990). Dále bylo u *A. brevisetus* rozpoznáno 6 bivaletů jak u samců, tak u samic. Dva páry chromozomů jsou výrazně delší než následující tři páry chromozomů podobné velikosti. Poslední pár chromozomů je pak výrazně menší oproti předcházejícím párům. V oocytech se v metafázi a anafázi vytvářela chromozomová mezera. V samostatné populaci pocházející z provincie Modena (Itálie) bylo zpozorováno, že středně velké chromozomové páry migrují dříve k pólům (Fratello a Sabatini 1990).

U *Pauropus furcifer* bylo u samců během diakineze pozorováno deset stejně velkých bivalentů a jeden univalent. Celkový počet chromozomů je  $2n = 21$ , což potvrdilo i pozorování mitotických metafází, přičemž většina chromozomů je u tohoto druhu metacentrických (Fratello a Sabatini 1990).

U posledního karyotypovaného druhu *Pauropus huxleyi* bylo pozorováno třináct bivalentů a jeden univalent během samčí diakineze. Z toho vyplývá, že  $2n$  je pro samce 27. Jedenáct párů

chromozomů jsou stejné velikosti, jeden pár je oproti nim výrazně větší a jeden pár je naopak menší. Začátek anafáze je typický brzkou migrací již zmíněného univalentu k pólu dělicího vřeténka (Fratello a Sabatini 1990).

U drobnušek byly zatím identifikovány dva typy chromozomového určení pohlaví. Systém X0 byl zjištěn u druhů *Pauropus furcifer* a *Pauropus huxleyi*, kdežto XY systém u rodu *Allopauropus danicus*. U rodu *Allopauropus brevisetus* nebyly zpozorovány žádné heteromorfní bivalenty – homologní chromozomy však byly během profáze prvního meiotického dělení kompletně spárované jak u samic, tak u samců a dosavadní výsledky ukazují, že tento druh nemá morfologicky diferencované pohlavní chromozomy (Fratello a Sabatini 1990).

## 4 Cytogenetika Symphyla (stonoženky)

I přes to, že jsou Symphyla poměrně malou a neprobádanou třídou, nejstarší nalezené fosílie pocházejí z období siluru (Shear a Edgecombe 2010). Tato druhově málo diverzifikovaná třída se dělí pouze na dvě recentní čeledi – Scutigereidae, do které spadá pět rodů a přibližně 128 druhů a Scolopendrellidae, která se skládá z devíti rodů a přibližně 73 druhů (Domínguez 2009). Jejich stavba těla je typická absencí očí, labiem s distálním sensorickým konusem, 12tipáry noh a análním otvorem s párem dlouhých trichobothrií (smyslové chloupky) (Shear a Edgecombe 2010).

Do současné doby bylo cytogeneticky analyzováno pouze devět druhů čeledi Scutigereidae, což odpovídá přibližně 4 % ze všech momentálně známých druhů. Pravděpodobně podobně jako u drobnušek je jejich malá velikost hlavní komplikací při studium jejich karyotypu. Devět již zmíněných zástupců bylo zkoumáno na území Rakouska (Fischer 1987). Celkový počet chromozomů u zkoumaných druhů se pohybuje v rozmezí  $2n = 11 - 18$  (Obrázek 1), kdy nejnižší počet vykazuje *Symhylla isabellae* ( $2n = 11$ ) a nejvyšší *Scutigereella causeyae* ( $2n = 24$ ) (viz Tabulka 2).

Tabulka 2 – Počet chromozomů u jednotlivých zástupců třídy Symphyla. Použitá nomenklatura dle Sierwalda a Spelda (2020), jména taxonů uvedená v závorkách jsou originální jména, pod kterými byly zástupci publikováni. Použité zkratky a symboly: sex = pohlavní chromozomy, NE = pohlavní chromozom není diferencován.

Druh	2n	sex	Reference
<b>Scutigereidae</b>			
<i>Hanseniella nivea</i>	12	NE	Fischer 1987
<i>Scutigereella carpatica</i>	18	NE	Fischer 1987
<i>Scutigereella causeyae</i>	24	NE	Fischer 1987

<b>Tabulka 2 pokračování</b>			
<b>Druh</b>	<b>2n</b>	<b>sex</b>	<b>Reference</b>
<i>Scutigereella palmonii</i>	12	XY	Fischer 1987
<i>Scutigereella sbordonii</i>	14	NE	Fischer 1987
<i>Scutigereella seposita</i>	12	NE	Fischer 1987
<i>Scutigereella</i> sp.	16	XY	Fischer 1987
<i>Symphyllela isabellae</i>	11	X0	Fischer 1987
<i>Symphyllela vulgaris</i>	16	NE	Fischer 1987

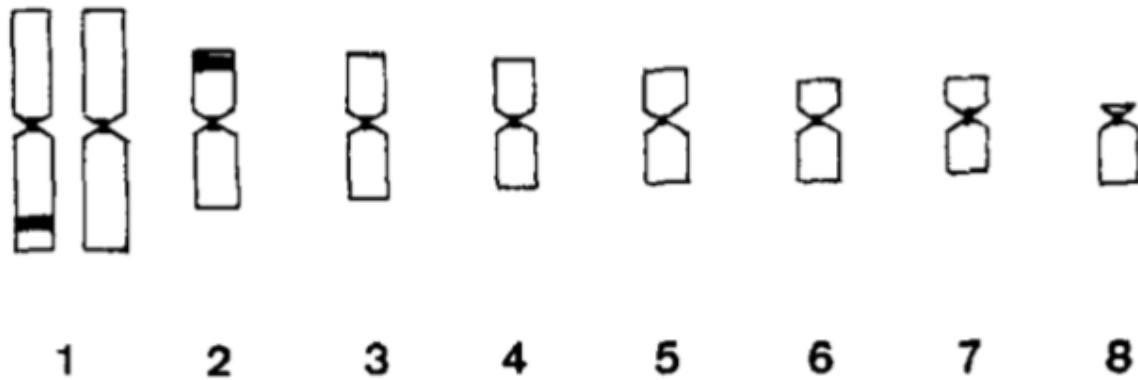
U druhů *Scutigereella sbordonii* ( $2n = 14$ ) a *Scutigereella carpatica* ( $2n = 18$ ) se vyskytují metacentrické a telocentrické chromozomy. Kdežto u druhů *Scutigereella palmonii*, *Scutigereella causeyae* a *Scutigereella seposita* se vyskytuje většinou pouze metacentrická morfologie chromozomů (Fischer 1987).

Předpokládá se, že zejména Robertsonovské translokace způsobily, že u rodu *Scutigereella* došlo pravděpodobně ke snížení nebo zvýšení počtu chromozomů, což neplatí pouze u *Scutigereella* sp. ( $2n = 16$ ). Ta má 14 diploidních chromozomů metacentrických. Vzhledem k tomu, že se výsledky mezi dvěma populacemi lišily v poloze centromerické oblasti u dvou malých chromozomů, tak nejspíše došlo během vývoje ještě k pericentrickým inverzím. Rysy, které jsou společné pro celý rod *Scutigereella*, jsou pozice a obsah heterochromatických bloků, které se prokázaly u druhů jako jsou *S. sbordonii*, *Scutigereella* sp. nebo *S. carpatica*. U všech druhů rodu *Scutigereella* je navíc společným znakem, že nejdelší pár chromozomů je vždy dvouramenný metacentrický, pouze u *S. sbordonii* je submetacentrický (Fischer 1987).

Zajímavostí je, že u druhu *Scutigereella causeyae* byla pozorována velká vnitrodruhová karyotypová variabilita. Vzorky byly shromážděny z různých lokalit a vykazovaly velmi podobnou až stejnou morfologii. I přes to se však vyskytlo u nalezených vzorků pár zvláštních odchylek. Mezi ně patřil zejména výskyt B-chromozomů a karyotyp, který vykazoval zmnožený počet chromozomů (polyploidii). B-chromozomy u již zmíněného druhu mají podobou délku, jejich velikost je malá a jsou heterochromatické. Zároveň je jeho karyotyp zajímavý výskytem NORů na čtvrtém chromozomovém páru poblíž centromery, který se však vyskytoval pouze u některých ze sledovaných populací (Fischer 1987).

U zástupců *S. palmonii* a *Scutigereella* sp. mají samci heteromorfní chromozomový pár. Jedná se o nejdelší chromozomový pár v rámci kterého mají sice chromozomy podobnou velikost i morfologii, nicméně mezi nimi existuje rozdíl v přítomnosti/absenci interkalárního heterochromatinu detekovaného pomocí C-pruhování (Obrázek 2). Jedná se tudíž pravděpodobně o pohlavní chromozomy X a Y. Naproti tomu u samců zástupce *S. isabellae* je přítomný pouze jediný dlouhý chromozom, který ukazuje na typ chromozomového určení X0.

Navzdory výše uvedeným rozdílům a předpokládaným chromozomovým typům určení pohlaví XY a X0 jsou pohlavní chromozomy u ostatních studovaných druhů morfologicky málo diferencované (spíše primitivní). U druhů *S. causeyae*, *S. carpatica*, *S. seposita*, *S. vulgaris*, *S. sbordonii* a *H. nivea* tudíž nebyly pohlavní chromozomy zatím identifikovány (Fischer 1987).



Obrázek 2 – Schéma samčího haploidního karyotypu druhu *Scutigrella* sp. znázorňujícího pozici konstitutivního heterochromatinu (C-pruhy). Převzato z Fischer 1987.

C-pruhování, jako forma barvení vzorků, byl použit u druhů *S. causeyae*, *Scutigrella* sp., *S. sbordonii* a *S. carpatica*. U většiny z nich byl heterochromatin lokalizovaný pericentromericky. Pouze vzorky *Scutigrella* sp. vykazovaly, že samčí heterochromatin tohoto druhu je necentromerický na jednom chromozomu prvního páru chromozomů a na druhém páru chromozomů (Obrázek 2). Karyotyp druhu *Scutigrella* sp. nejspíše obsahuje další interkalární pruhy, avšak ty nemohly být jednoznačně zjištěny díky malé velikosti chromozomů. U druhu *S. causeyae* je velikost C-pruhů prakticky identická s výjimkou 4. páru chromozomů (nesoucí NORy), který má pericentromerický pruh širší (Fischer 1987).

*S. causeyae* vykazovala během diakineze 6 bivalentů, 12 bivalentů při dvojitěm počtu chromozomů tedy  $n = 12$ . *Scutigrella* sp. vykazovala bivalentů 8, u *S. sbordonii* bylo pozorováno 7 bivalentů, kdy nejdelší chromozom měl viditelná tři chiasmata. Vzorek *S. seposita* vykazoval 6 bivalentů a počet chromozomů u *H. nivea* byl stanoven během druhého meiotického dělení na  $n = 6$  (Fischer 1987).

## 5 Cytogenetika Chilopoda (stonožky)

Chilopoda patří mezi jednu ze čtyř linií Myriapoda. Do této třídy spadá něco okolo 3300 druhů rozdělených do 5 řádů – Scutigromorpha, Lithobiomorpha, Craterostigmomorpha, Scolopendromorpha a Geophilomorpha (Edgecombe a Giribet 2007). Nejstarší fosilní nálezy

stonožek jsou staré přibližně 420 milionů let. Jsou důležitou skupinou dravých členovců vyskytujících se na všech kontinentech kromě Antarktidy (Edgecombe a Giribet 2007). Chilopoda žijí převážně v listové podestýlce a půdě nebo v lesích schované pod kameny či kůrou. Největší rozmanitosti dosahují v tropickém podnebí a teplých oblastech, zde také dorůstají největších rozměrů. Délka dospělé stonožky se pohybuje od 4 mm do 30 cm, avšak většina druhů disponuje délkou od 1 do 10 cm. Jejich potravu tvoří převážně jiní členovci a ostatní bezobratlí, výlučně menší obratlovci u větších stonožek (Edgecombe a Giribet 2007). Svou kořist ochromí vstříknutím jedu, který se nachází v jedových žlázách umístěných v kusadlových nožkách, což je přeměněný první pár končetin. Většina druhů této třídy je aktivní spíše v noci a většinu života stráví ukryty. Evoluční zajímavostí na třídě Chilopoda je to, že se vždy rodí s lichým počtem tělních segmentů (Edgecombe a Giribet 2007).

Počet doposud cytogeneticky studovaných druhů stonožek je v současné chvíli 33, což odpovídá přibližně 1 % ze všech zatím popsanych druhů. Celkový počet chromozomů se pohybuje mezi  $2n = 14 - 54$  (Obrázek 1), kdy nejnižší počet chromozomů vykazuje *Mecistocephalus takakuwai* (Geophilomorpha) ( $2n = 14$ ) a nejvyšší *Lithobius validus* (Lithobiomorpha) ( $2n = 54$ ). Toto poměrně velké rozpětí značí zřejmou karyotypovou variabilitu v rámci celé třídy a navíc se takto velké rozpětí počtu chromozomů projevuje i v rámci jednotlivých řádů a počty chromozomů jsou variabilní i mezi druhy jednotlivých rodů (viz Tabulka 3).

Tabulka 3 – Počet chromozomů u jednotlivých zástupců třídy Chilopoda. Použitá nomenklatura dle Sierwalda a Spelda (2020), jména taxonů uvedená v závorkách jsou originální jména, pod kterými byly zástupci publikováni. Použité zkratky a symboly: ? = neověřený/nezjištěný pohlavní chromozom, sex = pohlavní chromozomy, NE = pohlavní chromozom není diferencován.

Druh	2n	n	sex	Reference
<b>Lithobiomorpha</b>				
<b>Lithobiidae</b>				
<i>Australobius feae</i> ( <i>Lithobius feae</i> )	42		?	Mittal a Dipta 1977, podle Colmagro et al. 1986
<i>Bothropolys multidentatus</i> ( <i>Lithobius multidentatus</i> )		25	?	Blackman 1907
<i>Bothropolys rugosus</i> ( <i>Bothropolys asperatus</i> )	38	19	?	Ogawa 1961c, podle Colmagro et al. 1986
	38	19	?	Ogawa 1953
<i>Lithobius forficatus</i>	44		?	Colmagro et al. 1986
	46		?	Vítková et al. 2005
	46		?	Woznicki 2003

<b>Tabulka 3 pokračování</b>				
<b>Druh</b>	<b>2n</b>	<b>n</b>	<b>sex</b>	<b>Reference</b>
		16-24	XY	Carnoy 1885, podle Colmagro et al. 1986
		22-24	?	Bouin a Bouin 1902, podle Colmagro et al. 1986
	26		?	Descamps 1969, podle Colmagro et al. 1986
<i>Lithobius dentatus</i>	46		?	Colmagro et al. 1986
<i>Lithobius pilicornis</i>	42		?	Colmagro et al. 1986
<i>Lithobius tricuspis</i>	50		?	Colmagro et al. 1986
<i>Lithobius validus</i>	54		XY	Colmagro et al. 1986
<i>Paobius pachypedatus</i> ( <i>Lithobius pachypedatus</i> )	44	22	?	Ogawa 1961e, podle Colmagro et al. 1986
<i>Neolithobius mordax</i> ( <i>Lithobius mordax</i> )		25	?	Blackman 1907
<b>Henicopidae</b>				
<i>Cermatobius longitarsis</i> ( <i>Esastigmatobius longitarsis</i> )	20	10	?	Ogawa 1955, podle Colmagro et al. 1986
	20		?	Colmagro et al. 1986
<i>Eupolybothrus grossipes</i>	27-28		X0	Colmagro et al. 1986
<i>Eupolybothrus nudicornis</i>	44		?	Colmagro et al. 1986
<i>Eupolybothrus tridentinus</i>	38-39		?	Colmagro et al. 1986
<b>Scolopendromorpha</b>				
<b>Scolopendridae</b>				
<i>Ethmostigmus</i> sp.	18	9	XY	Puttanna 1959
<i>Otostigmus aculeatus</i>	18	9	?	Mittal a Dipta 1977, podle Colmagro et al. 1986
<i>Rhysida lithobioides</i>	18	9	XY	Puttanna 1959
<i>Rhysida nuda</i>	18	9	XY	Puttanna 1959
<i>Rhysida</i> sp.	16	8	XY	Puttanna 1959
<i>Scolopendra cingulata</i>	28-32	14-16	?	Bouin 1925, podle Colmagro et al. 1986
	26		?	Colmagro 1986
<i>Scolopendra damnosa</i>	28		NE	Makino a Niiyama 1942
<i>Scolopendra heros</i>	33	16-17	?	Blackman 1903
<i>Scolopendra japonica</i> ( <i>Scolopendra subspinipes japonica</i> )	18	9	NE	Ogawa 1951a, podle Colmagro et al. 1986
<i>Scolopendra morsitans</i>	24		XY	Puttanna 1959

<b>Tabulka 3 pokračování</b>				
<b>Druh</b>	<b>2n</b>	<b>n</b>	<b>sex</b>	<b>Reference</b>
<i>Scolopendra oraniensis</i> ( <i>Scolopendra subspinipes oraniensis</i> )		20-24	?	Carnoy 1885, podle Colmagro et al. 1986
<i>Scolopendra subspinipes</i>	28	14	XY	Makino a Niiyama 1942
<i>Scolopendra subspinipes mutilans</i>	28	14	NE	Ogawa 1953
<b>Scolopocryptopidae (Cryptopidae)</b>				
<i>Scolopocryptops capillipedatsu</i> ( <i>Otocryptops capillipedatus</i> )	22, 23, 27		?	Ogawa 1961a, podle Colmagro et al. 1986
	22		?	Ogawa 1961a, podle Colmagro et al. 1986
<i>Scolopocryptops curtus</i> ( <i>Otocryptops curtus</i> )		16	?	Ogawa 1961e, podle Colmagro et al. 1986
<i>Scolopocryptops rubiginosus</i> ( <i>Otocryptops rubiginosus</i> )	25-27		?	Ogawa 1961e, podle Colmagro et al. 1986
	27		?	Ogawa 1953
	28		?	Ogawa 1961e, podle Colmagro et al. 1986
<i>Scolopocryptops sexpinosus</i> ( <i>Otocryptops sexpinosus</i> )	15, 17, 26		?	Ogawa 1954, 1961d, podle Colmagro et al. 1986
	14		?	Ogawa 1954, 1961d, podle Colmagro 1986
<i>Scolopocryptops</i> sp. ( <i>Otocryptops</i> sp.)	23		?	Ogawa 1957, podle Colmagro et al. 1986
	22		NE	Ogawa 1953
<b>Geophilomorpha</b>				
<b>Mecistocephalidae</b>				
<i>Dicellyphilus latifrons</i>		18	?	Ogawa 1957, podle Colmagro et al. 1986
<i>Mecistocephalus cephalotes</i> ( <i>Lamnonyx cephalotes</i> )		11	?	Mittal a Dipta 1977, podle Colmagro et al. 1986
<i>Mecistocephalus</i> sp.		13	?	Mittal a Dipta 1977, podle Colmagro et al. 1986
<i>Mecistocephalus spissus</i>	30		?	Mittal a Dipta 1977, podle Colmagro et al. 1986

<b>Tabulka 3 pokračování</b>				
<b>Druh</b>	<b>2n</b>	<b>n</b>	<b>sex</b>	<b>Reference</b>
<i>Mecistocephalus takakuwai</i>		7	?	Ogawa 1957, podle Colmagro et al. 1986
<b>Geophilidae</b>				
<i>Stenotaenia linearis</i> ( <i>Geophilus linearis</i> )		8	?	Bouin a Collin 1902, podle Colmagro et al. 1986
<b>Linotaeniidae</b>				
<i>Strigamia japonica</i>		9	?	Ogawa 1961e, podle Colmagro et al. 1986
<i>Strigamia maritima</i>	16	8	XY	Green 2016
<b>Scutigermorpha</b>				
<b>Scutigeridae</b>				
<i>Scutigera coleoptrata</i>		17-18	?	Bouin a Ancel 1911, podle Colmagro et al. 1986
	34		?	Bouin 1934, podle Colmagro et al. 1986
	37	19	?	Colmagro et al. 1986
				Medes 1905
<i>Thereuopoda clunifera</i>	36	18	?	Ogawa 1951b, 1952, podle Colmagro et al. 1986
	36	18	XY	Ogawa 1953
<i>Thereunema tuberculata</i> ( <i>Thereuonema hilgendorfi</i> )	36	18	?	Ogawa 1950, podle Colmagro et al. 1986
	36	18	XY	Ogawa 1953

## 5.1 Lithobiomorpha

Z řádu Lithobiomorpha bylo karyotypově zkoumáno dohromady 14 druhů z celkem dvou čeledí – Lithobiidae a Henicopidae, kde 10 druhů spadá do čeledi Lithobiidae a 4 druhy do čeledi Henicopidae. Celkové rozpětí počtu chromozomů se pohybuje  $2n = 20 - 54$ , kdy nejnižší počet vykazuje *Cermatobius longitarsis* (Henicopidae) ( $2n = 20$ ) a nejvyšší *Lithobius validus* (Lithobiomorpha) ( $2n = 54$ ) (viz Obrázek 1).

**Lithobiidae.** Z čeledi Lithobiidae bylo karyotypováno celkem 10 druhů s rozpětím chromozomů  $2n = 38 - 54$ , kdy nejnižší počet chromozomů vykazuje *Bothropolys rugosus* a nejvyšší *Lithobius validus*.

Dosavadní informace o karyotypech většiny druhů stonožek je založena pouze na základě jednotlivých pozorování. Vzácnou výjimku v tomto směru představuje druh *Lithobius*



*forficatus*, u kterého jsou k dispozici informace o jeho chromozomech v rámci celkem šesti studií (viz Tabulka 3). Nejnovější výzkumy uvádí stejný počet chromozomů  $2n = 46$  (Woznicki et al. 2003, Vítková 2005), které se poměrně shodují se staršími pracemi uvádějícími vnitrodruhovou variabilitu v počtu chromozomů  $2n = 44$  (Colmagro et al. 1986),  $n = 16 - 24$  (Carnoy 1885, podle Colmagro et al. 1986) a  $n = 22 - 24$  (Bouin a Bouin 1902, podle Colmagro et al. 1986). V tomto světle se jeví jako poněkud sporný údaj  $2n = 26$  (Descamps 1969, podle Colmagro et al. 1986). V tomto případě jde buď o špatnou interpretaci sledovaných jader nebo o chybnou determinaci analyzovaného materiálu (Colmagro et al. 1986).

U většiny vzorků zkoumaných druhů čeledi Lithobiidae nebyla poloha centromery úplně jasná. Avšak u druhů *Lithobius validus* a *Lithobius trisucpis* byla určena morfologie alespoň u několika chromozomů z karyotypu. Z celkového počtu 26 autozomů (plus jeden pohlavní chromozom) druhu *Lithobius validus* je nejspíše 8 párů autozomů metacentrických nebo submetacentrických a zbytek akrocentrických nebo subakrocentrických. Druh *Lithobius trisucpis* má nejspíše pět párů chromozomů submetacentrických (páry 2, 7, 11, 16, 20), zatímco dva páry metacentrických (páry 17, 23) chromozomů. Sledovaným pohlavím v případě tohoto druhu byly pouze samice, které byly zkoumány ve třech populacích (Colmagro et al. 1986).

U většiny zkoumaných druhů byl popsán minimálně jeden pár chromozomů, který svou větší velikostí vyniká nad ostatními chromozomy v karyotypu. Tyto velké první chromozomové páry byly popsány hlavně u druhů *Bothropolys rugosus* (Ogawa 1953), *Lithobius dentatus*, *Lithobius trisucpis* a *Lithobius validus* (Colmagro et al. 1986), naopak rozdíl ve velikosti prvního chromozomového páru vůči ostatním nebyl tak patrný u druhu *Lithobius pilicornis* (Colmagro et al. 1986). Druh *Bothropolys rugosus* má také větší chromozomový pár, ale kromě toho vyniká ještě středně velkým chromozomovým párem (Ogawa 1953).

U druhu *L. validus* byl identifikován pár pohlavních chromozomů – určení pohlaví je u tohoto druhu pro samice XX a pro samce XY. Chromozom X je u tohoto druhu výrazně větší a jeho tvar je submetacentrický a chromozom Y je malý a akrocentrický. Tento druh se navíc vyznačuje nejvyšším zjištěným počtem chromozomů nejen v čeledi Lithobiidae, ale zároveň v celé třídě Chilopoda (Colmagro et al. 1986).

U druhu *L. validus* ( $2n = 46$ ) se navíc pomocí stříbření podařilo identifikovat poloha NORů v pericentromerické oblasti jednoho páru chromozomů z karyotypu (Woznicki et al. 2003).

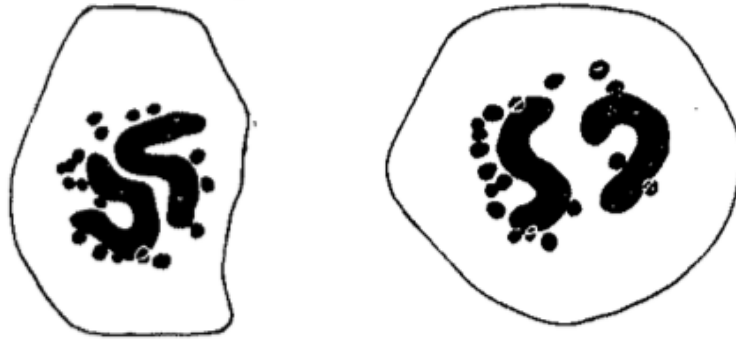
**Henicopidae.** Z čeledi Henicopidae byly dohromady karyotypovány 4 druhy s rozpětím chromozomů  $2n = 20 - 44$ , kdy nejnižší počet chromozomů vykazuje *Cermatobius longitarsis* a nejvyšší *Eupolybothrus nudicornis*.

Morfologie chromozomů u této čeledi nebyla dostatečně prozkoumána. U některých druhů se podařilo určit alespoň některé páry chromozomů z karyotypu. Počet chromozomů u samců druhu *Eupolybothrus tridentinus* byl stanoven na  $2n = 38$ , kdy 11 párů chromozomů (páry 1, 2, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 12, 13, 14) bylo metacentrických a submetacentrických. U samic druhu *Eupolybothrus grossipes* byl počet chromozomů stanoven na  $2n = 28$ , při čemž první čtyři páry jsou metacentrické a submetacentrické. Dále se páry 5, 7, 9, 10, 12 a 13 také zdají být metacentrické a submetacentrické. Morfologii ostatních chromozomů v karyotypu se nepodařilo blíže určit (Colmagro et al. 1986).

Čeď Henicopidae podobně jako čeď Lithobiidae vykazuje minimálně jeden větší chromozom v karyotypu, kterým většinou bývá první chromozomový pár. Je tomu tak u druhu *E. nudicornis*, který má právě první chromozomový pár mnohem větší oproti ostatním chromozomům v karyotypu (Colmagro et al. 1986). Druh *C. longitarsis* ( $2n = 20$ ) se vyznačuje dvěma velkými zvlněnými chromozomy, které vždy leží v centrální poloze ekvatoriální roviny a jsou obklopeny zbylými 18 chromozomy (Ogawa 1953). U druhu *E. grossipes* jsou první čtyři chromozomové páry větší než zbytek chromozomů v karyotypu. Naopak druh *E. tridentinus* nemá ve velikosti chromozomů žádné značné rozdíly (Colmagro et al. 1986).

Jak již bylo řečeno, u samců druhu *E. tridentinus* byl stanoven počet chromozomů  $2n = 38$ , avšak u samic byl zjištěn počet chromozomů  $2n = 39$ , což by mohlo značit, že samičí pohlaví je heterogametické a jedná se o typ určení pohlaví ZZ/ZW, avšak to nebylo zatím potvrzeno. Naopak je tomu u druhu *E. grossipes*, u kterého samice vykazují počet chromozomů  $2n = 28$ , ale u samců je počet  $2n = 27$ , což může vést k určení pohlaví XX/X0 (Colmagro et al. 1986).

Pravděpodobně nejodvozenější karyotyp nejen v této čeledi, ale v celém řádu Lithobiomorpha, má *C. longitarsis*, který se vyznačuje nejnižším počtem chromozomů. Značné rozdíly v počtu chromozomů má i vzhledem k ostatním druhům v čeledi. Nejen nízký počet chromozomů je však pro tento druh typický. Vyniká mezi ostatními zvláštními chromozomálními strukturami, jako jsou například dva velké zvlněné chromozomy (viz *Obrázek 3*), ale i výskytem rozptýlených kinetochorů (Ogawa 1953).



Obrázek 3 – Chromozomy druhu *Cermatobius longitarsis* ( $2n = 20$ ). Metafáze u samčí somatické buňky trávicí soustavy. Převzato z Ogawa 1953.

## 5.2 Scolopendromorpha

Z řádu Scolopendromorpha bylo dohromady karyotypováno 18 druhů z celkem dvou čeledí – Scolopendridae a Cryptopidae, kde 13 druhů spadá do čeledi Scolopendridae a 5 do čeledi Scolopocryptopidae. Celkové rozpětí počtu chromozomů se pohybuje  $2n = 14 - 33$ , kdy nejnižší počet vykazuje *Scolopocryptops sexpinosus* a nejvyšší *Scolopendra heros* (Scolopendridae).

**Scolopendridae.** Z čeledi Scolopendridae bylo celkem karyotypováno 12 druhů s rozpětím chromozomů  $2n = 16 - 33$ , kdy nejnižší počet chromozomů má *Rhysida* sp. a nejvyšší *Scolopendra heros*.

U této čeledi se podařilo identifikovat výrazné mezidruhové rozdíly v počtu chromozomů v rámci jednotlivých zkoumaných rodů, což je nejlépe patrné v rámci rodu *Scolopendra*. Mimo tyto mezidruhové rozdíly se podařilo identifikovat také vnitrodruhovou variabilitu druhu *Scolopendra cingulata*, kdy Colmagro et al. (1986) pozorovali během meiózy samců 13 bivaletů ( $2n = 26$ ), avšak ve starší publikaci se vyskytovalo rozpětí chromozomů  $2n = 28 - 32$  (Bouin 1925, podle Colmagro et al. 1986). Tyto různé počty chromozomů byly zjištěny mezi různými populacemi pocházejících z jiného území a mohou tak odrážet lokální fixaci chromozomálních změn na jednotlivých lokalitách (Colmagro et al. 1986).

U zkoumaných druhů v celé této čeledi se nepodařilo určit polohu centromery, tudíž morfologie chromozomů zatím zůstává u této čeledi neznámá (Puttanna 1959, Colmagro et al. 1986).

U většiny druhů nebyly identifikovány žádné výrazné velikostní rozdíly chromozomů v karyotypu. Výjimkou je však rod *Rhysida*, kde všichni zkoumaní zástupci (*R. lithobioides*, *R. nuda* a *Rhysida* sp.) mají jeden pár delší než ostatní chromozomy v karyotypu. Podobně jako rod *Rhysida*, má druh *Ethmostigmus* sp. ( $2n = 18$ ) jeden pár dlouhých chromozomů, 2 páry středně dlouhých a zbylých 6 párů krátkých chromozomů (Puttanna 1959).

Pohlavní chromozomy byly identifikovány u většiny zkoumaných zástupců. Výjimkou jsou však druhy *Scolopendra subspinipes mutilans* a *Scolopendra japonica*, u kterých pohlavní chromozomy objeveny nebyly. I přes to, že si jsou tyto dva druhy taxonomicky podobné, jejich počet chromozomů se výrazně liší (Ogawa 1953). Druh *Scolopendra damnosa* ( $2n = 28$ ) má chromozomy uspořádané do 14 homologních párů, které mezi sebou vykazují jen malé rozdíly ve velikosti a jsou velikostně odstupňovány, kdy žádný bivalent nevyniká svou velikostí. V karyotypu nebyl zaznamenán žádný pár, který by mohl být určen jako pohlavní (Makino a Niiyama 1942). Druh *Scolopendra morsitans* disponuje určením pohlaví XX/XY. Během meiotické profáze jsou pohlavní chromozomy charakterizovány výskytem pozitivní heteropyknózy. Během druhého meiotického dělení bylo zaznamenáno, že chromozomy X a Y vykazují zpoždění, což u ostatních druhů nebylo zaznamenáno (Puttanna 1959). Druhy *R. lithobioides*, *R. nuda* a *Rhysida* sp. také disponují pohlavními bivalenty XY. Obecně rod *Rhysida* vykazuje poměrně uniformní karyotyp, a i průběh meiózy u zmíněných druhů je prakticky identický. Podobně je tomu i u druhu *Ethmostigmus* sp., který vykazuje během metafáze prvního meiotického dělení 9 bivaletů, z čehož jeden je pohlavní (XY). U zbylých zástupců této čeledi nebylo možné blíže určit jak morfologii chromozomů, tak výskyt pohlavních bivaletů (Puttanna 1959).

**Scolopocryptopidae.** Z čeledi Cryptopidae byly detailně zkoumány pouze 5 druhů s rozpětím chromozomů  $2n = 15$  (14) – 28. V rámci rodu *Scolopocryptops* byly zjištěny mezidruhové rozdíly v počtu chromozomů a u některých druhů i vnitrodruhová variabilita. Například karyotypy druhů *Scolopocryptops rubiginosus* a *Scolopocryptops* sp. jsou velmi rozdílné jak v počtu, tak v morfologii chromozomů. Z cytogenetického hlediska je možné, že tyto dva druhy byly nesprávně taxonomicky zařazeny (Ogawa 1953).

I přes to, že oba druhy vykazují jen lehké rozdíly ve velikosti chromozomů, druh *S. rubiginosus* má chromozomy oproti *Scolopocryptops* sp. chromozomy o něco delší a hubenější. Zároveň by lichý počet chromozomů u druhu *S. rubiginosus* mohl značit výskyt nepárového pohlavního chromozomu, avšak to senepovedlo plně prokázat (Ogawa 1953).

### 5.3 Geophilomorpha

Z řádu Geophilomorpha bylo karyotypově zkoumáno osm druhů z celkem tří čeledí – Mecistocephalidae, Geophilidae a Linotaeniidae. Nejvíce zkoumaných zástupců zahrnuje čeleď Mecistocephalidae, tedy 5 druhů, dále čeleď Linotaeniidae, která zahrnuje 2 zástupce a poslední čeleď Geophilidae, která zahrnuje pouze jednoho zástupce. Celkové rozpětí počtu chromozomů se pohybuje  $2n = 14 - 36$ , kdy nejméně chromozomů vykazuje *Mecistocephalus*

*takakuwai* (Mecistocephalidae) a nejvíce *Dicellophilus latifrons* (Mecistocephalidae). I přes to, že druhů bylo zkoumáno poměrně dost, detailnější informace o karyotypu se podařilo získat pouze u druhu *Strigamia maritima* (Linotaeniidae).

**Mecistocephalidae.** Z čeledi Mecistocephalidae bylo cytogeneticky zkoumáno 5 druhů s rozpětím chromozomů  $n = 7 - 18$  (Ogawa 1957, podle Colmagro et al. 1986; Mittal a Dipta 1977, podle Colmagro et al. 1986). Bližší informace však k chromozomům této čeledi nejsou k dispozici.

**Geophilidae.** U této čeledi máme k dispozici informace o karyotypu u jediného druhu *Stenotaenia linearis* ( $2n = 8$ ) (Bouin a Collin 1902, podle Colmagro et al. 1986). Nicméně podrobnější informace o chromozomech nejsou u tohoto druhu k dispozici.

**Linotaeniidae.** U této čeledi byly zatím analyzované jen dva druhy. U druhu *Strigamia japonica* ( $n = 9$ ) ale nejsou podrobnější informace k dispozici (Ogawa 1961e, podle Colmagro et al. 1986). Počet chromozomů u druhu *Strigamia maritima* byl určen na  $2n = 16$  s tím, že jeden pár chromozomů je větší a metacentrický a zbylých sedm párů je menších akrocentrických a submetacentrických (Green 2016). U tohoto druhu byl určen typ pohlaví XY s tím, že samci jsou v tomto případě heterogametičtí. Stupně párování během meiózy naznačují, že jsou chromozomy X a Y špatně diferencované. To může naznačovat, že je tento pohlavní pár poměrně evolučně mladý. Tento druh je prvním zástupcem z celého řádu Geophilomorpha, který má určené samčí pohlaví XY (Green 2016).

## 5.4 Scutigermorpha

Z řádu Scutigermorpha byly karyotypově zkoumány celkem 3 druhy z čeledi Scutigeridae. Rozpětí počtu chromozomů u těchto druhů se pohybuje  $2n = 34 - 36$ , kdy nejnižší počet vykazuje *Scutigera coleoptrata* a nejvyšší *Thereuonema tuberculata* a *Thereuopoda clunifera*. U obou pohlaví druhu *S. coleoptrata* byl stanoven počet chromozomů  $2n = 34$  (Colmagro et al. 1986). Tyto údaje se poměrně shodovaly se zkoumáním samčího karyotypu se stanoveným počtem haploidních chromozomů  $n = 17 - 18$  (Bouin a Ancel 1911, Bouin 1934, podle Colmagro et al. 1986) avšak odporují zkoumání Medes (1905), který u samců stanovil počet  $n = 19$ ,  $2n = 37$ .

Polohu centromery se bohužel nepovedlo určit ani u jednoho zkoumaného druhu.

V karyotypu druhu *S. coleoptrata* byl jeden chromozomový pár mnohem větší než zbytek chromozomů (Colmagro et al. 1986). Karyotyp druhu *T. tuberculata* se skládá ze dvou velkých chromozomů a zbylých menších 34 podobně velkých chromozomů. Velké chromozomy jsou v karyotypu velmi nápadné, vždy se vyskytují v centrální části ekvatoriální

roviny a jsou obklopeny již zmíněnými menšími chromozomy. Prakticky stejný jako druh *T. tuberculata* má karyotyp i druh *T. clunifera*. Velikostní rozdíl je pouze mezi chromozomy X a Y (Ogawa 1953).

Pohlavní chromozomy a určení pohlaví pro samce XY bylo pozorováno u druhů *T. tuberculata* a *T. clunifera*. Pohlavní chromozomy jsou v karyotypech obou zástupců značně velké a protáhlé. V samčí buňce jsou chromozomy X a Y rozdílné velikosti, avšak v samičí buňce jsou chromozomy X a X velikosti stejné. Rozdíl ve velikosti mezi chromozomy X a Y je však u druhu *T. clunifer* menší, než je tomu u druhu *T. tuberculata*, kde jsou rozdíly patrnější (Ogawa 1953).

## 6 Cytogenetika Diplopoda (mnohonožky)

Třída Diplopoda je nejrozmanitější a nejhojnější třída z celého podkmene Myriapoda. Zahrnuje okolo 15 000 druhů, které spadají do 15 řádů (Geoffroy 2015), ale jejich odhadovaná diverzita dosahuje až na 80 000 druhů (Sierwald a Bond 2007). Nejstarší fosilie řazené do této třídy jsou datované do středního siluru a spodního devonu. Již i tyto nejstarší známé mnohonožky jsou považovány za terestrické druhy a to hlavně díky předpokládanému výskytu trachejí (Geoffroy 2015). Prakticky většina mnohonožek je suchozemská a jejich výskyt ve vodě je spíše náhodný, avšak zejména některé druhy žijící v Amazonii dokáží přečkat pod vodou i velmi dlouhou dobu (Geoffroy 2015). Diplopoda jsou především saprofágy a dekompozitory, kteří se účastní rozkladu hmoty v půdě. Celkově má jejich velikost poměrně velké rozpětí od cca 5mm (Polyxenida) až po cca 35 cm (Spirostreptida). Některé druhy jsou schopny produkovat toxické látky, které slouží k jejich obraně nebo ke komunikaci mezi samotnými zástupci (Geoffroy 2015).

Celkový počet doposud cytogeneticky prozkoumaných druhů mnohonožek je 84. Toto číslo odpovídá přibližně 0,6 % ze všech zatím popsáných druhů. Počet chromozomů zkoumaných druhů se pohybuje mezi  $2n = 8 - 30$  (Obrázek 1), kdy nejnižší počet chromozomů vykazuje *Polydesmus complanatus* (Polydesmida) a nejvyšší vykazuje více druhů, převážně druhy rodu *Arthrosphaera* (Glomerida). Karyotypovou variabilitu však nepozorujeme jen v rámci celé třídy, ale i mezi jednotlivými druhy určitých čeledí (viz Tabulka 4).

Tabulka 4 – Počet chromozomů u jednotlivých zástupců třídy Diplopoda. Použitá nomenklatura dle Sierwalda a Spelda (2020), jména taxonů uvedená v závorkách jsou originální jména, pod kterými byly zástupci publikováni. Použité zkratky a symboly: ? = neověřený/nezjištěný pohlavní chromozom, sex = pohlavní chromozomy, NE = pohlavní chromozom není diferencován, B = B-chromozom.

Druh	2n	n	sex	Reference
<b>Polyxenida</b>				
<b>Polyxenidae</b>				
<i>Polyxenus</i> sp.	16		XY?	Sokoloff 1914
<b>Glomerida</b>				
<b>Glomeridae</b>				
<i>Glomeris annulata</i>		10	?	Bessiére 1948, podle Achar 1987
<i>Glomeris hexasticha</i>	16+0-3B		XY	Warchalowska-Sliva et al. 2004
<i>Glomeris tetrasticha</i> ( <i>Glomeris connexa</i> )	16		XY	Warchalowska-Sliva et al. 2004
<b>Sphaerotheriida</b>				
<b>Arthrophaeridae</b> <b>(Sphaerotheriidae)</b>				
<i>Arthrophaera bicolor</i>	30		XY	Chowdaiah a Kanaka 1974
<i>Arthrophaera craspedota</i>	30		XY	Chowdaiah a Kanaka 1974
<i>Arthrophaera dalyi</i>	30		XY	Chowdaiah a Kanaka 1974, Achar 1986
	30		XY	Kadamannaya et al. 2010
<i>Arthrophaera davisoni</i>	26		XY	Achar 1983b, podle Fontanetti et al. 2002, Achar 1986
<i>Arthrophaera disticta</i>	28		XY	Chowdaiah a Kanaka 1974
				Achar 1986
<i>Arthrophaera fumosa</i>	30		XY	Ambarish a Sridhar 2014
<i>Arthrophaera gracilis</i>	28		XY	Chowdaiah a Kanaka 1974
<i>Arthrophaera hendersoni</i>	30		XY	Chowdaiah a Kanaka 1974
<i>Arthrophaera lutescens</i>	26		XY	Achar 1986
<i>Arthrophaera magna</i>	30		XY	Achar 1986
	30		XY	Ambarish a Sridhar 2014

<b>Tabulka 4 pokračování</b>				
<b>Druh</b>	<b>2n</b>	<b>n</b>	<b>sex</b>	<b>Reference</b>
<i>Arthrosphaera nitida</i>	30		?	Achar 1983b, podle Fontanetti et al. 2002
	30		XY	Achar 1986
<i>Arthrosphaera</i> sp. 1 ( <i>Arthrosphaera</i> sp.)	26		XY	Kadamannaya et al. 2010
<i>Arthrosphaera</i> sp. 2 ( <i>Arthrosphaera</i> sp. 1)	30		XY	Chowdaiah 1966c
<i>Arthrosphaera</i> sp. 3 ( <i>Arthrosphaera</i> sp. 2)	30		XY	Achar 1986
<i>Arthrosphaera</i> sp. 4 ( <i>Arthrosphaera</i> sp. (C))	30		XY	Achar 1986
<i>Arthrosphaera</i> sp. 5 ( <i>Arthrosphaera</i> sp. (M))	30		XY	Achar 1986
<i>Arthrosphaera zebraica</i>	26		XY	Chowdaiah 1966c
<b>Calipodida</b>				
<b>Schizopetaliae</b>				
<i>Acanthopetalum sicanum</i>	12		XY	Vitturi et al. 1997
<b>Polydesmida</b>				
<b>Chelodesmidae</b>				
<i>Sandalodesmus gasparae</i>	12		NE	Fontanetti 1996b
<b>Polydesmidae</b>				
<i>Polydesmus complanatus</i>	8		?	Bessiére 1948, podle Achar 1987
<b>Paradoxosomatidae</b>				
<i>Anoplodesmus splendidus</i>	12		?	Chowdaiah a Kanaka 1979
<i>Chondromorpha mammifera</i>	14		XY	Chowdaiah 1966a, b
<i>Oxidus gracilis</i> ( <i>Polydesmus gracilis</i> )	12		XY	Achar 1984b
<i>Strongylosoma</i> sp.	24		XY	Chowdaiah 1966a
<b>Xystodesmidae</b>				
<i>Levizonus montanus</i>	12		?	Tanabe 1992
<i>Parafontaria</i> sp.	12		?	Tanabe 1992
<i>Parafontaria tonominea</i>	12		?	Tanabe 1992
<i>Riukiaria semicircularis</i>	16		?	Tanabe 1992
<b>Chordeumatida</b>				
<b>Chordeumatidae</b>				
<i>Melogona</i> sp. ( <i>Microchordeum</i> sp.)	24		?	Chowdaiah a Kanaka 1979
<b>Julida</b>				
<b>Julidae</b>				



<b>Tabulka 4 pokračování</b>				
<b>Druh</b>	<b>2n</b>	<b>n</b>	<b>sex</b>	<b>Reference</b>
<i>Ommatoiulus oxypygus</i> ( <i>Enologus oxypygum</i> )	22		XY	Vitturi et al. 1997
<i>Ommatoiulus sabulosus</i> ( <i>Schizophyllum sabulosum</i> )	24	12	?	Bessiére 1948, podle Achar 1987
<i>Pachyiulus varius</i>	24/25?		X0	Oettinger 1909, podle Achar 1987
<i>Schizophyllum albolineatum</i>	24?		?	Bessiére 1948, podle Fontanetti et al. 2002
<b>Spirobolida</b>				
<b>Rhinocricidae</b>				
<i>Rhinocricus cachoeirensis</i>	24		XY	Fontanetti 1987, podle Fontanetti et al. 2002
<i>Rhinocricus padbergi</i>	20		NE	Fontanetti 1998
<i>Rhinocricus</i> sp.	28		XY	Fontanetti 1998
<b>Pachybolidae</b>				
<i>Aulacobolus excellens</i>	12		XY	Achar 1985
<i>Aulacobolus gravelyi</i>	26		?	Achar 1980 (Unpubl.), podle Achar 1987 Kanaka 1972
<i>Aulacobolus levissimus</i>	26		?	(Unpubl.), podle Chowdaiah a Kanaka 1979
<i>Aulacobolus</i> sp. ( <i>Aulacobolus thrustoni</i> )	26		?	Chowdaiah a Kanaka 1969, podle Achar 1987 Kanaka 1972
<i>Aulacobolus variolosus</i>	26		?	(Unpubl.), podle Chowdaiah a Kanaka 1979
<i>Xenobolus acuticonus</i>	12		?	Natarajan 1959, podle Achar 1987
<i>Xenobolus carnifex</i>	26		?	Achar 1980 (Unpubl.), podle Achar 1987
<b>Trigoniulidae</b>				
<i>Cingalobolus bugnioni</i>	16		?	Achar 1980 (Unpubl.), podle Achar 1987
<i>Cingalobolus</i> sp.	18		XY	Achar 1984a
<i>Trigoniulus goesi</i>	26		?	Achar 1980 (Unpubl.), podle Achar 1987
<i>Trigoniulus</i> sp.	24		XY	Achar 1984a
<b>Spirostreptida</b>				
<b>Pseudonannolenidae</b>				
<b>Tabulka 4 pokračování</b>				

<b>Druh</b>	<b>2n</b>	<b>n</b>	<b>sex</b>	<b>Reference</b>
<i>Pseudonannolene halophila</i>	16		XY	Fontanetti 1998
<i>Pseudonannolene mesai</i>	16		NE	Fontanetti 2000
<i>Pseudonannolene ophiulus</i>	12		XY	Fontanetti 1998
<i>Pseudonannolene silvestris</i>	16		NE	Da Silva et al. 2005 Fontanetti 1996a;
<i>Pseudonannolene strinatii</i>	16		XY	Campos a Fontanetti 2000
<i>Pseudonannolene tocaiensis</i>	20		XY	Fontanetti 1996a
<i>Pseudonannolene tricolor</i>	14		XY	Fontanetti 1996a
<b>Spirostreptidae</b>				
<i>Gymnostreptus acuticollis</i>	22		NE	Fontanetti 1991
<i>Gymnostreptus olivaceus</i>	12		XY	Fontanetti 1991
<i>Helicogonus princeps</i> ( <i>Alloporus principales</i> )	18		?	Fontanetti 1987, podle Fontanetti et al. 2002
<i>Plusioporus setiger</i>	10+1B		NE	Fontanetti 1998 Chowdaiah a Kanaka
<i>Spirostreptus asthenes</i>	16		XY	1969, podle Achar 1987 Achar 1983a
<i>Spirostreptus</i> sp.	26		XY	Achar a Chowdaiah 1979
<b>Harpagophoridae</b>				
<i>Alienostreptus alienus</i> ( <i>Thyropygus alienus</i> )	28		XY	Chowdaiah a Kanaka 1979 Achar 1984a
<i>Carlogonus acifer</i>	12		XY	Achar a Chowdaiah 1980
<i>Carlogonus palmatus</i>	12		XY	Achar a Chowdaiah 1979 Achar 1984a
<i>Carlogonus robustior</i> ( <i>Harpurostreptus robustior</i> )	12		XY	Chowdaiah, Kanaka 1979
<i>Fageostreptus hyatti</i>	22		?	Achar 1980 (Unpubl.), podle Achar 1987
<i>Gonoplectus malayus</i>	15		X0	Sharma a Handa 1974
<i>Gonoplectus</i> sp. ( <i>Thyroglutus</i> sp.)	12		?	Natarajan 1959, podle Achar 1987
<i>Gonoplectus sulcatus</i> ( <i>Gongylorrhhus sulcatus</i> )	24		XY	Chowdaiah a Kanaka 1979
<i>Harpurostreptus attemsi</i> ( <i>Harpurostreptus hamifer</i> )	12		XY	Chowdaiah a Kanaka 1979
<i>Harpurostreptus</i> sp.	12		XY	Chowdaiah 1966b

Tabulka 4 pokračování				
Druh	2n	n	sex	Reference
<i>Ktenostreptus calcaratus</i>	28		XY	Achar 1983b, podle Achar 1987 Kanaka 1972
<i>Ktenostreptus costulatus</i>	20		?	(Unpubl.), podle Achar 1987
<i>Ktenostreptus</i> sp.	20		XY	Chowdaiah 1966b Kanaka 1972
<i>Leptostreptus</i> sp.	22		?	(Unpubl.), podle Achar 1987
<i>Phyllogonostreptus descriptus</i> ( <i>Thyropygus descriptus</i> )	26		XY	Chowdaiah a Kanaka 1979
<i>Phyllogonostreptus negotiosus</i>	26		?	Achar 1980 (Unpubl.), podle Achar 1987
<i>Phyllogonostreptus nigrolabiatus</i>	25		X0	Natarajan 1959, podle Achar 1987
	24		X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> 0	Sharma a Handa 1974
	24		XY	Achar 1980 (Unpubl.), podle Achar 1987
<i>Phyllogonostreptus nigrolabiatus</i> ( <i>Thyropygus nigrolabiatus</i> )	24		XY	Parida a Mohanty 1972, podle Achar 1987 Chowdaiah a Kanaka 1979
<i>Thyropygus induratus</i>	28		XY	Chowdaiah a Kanaka 1979
<i>Thyropygus</i> sp.	24		XY	Chowdaiah 1966b
	26		XY	Achar 1984a

## 6.1 Polyxenida

Z řádu Polyxenida byl cytogeneticky zkoumán pouze jediný druh *Polyxenus* sp. z čeledi Polyxenidae (Sokoloff 1914). U tohoto druhu byl určen počet chromozomů  $2n = 16$ , avšak Sokoloff (1914) uvádí, že přesný počet chromozomů není úplně zřetelný. Během dvou meiotických dělení bylo nicméně pozorováno 8 bivalentů, tudíž haploidní počet chromozomů je  $n = 8$ . Chromozomy mají rozdílnou velikost, avšak jejich přesná morfologie nebyla určena (Sokoloff 1914).

## 6.2 Glomerida

Z řádu Glomerida (svinule) byly pozorovány pouze tři druhy *Glomeris annulata*, *Glomeris hexasticha* a *Glomeris tetrasticha* z čeledi Glomeridae. Rozpětí chromozomů se pohybuje v

rozmezí  $2n = 16 - 20$ , kdy nejnižší počet chromozomů vykazují dva druhy – *G. hexasticha* a *G. tetrasticha* a nejvyšší druh *G. annulata* (Warchalovska-Śliwa et al. 2004).

U obou druhů *G. hexasticha* a *G. tetrasticha* bylo identifikováno sedm párů autozomů a jeden pár pohlavních chromozomů. Již zmíněných sedm párů autozomů má submetacetrickou nebo metacetrickou morfologii (Warchalovska-Śliwa et al. 2004).

Určení pohlaví *G. hexasticha* a *G. tetrasticha* je v obou případech XY pro samce. Karyotyp je u obou druhů dost podobný, liší se však ve velikosti a morfologii X a Y chromozomů. *G. hexasticha* má chromozom X metacetrický a větší než středně velký chromozom Y, který je také metacetrický. Druh *G. tetrasticha* naproti tomu nemá ve velikosti pohlavní chromozomů (XY) tak značné rozdíly. Chromozom X je v tomto případě metacetrický a chromozom Y submetacetrický nebo subakrocentrický (Warchalovska-Śliwa et al. 2004).

V rámci svinulí se podařilo aplikovat C-pruhování a vizualizovat heterochromatin na všech chromozomech u dvou druhů (*G. hexasticha* a *G. tetrasticha*) pouze v paracentromerických oblastech. Heterochromatin je u obou druhů velmi kondenzovaný a počet C-pruhů souhlasí s počtem chromozomů (Warchalovska-Śliwa et al. 2004). U *G. hexasticha* nicméně vykazují první dva páry autozomů a chromozom X zdvojené paracentromerické C-pruhy. Ve zbytku autozomů a chromozomu Y byly tyto C-pruhy tenké. U druhu *G. tetrasticha* byly C-pruhy na všech autozomech podobné velikosti. Rozdíl byl znatelný až mezi chromozomy X a Y, kdy chromozom X měl C-pruhy zdvojené v paracentromerické oblasti a chromozom Y nikoliv. U obou výše uvedených druhů byly také pomocí stříbření vizualizované NORy. Počet a pozice NORů nejsou nicméně v rámci této analýzy jasné. Ukazuje se, že NORy jsou lokalizované blízko centromerické oblasti na obou pohlavních chromozomech a dále také na jednom až dvou malých párech autozomů. Navíc je u druhu *G. hexasticha* uváděný blíže nespecifický polymorfismus (Warchalovska-Śliwa et al. 2004).

U třech z celkového počtu 25 sledovaných samců *G. hexasticha* byly zjištěny jeden až tři nadpočetné dvouramenné B-chromozomy. Tyto chromozomy představují nejmenší prvky v karyotypu a jsou během dělení velmi nestabilní (Warchalovska-Śliwa et al. 2004).

### 6.3 Sphaerotheriida

Z řádu Sphaerotheriida bylo karyotypově prozkoumáno 17 druhů, které všechny spadají do čeledi Arthrosphaeridae a jediného rodu *Arthrosphaera*. Tento řád tak představuje druhý z nejprozkoumanějších v rámci celé třídy Diplopoda. Rozpětí chromozomů je poměrně malé a pohybuje se  $2n = 26 - 30$  (Tabulka 4), kdy nejnižší počet vykazují druhy *A. davisoni*, *A. lutescens*, *Arthrosphaera* sp. 1 a *A. zebraica*. Nejvyšší počet chromozomů naopak vykazují

druhy *A. bicolor*, *A. craspedota*, *A. dalyi*, *A. fumosa*, *A. hendersoni*, *A. magna*, *A. nitida*, *Arthrosphaera* sp. 2, *Arthrosphaera* sp. 3, *Arthrosphaera* sp. 4 a *Arthrosphaera* sp. 5. Toto poměrně nízké rozpětí počtu chromozomů by mohlo značit celkovou uniformitu celého řádu. Na druhou stranu  $2n = 30$  představuje nejvyšší počet chromozomů z celé třídy Diplopoda.

Pro zástupce čeledi Arthrosphaeridae je typická akrocentrická morfologie všech chromozomů v karyotypu, která u jiných druhů není běžná. Tuto plně akrocentrickou morfologii mají druhy *A. fumosa* (Ambarish a Sridhar 2014), *A. bicolor* (Chowdaiah a Kanaka 1974), *A. craspedota* (Ambarish et al. 2013), *A. disticta* (Chowdaiah a Kanaka 1974, Achar 1986), *A. gracilis* (Chowdaiah a Kanaka 1974), *A. hendersoni* (Chowdaiah a Kanaka 1974), *A. lutescens* (Achar 1986, Ambarish et al. 2013), *Arthrosphaera* sp. 2 a *A. zebraica* (Chowdaiah 1966c). Akrocentrická morfologie chromozomů u rodu *Arthrosphaera* vznikla nejspíše vlivem Robertsonovských translokací, polyploidii nebo pericentrických inverzí (Ambarish et al. 2013). U některých druhů se údaje o morfologii chromozomů nicméně mohou lišit. Například u druhu *A. magna* byla u všech 30 chromozomů udávána akrocentrická morfologie (Achar 1986), avšak novější analýza udává chromozomy jak akrocentrické, tak i submetacentrické (pár č. 3 a 10) a metacentrické (pár č. 5). Navíc byly identifikované pohlavní chromozomy XY (oba akrocentrické) (Ambarish a Sridhar 2014). Podobně je tomu i u druhu *A. dalyi*, u kterého bylo všech 30 chromozomů uvedených jako akrocentrické (Chowdaiah a Kanaka 1974), ale podle novější studie karyotyp obsahuje nejen telocentrické, ale také subtelocentrické (pár č. 1, 2, 4 a 6) a submetacentrické (pár č. 5) chromozomy (Kadamannaya et al. 2010). Pohlavní chromozom je u tohoto druhu heteromorfní, kdy větší chromozom z páru je subtelocentrický a druhý homologní chromozom je telocentrický (Kadamannaya et al. 2010). Druh *A. davisoni* ( $2n = 26$ ) má 11 párů akrocentrických a dva páry metacentrické, o jaké páry v karyotypu se jedná však nebylo popsáno. Pohlavní chromozom XY je v případě tohoto druhu akrocentrický (Achar 1986).

Téměř u všech druhů *Arthrosphaera* byl identifikován chromozomový typ určení pohlaví jako XY pro samce (Achar 1986, Ambarish et al. 2013, Ambarish a Sridhar 2014). U většiny druhů představují navíc pohlavní chromozomy vždy nejdelší chromozomy v karyotypu a jsou jen mírně velikostně diferencované, kdy X se vždy uvádí jako delší oproti Y (Achar 1986, Ambarish et al. 2013, Ambarish a Sridhar 2014). Druh *Arthrosphaera* sp. 1 má, jak již bylo zmíněno, všechny chromozomy telocentrické. První dva chromozomové páry v karyotypu jsou velké, první z těchto dvou chromozomů je relativně homomorfní. Naopak je tomu u *A. dalyi*, který má sice opět první pár chromozomů větší než zbytek chromozomů v karyotypu,

avšak je značně heteromorfní (Kadamannaya et al. 2010). Stejně tak tomu je i u druhu *A. zebraica*, který má pohlavní chromozomy také velké a heteromorfní (Chowdaiah 1966c).

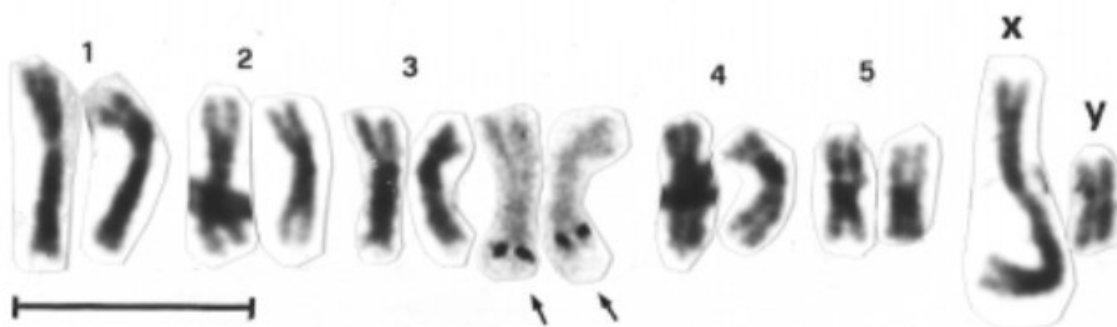
## 6.4 Calipodida

**Schizopetaliae.** Z řádu Calipodida byl cytogeneticky prozkoumán pouze jeden druh z čeledi *Acanthopetalum sicanum* ( $2n = 12$ ) z čeledi Schizopetaliae (Vitturi et al. 1997).

Morfologie autozomů sledovaného tohoto druhu je metacentrická, přičemž ale u páru č. 3 nebyla morfologie úplně znatelná. Pohlavní pár chromozomů byl identifikován také jako metacentrický (Vitturi et al. 1997).

Všechny páry autozomů jsou homomorfní (včetně homomorfního páru chromozomů XX u samic) a velké, až na chromozomy XY u samců, které jsou heteromorfní. Chromozom X je u tohoto druhu největší v celém karyotypu, a naopak chromozom Y je úplně nejmenší (viz *Obrázek 4*) (Vitturi et al. 1997).

Pomocí stříbření byly jasně lokalizovány oblasti NORů v mírně subterminální poloze C- pozitivního ramene 3. páru chromozomů (viz *Obrázek 4*). Díky C-pruhování byly navíc na chromozomech odhaleny rozsáhlé oblasti konstitutivního heterochromatinu. U samic tvoří heterochromatin asi 60 % a u samců asi 56 % z celkového chromatinu. Zajímavostí je, že tyto rozsáhlé oblasti konstitutivního heterochromatinu byly lokalizované zejména na autozomech a na chromozomu X, avšak chromozom Y obsahoval jen velmi malé množství konstitutivního heterochromatinu, a to pouze v centromerické oblasti (Vitturi et al. 1997).



*Obrázek 4* – Mitotické chromozomy druhu *Acanthopetalum sicanum*. Samčí karyotyp obarvený Giemsovým barvivem. Šipkami znázorněná pozice NORů. Převzato z Vitturi et al. 1997.

## 6.5 Polydesmida

Z řádu Polydesmida bylo karyotypováno dohromady 10 druhů ze čtyř čeledí – Chelodesmidae, Polydesmidae, Paradoxosomatidae a Xystodesmidae. Rozpětí chromozomů u karyotypovaných druhů se pohybuje v rozmezí  $2n = 8 - 24$ . Nejnižší počet chromozomů

vykazuje druh *Polydesmus complanatus* (Polydesmidae) a nejvyšší druh *Strongylosoma* sp. (Paradoxosomatidae).

**Chelodesmidae.** Z čeledi Chelodesmidae byl cytogeneticky zkoumán pouze jediný druh *Sandalodesmus gasparae* ( $2n = 12$ ) (Fontanetti 1996b).

U tohoto druhu bylo velice těžké určit morfologii chromozomů. Nejspíše je 1. pár chromozomů submetacentrický, 2. a 4. pár metacentrický a páry 3., 5. a 6. akrocentrické. Předpokládá se, že 3. pár by mohl být pohlavními chromozomy díky tomu, že je oproti ostatním chromozomům heteromorfní. Ve skutečnosti se ale pohlavní chromozomy od ostatních chromozomů v karyotypu odlišit nepodařilo (Fontanetti 1996b).

Během metafáze I jsou chromozomy vysoce kondenzovány a často vypadají jako menší chromatinové shluky, které se dohromady spojují. Avšak v karyotypu byl pozorovaný jeden pár, který se od ostatních lišil obarveným širokým světlejším pruhem ve zbytku chromozomu. To by teoreticky mohl být chromozom nesoucí NOR, ani to však nebylo úplně potvrzeno (Fontanetti 1996b).

**Polydesmidae.** Z čeledi Polydesmidae byl karyotypován pouze jeden druh *Polydesmus complanatus* ( $2n = 8$ ) (Bessiére 1948, podle Achar 1987). Podrobnější informace o karyotypu nicméně nemáme v současné chvíli k dispozici.

**Paradoxosomatidae.** Z čeledi Paradoxosomatidae byly cytogeneticky prozkoumány 4 druhy s celkovým rozpětím  $2n = 12 - 24$  chromozomů. Nejnižší počet chromozomů vykazovaly dva druhy, a to *Anoplodesmus splendidus* a *Oxidus gracilis* a největší počet vykazoval druh *Strongylosoma* sp..

Určení morfologie chromozomů se podařilo zatím jen u druhů *Chondromorpha mammifera* a *Strongylosoma* sp., kdy u obou druhů jsou chromozomy jen akrocentrické (Chowdaiah 1966a, b).

Všech 14 akrocentrických chromozomů druhu *Ch. mammifera* má navíc podobnou malou velikost a nejmenší chromozomový pár představují pohlavní chromozomy X a Y. Chromozom Y je tak nejmenším chromozomem v karyotypu (Chowdaiah 1966a, b).

Také u všech zbývajících druhů *Ch. mammifera*, *O. gracilis* a *Strongylosoma* sp. byl identifikován systém chromozomového určení pohlaví typu XY (Chowdaiah 1966a, b, Achar 1984b). Zajímavostí je, že u druhů *Ch. mammifera* a *Strongylosoma* sp. byl pozorován velmi rozsáhlý výskyt endopolyploidie (Chowdaiah 1966a, b). To by teoreticky mohlo vést k vysokému počtu chromozomů u druhu *Strongylosoma* sp. ( $2n = 24$ ), který je u této čeledi o dost vyšší ve srovnání s ostatními druhy, jejichž počet chromozomů se pohybuje  $2n = 12$  a  $2n = 14$ .

**Xystodesmidae.** Z čeledi Xystodemidae byly karyotypovány 4 druhy s celkovým rozpětím chromozomů  $2n = 12 - 16$  (Tanabe 1992). Dohromady tři druhy (*Levizonus montanus*, *Parafontaria* sp. a *Parafontaria tonominea*) vykazovaly nejnižší počet chromozomů ( $2n = 12$ ), zatímco nejvyšší počet chromozomů v této čeledi vykazoval druh *Riukiaria semicircularis* ( $2n = 16$ ) (viz Tabulka 4).

Druhy *Levizonus montanus*, *Parafontaria* sp. a *Parafontaria tonominea* vykazovaly nejen stejný počet chromozomů, ale i podobné jejich relativní délky. Dalším společným znakem byl pár submetacentrických chromozomů, který byl výrazně delší než zbytek chromozomů v karyotypu. Již zmíněné podobnosti by mohly naznačovat poměrně stabilní karyotypy v rámci této čeledi, přesto že tito zástupci spadají do odlišných podčeledí Xystodesminae a Parafontariinae. Pohlavní chromozomy nebyly zatím v rámci této čeledi identifikovány (Tanabe 1992).

## 6.6 Chordeumatida

**Chordeumatidae.** Z čeledi Chordeumatidae byl karyotypově zkoumán pouze jeden druh *Melogona* sp. s celkovým počtem chromozomů  $2n = 24$  (Chowdaiah a Kanaka (Unpubl.), podle Chowdaiah a Kanaka 1979). Podrobnější informace o karyotypu nicméně nemáme v současné chvíli k dispozici.

## 6.7 Julida

Karyotyp je v současné době znám pouze u čtyř zástupců čeledi Julidae. Rozpětí chromozomů se u této čeledi pohybuje  $2n = 22 - 24/25$ , avšak u dvou druhů *Pachyiulus varius* a *Schizophyllum albolineatum* je počet chromozomů pouze odhadovaný (viz Tabulka 4). Podrobnější informace o karyotypu máme navíc pouze u druhu *Ommatoiulus oxypygus* (Vitturi et al. 1997).

Počet chromozomů u tohoto druhu byl stanoven na  $2n = 22$ . Stanovit polohu centromery a tím i morfologii chromozomů bylo nicméně obtížné. Nejspíše se jednalo o 10 homologních párů autozomů, které byly metacentrické nebo submetacentrické. Většina chromozomů byla velká, až na pár pohlavních chromozomů, které byly malé velikosti. Určení pohlaví u tohoto druhu bylo typu XX/XY. Chromozom X byl mírně větší a metacentrický nežli chromozom Y, který zároveň měl morfologii submetacentrickou (Vitturi et al. 1997). NORy byly lokalizovány terminálně na třech chromozomech a intersticiálně na jednom chromozomu. U tohoto druhu by se navíc mohlo jednat o polymorfismus NORů, protože pomocí použitého stříbření se NORy podařilo identifikovat u nepárových chromozomů. Dále se u tohoto druhu podařilo zjistit, že heterochromatin zabíral přibližně 67 % velikosti genomů jak u samců, tak u samic.



Zároveň se také heterochromatin akumuloval velmi asymetricky vůči centromere (Vitturi et al. 1997).

## 6.8 Spirobolida

Z řádu Spirobolida bylo zkoumáno 14 druhů z celkem tří čeledí – Rhinocricidae, Pachybolidae a Trigoniulidae. Celkové rozpětí chromozomů se pohybuje  $2n = 12 - 28$ , což spadá do jednoho z největších rozpětí mezi druhy jednoho řádu v třídě Diplopoda. Nejnižším počtem chromozomů jsou typické dva druhy, *Aulacobolus excellens* a *Xenobolus acuticonus*, které spadají do čeledi Pachybolidae. Nejvyšším počtem chromozomů naopak disponuje druh *Rhinocricus* sp. spadající do čeledi Rhinocricidae (Tabulka 4).

**Rhinocricidae.** Z čeledi Rhinocricidae byl pozorován karyotyp u druhů *Rhinocricus cachoeirensis*, *Rhinocricus padbergi* a *Rhinocricus* sp. s celkovým rozpětím chromozomů  $2n = 20 - 28$ , o druhu *R. cachoeirensis* však nejsou publikované další detailnější informace (Fontanetti 1998).

Druh *Rhinocricus* sp. vykazoval 14 bivalentů ( $2n = 28$ ), oproti tomu druh *R. padbergi* jen 10 ( $2n = 20$ ). U *Rhinocricus* sp. bylo možné identifikovat heteromorfní pohlavní chromozomový pár (chromozomy X a Y), který byl od ostatních rozpoznatelný hlavně jeho velikostí. Chromozom X byl u tohoto druhu výrazně větší než chromozom Y. U druhu *R. padbergi* se ale pohlavní chromozomy určit nepodařilo (Fontanetti 1998).

**Pachybolidae.** Z čeledi Pachybolidae jsou známy karyotypy 7 druhů dvou rodů, u kterých se počet chromozomů pohybuje od  $2n = 12$  po  $2n = 26$ . Počet  $2n = 12$  mají druhy *Aulacobolus excellens* a *Xenobolus acuticonus* a nejvyšší počet  $2n = 26$  byl popsán u všech zbývajících studovaných zástupců této čeledi – *Aulacobolus graveleyi*, *Aulacobolus levissimus*, *Aulacobolus* sp., *Aulacobolus variolosus* a *Xenobolus carnifex* (Tabulka 4). Detailnější informace o karyotypu se však podařilo shromáždit pouze u druhu *A. excellens* ( $2n = 12$ ) (Achar 1985). Tento druh má jako jeden ze dvou druhů nejnižší počet chromozomů z celé čeledi Pachybolidae a všechny jeho chromozomy jsou nejspíše submetacentrické. Pohlaví bylo identifikováno jako heterogametické pro samce (XY). Pohlavní chromozomy X a Y jsou od autozomů prakticky nerozeznatelné co se velikosti týče, jsou jen o malinko větší. I mezi chromozomy X a Y velikostní rozdíly nejsou úplně znatelné. U tohoto druhu je také zajímavý výskyt translokačního řetězce, který zahrnuje 6 chromozomových páru – 4 autozomy a 2 pohlavní chromozomy (XY) během metafáze prvního meiotického dělení. Podobný komplex nebyl zaznamenán u žádného dalšího zástupce třídy Diplopoda (Achar 1985). *A. excellens* je zajímavý také výskytem výrazné heteropyknózy, která se objevuje i u některých jiných druhů

v této třídě. Během prometafáze jsou bivalenty typické výskytem nezbarvujících se mezer nebo despiralizovaných zón. Podobné bivalenty jsou identifikovány i u druhů *A. levissimus* a *Aulacobolus* sp. (Achar 1985).

**Trigoniulidae.** V rámci čeledi Trigoniulidae jsou k dispozici pouze 4 karyotypované zástupci ( $2n = 12 - 26$ ) (Tabulka 4), avšak detailnější informace jsou publikované pouze o dvou – *Cingalobolus* sp. ( $2n = 18$ ) a *Trigoniulus* sp. ( $2n = 24$ ) (Achar 1984a). U druhu *Cingalobolus* sp. bylo v profázi prvního meiotického dělení identifikováno 9 bivalentů, z nichž největší bivalent představovaly pohlavní chromozomy X a Y. V diakinezi vykazuje pohlavní pár opoždění terminalizace chiazmat. V prvním meiotickém dělení byl naopak u druhu *Trigoniulus* sp. pozorován výskyt velmi kondenzovaných bivalentů. U obou druhů bylo charakterizováno určení pohlaví na XX/XY. Pohlavní chromozomy jsou nicméně jen málo diferencované a v karyotypu je složité pohlavní chromozomy odlišit od autozomů (Achar 1984a).

## 6.9 Spirostreptida

Z řádu Spirostreptida bylo analyzováno 33 druhů z celkem tří čeledí – Pseudonannolenidae, Spirostreptidae, Harpagophoridae. Rozpětí počtu chromozomů se pohybuje od  $2n = 10$  (*Plusioporus setiger* (Spirostreptidae)) po  $2n = 28$  (*Alienostreptus alienus*, *Ktenostreptus calcaratus* a *Thyropygus induratus* (Harpagophoridae)). S čeledí Polydesmida má tento řád největší rozpětí počtu chromozomů v rámci celé třídy Diplopoda (viz Tabulka 4).

**Pseudonannolenidae.** Z čeledi Pseudonannolenidae bylo zatím karyotypováno 7 druhů, přičemž všechny pocházely z rodu *Pseudonannolene*. Celkové rozpětí chromozomů u zástupců je  $2n = 12 - 20$ , z čehož nejnižší počet chromozomů vykazuje druh *P. ophiulus* a nejvyšší *P. tocaiensis*. *P. tricolor* jako jediný druh v této čeledi vykazuje  $2n = 14$  a zbylé 4 druhy disponují chromozomovým počtem  $2n = 16$  (Fontanetti 1996a, b, 1998, 2000, Da Silva et al. 2005).

Morfologie chromozomů byla určena prakticky u všech zástupců této čeledi. U *P. tocaiensis*, která má jako jediná nejvyšší počet chromozomů  $2n = 20$ , byla morfologie chromozomů ve starších publikacích nicméně nejistá. Předpokládalo se, že páry č. 1, 3, 5 a 8 jsou metacentrické nebo submetacentrické a páry č. 2, 4, 6, 7 a 9 jsou akrocentrické. U pohlavních chromozomů by měl být chromozom X metacentrický nebo submetacentrický a Y akrocentrický (Fontanetti 1996a). V novější analýze byla nicméně morfologie chromozomů uvedena poněkud odlišně. Da Silva et al. (2005) uvádějí u tohoto druhu 6 párů chromozomů akrocentrických (páry č. 3, 4, 6, 7, 8, 9) a čtyři submetacentrické (páry č. 1, 2, 5 a pohlavní

chromozomy XY) (Da Silva et al. 2005). Morfologie chromozomů u druhu *P. strinatii* ( $2n = 16$ ) se mezi jednotlivými populacemi liší. U tohoto druhu mohou být první dva páry autozomů metacentrické, tři páry submetacentrické (páry č. 3., 5., a 7.) a dva páry akrocentrické (páry č. 4. a 6.), přičemž pohlavní chromozom X je submetacentrický a Y akrocentrický (Campos a Fontanetti 2004). Avšak cytogenetická analýza odlišných tří populací (každé sledované na jiných stanovištích) uvádí mírně neshodné údaje: chromozomy 1. a 2. páru jsou metacentrické, 3., 7. pár a chromozom X jsou submetacentrické a 6. pár je akrocentrický. Morfologie 4., 5. páru a chromozomu Y se mezi populacemi lišily (Campos a Fontanetti 2013). *P. silvestris* ( $2n = 16$ ) má všechny chromozomy až na jeden akrocentrický. Tím jedním je 3. pár, který je metacentrický (Da Silva et al. 2005). U druhů *P. ophiuulus*, *P. halophila* a *P. mesai* nebyla morfologie zatím specifikována (Fontanetti 1998, 2000).

Pohlavní chromozomy byly pozorovány u všech druhů kromě *P. mesai* (Fontanetti 2000) a *P. silvestris* (Da Silva et al. 2005). U těchto dvou druhů nebyly zaznamenány žádné rozdíly, které by umožnily pohlavní chromozomy identifikovat. U zbylých druhů bylo chromozomové určení pohlaví XX/XY. Mezi pohlavními chromozomy nebyly rozdíly jen ve velikosti, ale i v jejich morfologii. U *P. tocaiensis* bylo ve starších publikacích uvedeno, že chromozom X je metacentrický nebo submetacentrický a Y je akrocentrický (Fontanetti 1996a), avšak v recentnějších zdrojích je uvedeno, že oba pohlavní chromozomy jsou submetacentrické (Da Silva et al. 2005). Podobné rozpory panovaly i u druhu *P. strinatii*, u kterého jsou chromozomy X submetacentrické a chromozomy Y akrocentrické (Campos a Fontanetti 2004). Avšak stejní autoři v novější práci uvádí, že chromozom X je akrocentrický a chromozom Y se liší podle toho, v jaké ze tří populací se pohlavní chromozom vyskytoval (některé byly akrocentrické, některé submetacentrické) (Campos a Fontanetti 2013). U druhů *P. ophiuulus* a *P. halophila* byly značné rozdíly mezi pohlavními chromozomy, kdy u *P. ophiuulus* byl chromozom X větší než chromozom Y a zároveň tento pohlavní bivalent byl největší v celém karyotypu. U *P. halophila* byl též znatelný rozdíl ve velikostech chromozomů X a Y, kdy chromozom X byl opět ten větší z páru (Fontanetti 1998).

Výskyt NORů byl identifikován u druhu *P. strinatii*, u kterého se vyskytovaly v subterminální poloze 4. páru. V některých buňkách se zdá, že jsou NORy na prvním chromozomu z páru duplikované (Campos a Fontanetti 2004). Heteropyknotické bloky byly identifikovány u zástupce *P. halophila* (Fontanetti 1998). Jejich výskyt se zdá být pro třídu Diplopoda poměrně častý.

**Spirostreptidae.** Čeleď Spirostreptidae vyniká poměrně velkou druhovou karyotypovou variabilitou. Rozpětí chromozomů se totiž pohybuje  $2n = 10 - 26$ , s tím, že nejnižší počet

chromozomů vykazuje *Plusioporus setiger* a nejvyšší *Spirostreptus* sp. (Achar a Chowdaiah 1979, Fontanetti 1998).

Morfologie chromozomů byla u některých druhů těžko pozorovatelná. Například u druhů *Gymnostreptus acuticollis* (Fontanetti 1991), *Plusioporus setiger* (Fontanetti 1998) nebo *Spirostreptus* sp. (Achar a Chowdaiah 1979) nebyla bližší morfologie chromozomů a pozice centromery určena vůbec. U druhu *Gymnostreptus olivaceus* bylo složité tvar chromozomů určit jistě, avšak pravděpodobně je 1. pár chromozomů submetacentrický, 3., 4., 5. pár metacentrický. U zbývajících chromozomů se morfologii určit nepodařilo (Fontanetti 1991). Naopak u druhu *Spirostreptus asthenes* byly všechny autozomy metacentrické a submetacentrický byl pouze pohlavní bivalent.

Pohlavní chromozomy se, stejně tak jako morfologii, nepodařilo identifikovat u všech zástupců čeledi. Tak tomu bylo například u *G. acuticollis* a *P. setiger*. Naopak u ostatních druhů bylo určení pohlaví vždy samčí heterogametické XY. Druh *G. olivaceus* vykazoval pouze malý rozdíl v délce mezi chromozomy X a Y, chromozom X byl jen o něco málo delší, tudíž bylo poměrně složité ho v karyotypu identifikovat (Fontanetti 1991). Pohlavní bivalent druhu *Spirostreptus asthenes* je, jak již bylo zmíněno, submetacentrický a největší v celém karyotypu. Zároveň se od sebe chromozomy X a Y liší jen málo, X je jen o trochu větší než Y. Zajímavostí je, že u tohoto druhu chromozom Y obsahuje více konstitutivního heterochromatinu ve srovnání s chromozomem X (Achar 1983).

**Harpagophoridae.** Z čeledi Harpagophoridae bylo dohromady cytogeneticky zkoumáno 20 druhů, což tuto čeleď řadí jako nejprozkoumanější z celého podkmene Myriapoda. Rozpětí chromozomů se pohybuje  $2n = 12 - 28$ , při čemž nejméně chromozomů vykazují druhy *Carlogonus acifer*, *Carlogonus palmatus*, *Carlogonus robustior*, *Gonoplectus* sp., *Harpurostreptus attemsi* a *Harpurostreptus* sp.. Naopak nejvíce chromozomů náleží druhům *Alienostreptus alienus*, *Ktenostreptus calcaratus* a *Thyropygus induratus*. Vzhledem k rozpětí počtu chromozomů a typu pohlavního určení se dá tato čeleď charakterizovat jako variabilní. Zmínky o některých druzích pocházejí z nepublikovaných verzí (Chowdaiah a Kanaka 1979) a nezveřejněné literatury, tudíž jejich bližší morfologii není možné určit (Chowdaiah 1966b, Chowdaiah a Kanaka 1979, Achar 1984a).

U většiny ze zkoumaných druhů se podařila určit poloha centromery. Výjimkami jsou *Gonoplectus malayus*, *Phyllogonostreptus nigrolabiatu*s, *Harpurostreptus* sp., *Carlogonus robustior*, *Phyllogonostreptus descriptus* a druhy pocházející z nepublikovaných a nezveřejněných článků. Zároveň se o druh *Alienostreptus alienus* zajímalo více autorů a jeho morfologie se mezi jednotlivými publikacemi lišila. Chowdaiah a Kanaka (1979) uvádí, že se

v karyotypu *A. alienus* ( $2n = 28$ ) vyskytují 3 metacentrické a 11 submetacentrických chromozomů, při čemž metacentrické chromozomy zabírají okraje metafázních destiček. Naopak Achar (1984a) charakterizoval všechny bivalenty tohoto druhu jako akrocentrické. U druhu *Thyropygus* sp. byla sice morfologie chromozomů stanovena vždy jako akrocentrická (Chowdaiah 1966, Achar 1984), avšak autoři se lišily v určení počtu chromozomů u tohoto druhu. Chowdaiah (1966) určil počet chromozomů  $2n = 24$ , avšak Achar (1984) na  $2n = 26$ . Druhy *Ktenostreptus* sp. (Chowdaiah 1966b), 3 druhy rodu *Phyllogonostreptus* a *Thyropygus induratus* (Chowdaiah a Kanaka 1979) mají všechny chromozomy akrocentrické. Druh *Carogonus acifer* ( $2n = 12$ ) má naproti tomu všechny chromozomy kromě 5tého páru (který je metacentrický) submetacentrické (Achar a Chowdaiah 1980). Podobný karyotyp má druh *Harpurostreptus attemsi* ( $2n = 12$ ), který má také jeden pár (není uvedeno jaký) metacentrický a 5 párů submetacentrických chromozomů (Chowdaiah a Kanaka 1979). U dalších druhů se morfologie chromozomů v karyotypu od sebe značně liší. *Carlogonus palmatus* vykazuje submetacentrické všechny bivalenty (Achar 1984a) a *Gonoplectus sulcatus* má 3 bivalenty submetacentrické a 9 bivalentů akrocentrických (Chowdaiah a Kanaka 1979). Z výše uvedeného výčtu vyplývá, že dvouramenné chromozomy převládají u druhů s nižším  $2n$  a naproti tomu jednoramenné chromozomy tvoří karyotypy druhů s vyšším počtem chromozomů. Hlavním mechanismem diference karyotypů by tak v rámci této čeledi mohly být Robertsonovské translokace.

U většiny sledovaných druhů čeledi Harpagophoridae bylo určení pohlavních chromozomů XY, kromě dvou druhů, a to *G. malayus* a *P. nigrolabiatus*. Druhu *G. malayus* ( $2n = 15$ ) má chromozomové určení pohlaví typu X0, což u této čeledi není běžné. Zároveň je pohlavní chromozom velmi těžko rozpoznatelný od autozomů. U *P. nigrolabiatus* byly pohlavní chromozomy určeny jako dokonce  $X_1X_20$  (Sharma a Handa 1974), avšak další dva autoři pohlavní chromozomy určily jinak. V nepublikované verzi se určil počet chromozomů u tohoto druhu na  $2n = 24$  s typem pohlavních chromozomů XY (Achar (1980) (Unpubl.), podle Achar 1987), avšak v jiné studii byly charakterizované pohlavní chromozomy jako X0 a jejich počet se stanovil na  $2n = 25$  (Natarajan 1959, podle Chowdaiah a Kanaka 1979). Tyto dvě publikace však nejsou dohledatelné, tudíž bližší srovnání není možné. Chowdaiah a Kanaka (1979) stanovili u tohoto druhu počet chromozomů na  $2n = 24$  a pohlavní chromozomy jako XY. Z výše uvedených rozporuplných údajů je zjevné, že by tento druh potřeboval bližší přezkoumání. Nedá se totiž vyloučit, že se v některých starších publikacích jedná o chybnou interpretaci a ani fakt, že by tento druh mohl vykazovat vnitrodruhovou variabilitu nebo že se ve skutečnosti jedná o kryptické druhy s odlišnými karyotypy.

U druhů se systémem XY se mezi druhy pohlavní chromozomy mohou lišit svou velikostí. Pohlavní pár, jakožto největší bivalent v karyotypu, mají druhy *C. palmatus* (Achar a Chowdaiah 1979, Achar 1984a), *A. alienus* (Chowdaiah a Kanaka 1979, Achar 1984a) a *H. attemsi* (Chowdaiah 1966). Všechny tyto druhy mají pohlavní chromozomy heteromorfní, kromě druhu *A. alienus*, který je má homomorfní. Pohlavní bivalenty malé velikosti mají druhy *Thyropygus* sp. (Chowdaiah 1966, Achar 1984a), *Ktenostreptus* sp., *Harpurostreptus* sp. (Chowdaiah 1966b), při čemž jsou pohlavní chromozomy XY vždy heteromorfní a chromozom Y je nejmenší z celého karyotypu.

Typickým znakem nejen u této čeledi je výskyt heteropyknózy (obdobně je tomu tak i u jiných čeledí třídy Diplopoda). U pohlavních chromozomů dochází k opožděním vůči atozomům během prvního meiotického dělení, avšak v druhém meiotickém dělení chromozomy vykazují normální stav (Chowdaiah a Kanaka 1979).

## 7 Závěr

V současnosti máme k dispozici informace o počtu chromozomů celkem u 130 druhů stonožkvců. Tento počet neodpovídá ani jednomu procentu z celkového počtu druhů, které byly doposud identifikovány. Avšak i přes tento nízký počet dostupných údajů je zřetelné, že jsou rozdíly v karyotypu jednotlivých tříd markantní.

V rámci třídy Pauropoda jsou informace o karyotypu k dispozici jen od čtyř druhů z jediné čeledi (Pauropodidae). Tyto druhy nicméně vykazovaly specifické mezidruhové rozdíly v počtu chromozomů, jejich morfologii a dokonce i v typu určení pohlaví. U drobnušek byly identifikovány pohlavní chromozomy typu X0 (*P. furcifer* a *P. huxleyi*) a XY (*A. danicus*). Nicméně u druhu *A. brevisetus* nebyl rozpoznán žádný pohlavní pár chromozomů.

Cytogenetika třídy Symphyla je založena na jediné studii (Fischer 1987), která analyzovala devět druhů na území Rakouska. Typickým znakem pro zástupce této skupiny je výskyt výrazně delšího chromozomového páru, který je vždy dvouramenný. Pohlavní chromozomy jsou u většiny druhů jen málo diferencované, avšak u druhů *Scutigereella palmonii* a *Scutigereella* sp. se podařilo identifikovat pohlavní chromozomy XY. Naproti tomu u druhu *Symphyllela isabellae* se vyskytuje pravděpodobně typ pohlaví XX/X0. Zajímavostí byl výskyt B-chromozomů a NORů u druhu *Scutigereella causeyae* a identifikace vnitrodruhové variability distribuce konstitutivního heterochromatinu pomocí C-pruhování u *Scutigereella* sp..

Nejvyšším rozpětím chromozomů v celém podkmenu Myriapoda disponuje zajisté třída Chilopoda, jejichž počet se pohybuje od  $2n = 14$  do  $2n = 54$ . Informace o chromozomech

zástupců této třídy pocházejí již z konce 19. století, avšak některé starší publikace mohou zahrnovat nepřesné výsledky. U většiny druhů této třídy nebyl jasný výskyt pohlavních chromozomů a pokud ano, tak se jednalo o typ pohlaví XY. Systém X0 byl identifikován u dvou zástupců – *Eupolybothrus grossipes* (Henicopidae) a *Scolopendra heros* (Scolopendridae). U většiny druhů chybí nejen informace o pohlavních chromozomech, ale v rámci stonožek nejsou často k dispozici ani informace o poloze centromery. Čeleď Lithobiidae disponuje nejen největším rozpětím chromozomů v rámci celého podkmene Myriapoda, ale také druhem s největším počtem chromozomů *Lithobius validus* ( $2n = 54$ ), u kterého byly jako u jednoho z mála identifikovány pohlavní chromozomy XY.

Naopak nejvíce analyzovanými druhy vynikala třída Diplopoda. Počet chromozomů byl mezi jednotlivými řády velmi variabilní, uniformita jednotlivých řádů je těžko pozorovatelná vzhledem k stále malému počtu prozkoumaných druhů. Polohu centromery, stejně tak jako u předešlých tří tříd, se podařilo identifikovat jen u pár druhů a u většiny ostatních zástupců zůstává neznámá. Chromozomové určení pohlaví se u většiny druhů vyskytovalo XX/XY, u některých druhů nebyly pohlavní chromozomy vůbec objeveny. U druhů *Gonoplectus malayus* a *Phyllogonostreptus labiatus* byl identifikován pouze jeden pohlavní chromozom, a tedy systém určení pohlaví X0. *Phyllogonostreptus labiatus* však ve zkoumání Sharma a Handa (1974) vykazoval typ určení pohlaví  $X_1X_20$ , které bylo objeveno jen u tohoto druhu z celého podkmene stonožkovců.

Cytogenetické analýzy podkmene Myriapoda, jak již bylo řečeno, zaznamenaly největší úspěch v druhé polovině 20. století a od té doby zkoumání karyotypu u jednotlivých druhů poměrně zaostává. Avšak cytogenetické studie by pomohly nejen zjistit variabilitu v rámci čeledí či řádů, ale zároveň by napomohly například odhalit fylogenezi sesterských linií, která je momentálně stále nejasná.

## 8 Reference

- Achar, K. P. (1983). The use of G-banding technique in the chromosome studies of a Millipede species - *Spirostreptus asthenes*. *Current science*, 52 (11): 540-543.
- Achar, K. P. (1984a). Analysis of male meiosis in five species of Indian Diplopoda (Myriapoda). *Caryologia*, 37 (4): 373-386.
- Achar, K. P. (1984b). Chromosome studies in Indian Diplopoda (Myriapoda) I: A note on the occurrence of polyploidy in *Polydesmus gracilis*. *Current Science*, 53 (14): 764-766.
- Achar, K. P. (1985). Chromosome studies in Indian Diplopoda (Myriapoda) II: A note on the occurrence of translocation in *Aulacobolus excellens*. *Current Science*, 54 (20): 1057-1060.
- Achar, K. P. (1986). Analysis of male meiosis in seven species of Indian pill-millipedes (Diplopoda: Myriapoda). *Caryologia*, 39: 89-101.
- Achar, K. P. (1987). Chromosomal evolution in Diplopoda (Myriapoda: Arthropoda). *Caryologia*, 40 (1-2): 145-155.
- Achar, K. P. a Chowdaiah, B. N. (1979). The use of air drying in the study of diplopod chromosomes. In: Camatini, M. (ed.): *Myriapod Biology*. Academic Press, London: 21-23.
- Achar, K. P. a Chowdaiah, B. N. (1980). The Use of C-Banding technique in the chromosome studies of a millipede species *Carlogonus acifer*. *Caryologia*, 33 (2): 185-191.
- Ambarish, CH. N. a Sridhar, K. R. (2014). Cytological and karyological observations on two endemic giant pill-millipedes *Arthrosphaera* (Pocock 1895) (Diplopoda: Sphaerotheriida) of the Western Ghats of India. *Cytologia*, 67 (1): 49-56.
- Ambarish, CH. N., Kadamannaya, B. S. a Sridhar, K. R. (2013). Chromosome studies on two endemic pill-millipedes of the genus *Arthrosphaera* (Diplopoda: Sphaerotheriida) from the Western Ghats of India. *Nucleus*, 56 (3): 205-210.
- Blackman, M. W. (1903). The spermatogenesis of the Myriapods.-II. On the chromatin in the spermatocytes of *Scolopendra heros*. *Biological Bulletin*, 5 (4): 187-217.
- Blackman, M. W. (1907). The Spermatogenesis of the Myriapods. V. On the Spermatocytes of *Lithobius*. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*, 42 (19): 489-518.
- Campos, K. A. a Fontanetti, C. S. (2004). Chromosomal characterization of *Pseudonannolene strinatii* (Spirostreptida, Pseudonannolenidae). *Inheringia, Série Zoologia*, 94 (1): 53-56.
- Campos, K. A. a Fontanetti, C. S. (2013). Comparative cytogenetics in different populations of the cavernicolous diplopod *Pseudonannolene strinatii* (Diplopoda, Pseudonannolenidae). *Inheringia, Série Zoologia*, 103 (1): 42-46.
- Colmagro, R., Mineli, A., Paludetti, G. a Rasotto, M. B. (1986). Chromosome Studies in Centipedes (Chilopoda). *Caryologia*, 39 (3-4): 309-323.
- Da Silva, S. T., Prado, R. G. a Fontanetti, C. S. (2005). High content of constitutive heterochromatin in two species of *Pseudonannolene* (Diplopoda). *Caryologia*, 58 (1): 47-51.
- Domínguez, C. M. (2009). Phylogeny of the Symphyla (Myriapoda). Doctoral thesis, Freie University, Berlin.



- Edgecombe, G. D. a Giribet, G. (2002). Myriapoda phylogeny and the relationships of Chilopoda. In: Llorente Bousquets, J. E. & Morrone, J. J. (eds.): *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. Mexico D.F., Prensas de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México: 143-168.
- Edgecombe, G. D. a Giribet, G. (2007). Evolutionary Biology of Centipedes (Myriapoda: Chilopoda). *Annual Review of Entomology*, 52 (1): 151–170.
- Fernández, R., Edgecombe, G. D. a Giribet, G. (2016). Exploring phylogenetic relationships within Myriapoda and the effects of matrix composition and occupancy on phylogenomic reconstruction. *Systematic Biology*, 65 (5): 871-889.
- Fischer, A. (1987). Chromosome studies in nine species of Austrian Symphyla (Myriapoda, Tracheata, Arthropoda). *Genetica*, 75: 109–116.
- Fontanetti, C. S. (1991). Karyotypes of some Brazilian Diplopod. *Revista Brasileira de Genética*, 14 (3): 645-651.
- Fontanetti, C. S. (1996a). Description of a new species and the karyotype of the cavernicolous millipede *Pseudonannolene* Silvestri and the karyotype of *Pseudonannolene strinatti* Mauriès (Diplopoda, Pseudonannolenida, Pseudonannolenidae). *Revta bras, Zool.*, 13 (2): 419-426.
- Fontanetti, C. S. (1996b). Karyotype of a termitophilic species of Diplopoda (Polydesmida, Chelodesmidae). *Brazilian Journal of Genetic*, 19 (4): 593-595.
- Fontanetti, C. S. (1998). Chromosome number of some Brazilian species of Diplopods (Diplopoda, Arthropoda). *Cytologia*, 63 (2): 149-154.
- Fontanetti, C. S. (2000). Description and chromosome number of a species of *Pseudonannolene* Silvestri (Arthropoda, Diplopoda, Pseudonannolenidae). *Revta bras, Zool.*, 17 (1): 187-191.
- Fontanetti, C. S., Campos, K. A., Prado, R. A. a Souza, T. S. (2002). Cytogenetic studies in Diplopoda. *Cytologia*, 67: 253-260.
- Fratello, B. a Sabatini, M. A. (1990). Chromosomes of Pauropoda. In: Minelli, A. (ed.): *Proceedings of the 7th International Congress of Myriapodology*. E.J. Brill, Leiden, Netherlands: 109-114.
- Geoffroy, J. J. (2015). Chapter 26 – Subphyllum Myriapoda, Class Diplopoda. In: Thorp, J. a Rogers, D. C. (eds.): *Freshwater Invertebrates. Vol. I. Ecology and General Biology*. Elsevier, Academic Press, Amsterdam & London: 661–669.
- Godoy, J. A. P., Pierozzi, P. H. B. a Fontanetti, C. S. (2008). Cytogenetics of four species of Spirostreptidae (Diplopoda, Spirostreptida). *Micron*, 39: 1371-1380.
- Green, J. E., Dalíková, M., Sahara, K., Marec, F. a Akam, M. (2016). XX/XY System of sex determination in the Geophilomorph centipede *Strigamia Maritima*. *Plos One*, 11 (2): 1-14.
- Chowdaiah, B. N. (1966a). Cytological investigations on some Indian Diplopoda (Myriapoda). *Nature*, 210: 847.
- Chowdaiah, B. N. (1966b). Cytological studies of some Indian Diplopoda (Myriapoda). *Cytologia*, 31: 294-301.
- Chowdaiah, B. N. (1966c). Chromosome studies in two species of pill-millipedes. (Diplopoda-Myriapoda). *Caryologia*, 19 (2): 135-141.

- Chowdaiah, B. N., Kanaka, R. (1974). Cytological studies in six species of pill-millipedes (Diplopoda-Myriapoda). *Cytologia*, 27 (1): 55-64.
- Chowdaiah, B.N. a Kanaka, R. (1979). Chromosome cytology of seven species of Indian Diplopoda (Myriapoda). In: Camatini, M. (ed.): *Myriapod Biology*. Academic Press, London: 9-20.
- Kadamannaya, B. S., Sreepada, K. S. a Sridhar, K. R. (2010). Chromosomal features of the endemic pill millipedes (*Arthrosphaera*: Sphaerotheriidae, Diplopoda) from Western Ghats, India. *Cytologia*, 75 (4): 467-475.
- Makino, S. a Niiyama, H. (1942). The chromosomes of *Scolopendra Damnosa* L. Koch. (Chilopoda). *The Japanese Journal of Genetics*, 18 (1): 34-40.
- Medes, G. (1905). The spermatogenesis of *Scutigera forceps*. *The Biological Bulletin*, 9 (3): 156-186.
- Ogawa, K. (1953). Chromosom studies in the Myriapoda V. A chromosomal survey in some Chilopods with cyto-taxonomic consideration. *Japanese Journal of Genetics*, 28 (1): 12-18.
- Ogawa, K. (1954). Chromosome Studies in the Myriapoda VII. A chain-association of the multiple sex-chromosomes found in *Otocryptops sexpinosis* (Say). *Cytologia*, 19: 265-272.
- Puttanna, C. R. (1959). Cytological studies of Indian Chilopods: I. The chromosomes of some species of Scolopendridae (Myriapoda: Chilopoda). *Chromosoma*, 10 (1-6): 179-183.
- Rehm, P., Meusemann, K., Borner, J., Misof, B. a Burmester, T. (2014). Phylogenetic position of Myriapoda revealed by 454 transcriptome sequencing. *Molecular Phylogenetic and Evolution*, 77: 25-33.
- Sharma, G. P., Handa, S. M. (1974). Comparative caryological studies on *Gonoplectus malayus* and *Phyllogonostreptus nigrolabiatus* (Diplopoda: Myriapoda). *Cytologia*, 39 (4): 673-680.
- Shear, W. A. a Edgecombe, G. D. (2010). The geological record and phylogeny of the Myriapoda. *Arthropod Structure & Development*, 39: 174-190.
- Scheller, U. (1979). PAUROPODA. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 111 (108): 294.
- Scheller, U. (2008). A reclassification of the Pauropoda (Myriapoda). *Internation Journal of Myriapodology*, 1: 1-38.
- Sierwald P., Bond J. E. (2007): Current status of the myriapod class Diplopoda (millipedes): taxonomic diversity and phylogeny. *Annual Review in Entomology*, 52: 401-420.
- Sierwald, P., Spelda, J. (2020). MilliBase. Accessed at <http://www.millibase.org> on 2020-06-05. doi:10.14284/370.
- Sokoloff, J. (1914). Uber die spermatogenese bei *Polyxenus* sp. *Zoo. Anz.*, 44: 558-566.
- Tanabe, T. (1992). Karyotypes of four Xystodesmid millipeds from Japan. *Acta arachnol.*, 41 (1): 87-90.
- Undheim, E. A. B., Jones, A., Clauser, K. R., Holland, J. W., Pineda, S. S., King, G. F. a Fry, B. G. (2014). Clawing through Evolution: Toxin Diversification and Convergence in the Ancient Lineage Chilopoda (Centipedes). *Molecular Biology and Evolution*, 31(8): 2124-2148.

- Vítková, M., Král, J., Traut, W., Zrzavý, J. a Marec, F. (2005). The evolutionary origin of insect telomeric repeats, (TTAGG)<sub>n</sub>. *Chromosome Research*, 13 (2): 145-156.
- Vitturi, R., Colomba, M. S., Caputo, V., Sparacio, I. & Barbieri, R. (1997) High heterochromatin content in somatic chromosomes of two unrelated species of Diplopoda (Myriapoda). *Chromosome research*, 5: 407-412.
- Warchalowska-Sliwa, E., Maryanska-Nadachowska, A a Kania, G. (2004). Cytogenetic Studies of *Glomeris* (Diplopoda: Glomeridae). *Folia Biologica*, 52 (1-2): 67-71.
- Woznicki, P., Wytwer, J. a Kulesza, M. (2003). Chromosome study of *Lithobius forficatus* (Lithobiomorpha, Chilopoda). *Folia Biologica*, 51 (3-4):147-150.