

Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Alexandr Tymich

Evoluční dynamika rDNA klastrů u členovců s holocentrickými chromozomy

Evolutionary dynamics of rDNA clusters in arthropods with holocentric
chromosomes

Bakalářská práce

Školitel RNDr. František Štáhlavský, Ph.D.

Praha, 2020

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracoval sám s použitím uvedené literatury a na základě konzultací se svým školitelem. Tato práce ani žádná její část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze,

.....
Alexandr Tymich

Poděkování:

Rád bych moc poděkoval svému školiteli, RNDr. Františku Šťáhlavskému, Ph.D., za jeho vedení mé bakalářské práce, ochotu a přínosné rady. Dále chci poděkovat své rodině za jejich podporu.

Abstrakt

V současné době představují rDNA klastry zobrazené pomocí fluorescenční *in situ* hybridizace (FISH) jeden ze standardních cytogenetických markerů sloužící k identifikaci homologie chromozomů, což umožňuje stanovit mechanismy a případnou míru přestaveb během karyotypové evoluce studovaných skupin. Tato bakalářská práce předkládá souhrnný přehled variability rDNA klastrů u členovců s holocentrickými chromozomy. Většina doposud zkoumaných skupin (Odonata, Psocoptera, Hemiptera, Buthidae a rod *Rhipicephalus*) vykazuje poměrně konzervativní počet a pozici rDNA klastrů. Nicméně tento fakt může být způsoben omezeným počtem dostupných dat. Momentálně je nejlépe prozkoumaný řád Lepidoptera, u kterého byla zjištěna poměrně velká variabilita v počtu a pozici rDNA klastrů. Pravděpodobně je to důsledek chromozomové fúze/štěpení, chromozomových přestaveb nebo transpozice rDNA klastrů.

Klíčová slova:

rDNA klastry, holocentrické chromozomy, fluorescenční *in situ* hybridizace, členovci, evoluční dynamika, NOR

Abstract

Nowadays, rDNA clusters displayed by fluorescence *in situ* hybridization (FISH) are one of the standard cytogenetic markers used to identify chromosome homology, allowing the determination of mechanisms and possible rate of rearrangements during karyotypic evolution of the studied groups. This bachelor thesis presents a review of the variability of rDNA clusters in arthropods with holocentric chromosomes. Most of the groups studied so far (Odonata, Psocoptera, Hemiptera, Lepidoptera, Buthidae and the genus *Rhipicephalus*) show a conservative number and position of rDNA clusters. However, this fact may be due to the limited amount of data available. Nowadays, best studied is order Lepidoptera, in which a relatively large variability in the number and position of rDNA clusters has been found. This is probably due to chromosome fusion/cleavage, chromosome rearrangements, or transposition of rDNA clusters.

Key words:

rDNA clusters, holocentric chromosomes, fluorescence *in situ* hybridization, arthropods, evolutionary dynamics, NOR

Obsah

1. Úvod	1
2. Struktura a funkce rDNA klastrů	1
3. Holocentrické chromozomy	3
3.1. Úvod do holocentrických chromozomů	3
3.2. Holocentrické vs. monocentrické chromozomy	7
4. rDNA klastry u členovců s holocentrickými chromozomy.....	8
4.1. Odonata	8
4.2. Psocoptera	9
4.3. Hemiptera	9
4.4. Lepidoptera.....	11
4.5. Acari	15
4.6. Scorpiones: Buthidae.....	15
5. Závěr	16
6. Použitá literatura.....	17
7. Přílohy.....	27

1. Úvod

Holocentrické chromozomy představují jeden z typů organizace chromozomů, který se pravděpodobně vyvinul mnohokrát nezávisle u různých linií živočichů a rostlin (Melters et al., 2012). Tento typ chromozomů patrně poskytuje vyšší toleranci vůči působení různých klastogenů a chromozomálním rozpadům. Z tohoto důvodu by se dala u skupin s holocentrickými chromozomy předpokládat vyšší karyotypová variabilita. Nicméně se ukazuje, že řada linií s holocentrickými chromozomy má naopak poměrně uniformní karyotypy. To může být ale způsobeno pouze morfologickou podobností holocentrických chromozomů. Proto je důležité používat při studiu karyotypů různé pruhovací metody (např. G-pruhování, C-pruhování) nebo lokalizovat konkrétní geny k identifikaci homologie chromozomů a případně k odhalení možných chromozomálních přestaveb v průběhu karyotypové evoluce. Běžně je takto používána například lokalizace rDNA klastrů.

Dříve se k lokalizaci rDNA klastrů používala metoda stříbření, ale jak se ukázalo, tato metoda může podhodnocovat jejich skutečný počet. Z tohoto důvodu se začala spíše využívat metoda FISH, která umožňuje přesnější lokalizaci rDNA klastrů.

Tato práce se snaží o základní charakteristiku rDNA klastrů a holocentrických chromozomů a o vytvoření přehledu variability počtu a pozice hlavního rDNA klastru (zahrnujícího geny pro 18S, 5.8S a 28S RNA) a možných evolučních změn těchto rDNA klastrů v rámci různých skupin členovců s holocentrickými chromozomy. To by v konečném důsledku mohlo lépe zhodnotit, zda jsou rDNA klastry vhodné pro rekonstrukci karyotypové evoluce jednotlivých skupin.

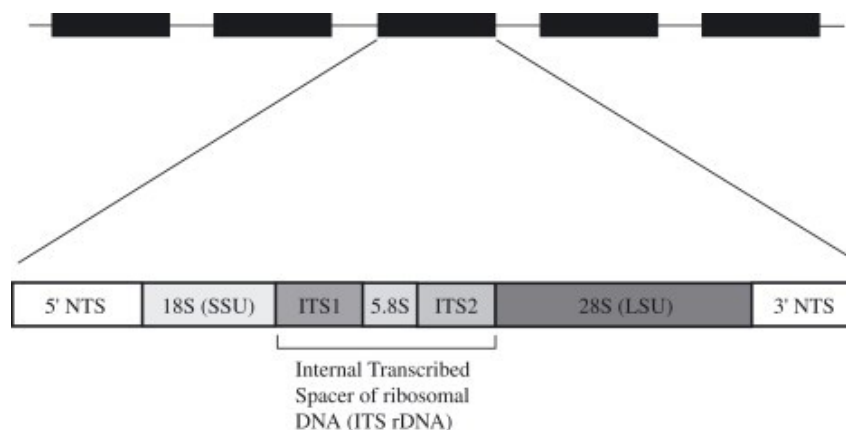
2. Struktura a funkce rDNA klastrů

Ribozomální RNA (rRNA) je RNA, která společně s ribozomálními proteiny tvoří vysoce konzervativní struktury, známé jako ribozomy, vyskytující se u všech prokaryotických i eukaryotických organismů. Jejich funkcí je syntéza proteinů. U všech organismů se skládají ze dvou podjednotek – tzv. SSU (small ribosomal subunit) a LSU (large ribosomal subunit). Na základě hodnot Svedbergovy jednotky S se rozlišuje několik typů rRNA a to: 4.5S, 5S, 5.8S, 12S, 16S, 18S, 23S, 25S a 28S.¹ V prokaryotických ribozomech nalezneme 5S a 23S v LSU a 16S v SSU. V eukaryotických ribozomech najdeme 5S, 5.8S a 25S/28S v LSU a 18S v SSU. Molekuly 12S rRNA nalezneme společně s 16S v mitochondriích říše Metazoa (Arif & Khan, 2009). Nakonec 4.5S rRNA najdeme v chloroplastech (Lafontaine & Tollervey, 2006).

¹ Svedbergova jednotka S udává čas sedimentace dané molekuly při její ultracentrifugaci → 1S = 10⁻¹³ sekundy (Melters et al., 2012)

Veškerá rRNA je kódována v tzv. ribozomální DNA (rDNA), tedy sekvence DNA kódující rRNA. U prokaryot jsou většinou všechny rRNA geny organizovány do společně transkribovaného operonu, který se v genomu může vyskytovat v jedné či více kopiích, například *Escherichia coli* má 7 kopií tohoto operonu (Maeda et al., 2015). U eukaryot je situace trochu jiná. Geny kódující 5.8S, 18S a 25S/28S se v genomu vyskytují v mnoha kopiích organizovaných do tandemových repetitivních tzv. rDNA klastrů (Obrázek 1). Gen kódující 5S rRNA může být přítomen v těchto tandemových repetitivních tak, jako je tomu u velké části Hemiascomycetes nebo jako u většiny ostatních eukaryot je uložen jinde v genomu (Richard et al., 2008). Mitochondriální rRNA 12S a 16S je kódována v genomu mitochondrií (Yang et al., 2014).

Jak již bylo zmíněno, tak velká část rRNA genů je u eukaryotických organismů uspořádána v podobě tandemových repetitivních do rDNA klastrů. Oblastem výskytu těchto klastrů se začalo říkat NORy (nucleolus organizer region), kolem nichž se formuje jádro (nucleolus) (McStay, 2016). Umístění a počet rDNA klastrů je druhově specifické čehož se často využívá při systematických a fylogenetických rekonstrukcích (Britton-Davidian et al., 2012; Sochorová et al., 2018). Nicméně počet kopií genů v rDNA klastru může být variabilní. Tandemové repetice většiny eukaryot se skládají z částí označovaných jako NTS, ETS, 18S, ITS1, 5.8S, ITS2 a 25S/28S (Obrázek 1). Části 18S, 5.8S a 25S/28S jsou geny kódující stejnojmenné typy rRNA (Sochorová et al., 2018). NTS (nontranscribed spacer) a ETS (external transcribed spacer) jsou oblasti, které zřejmě regulují transkripci těchto repetitivních (Botchan et al., 1977; Hoy, 2013; Kohorn & Rae, 1982; Murtif & Rae, 1985; Skryabin et al., 1984). U zbylých částí, ITS1 a ITS2 (internal transcribed spacer 1 a 2), bylo dříve předpokládáno, že nemají žádnou funkci. Ovšem výsledky některých studií naznačují, že oblast ITS1 by mohla hrát určitou roli při tvorbě ribozomu (Lalev & Nazar, 1998) a oblast ITS2 v dozrávání pre-rRNA (Coleman & Mai, 1997; Joseph et al., 1999).



Obrázek 1. Struktura rDNA klastru: NTS - nontranscribed spacer, ITS - internal transcribed spacer, SSU - small ribosomal unit, LSU - large ribosomal unit, 18S - gen pro 18s rRNA, 5,8S - gen pro 5,8 rRNA, 28S - gen pro 28S rRNA. Zdroj: (Nolan & Cribb, 2005).

V dřívějších dobách se k vizualizaci NORs využívala metoda stříbření. V dnešní době se však stále častěji využívá hlavně metoda fluorescenční *in situ* hybridizace (FISH).

Princip metody stříbření je velice jednoduchý. Jde vlastně o navázání iontů stříbra (Ag^+) na cílovou strukturu s následnou redukcí těchto iontů (příjem elektronu $\text{Ag}^+ \rightarrow \text{Ag}$). Redukce iontů slouží k vizualizaci dané struktury. Během stříbření nedochází k navázání stříbrných iontů přímo na rDNA, jak by se mohlo zdát, ale váží se na specifické proteiny asociované s oblastmi rDNA, tzv. Ag-NOR proteins. Patří mezi ně například podjednotky RNA polymerázy I, transkripční faktor UBF nebo protein B23 (Derenzini, 2000). Výhodou metody stříbření je její jednoduchost, rychlost a nevyžaduje žádné složité zařízení k dosažení podobného výsledku jako u metody FISH. Ovšem oproti FISH má jednu velkou nevýhodu – je schopná znázornit pouze ty NORy, které byly transkripčně aktivní v minulé interfázi (Miller et al., 1976), což může způsobit podhodnocení počtu NORů u zkoumaných organismů (např. Forman et al., 2013).

Princip metody FISH spočívá v navázání fluorescenčně značené sondy na specifickou sekvenci DNA. Sonda je uměle vytvořený úsek DNA s komplementární sekvencí k námi požadované sekvenci DNA, který je označen, což umožní lokalizaci dané sekvence DNA na chromozomu. Běžně se používají sondy s dvěma typy značení – tzv. přímé a nepřímé. U přímého značení jsou vloženy nukleotidy přímo označeny fluorescenčním barvivem. U nepřímého značení jsou do sondy vloženy nukleotidy obsahující haptenu², na který se následně vážou fluorescenčně značené protilátky. Výhodou sondy s přímým značením je možnost okamžitého pozorování výsledku (výstupního signálu) pod mikroskopem, kdežto výhodou nepřímého značené sondy je možnost zesílení výsledného signálu. Prvním krokem FISH metody je tedy denaturace sondy a cílové DNA. V následujícím kroku jsou sonda a cílová DNA smíchány a na základě komplementarity bází dochází k jejich hybridizaci. V případě použití nepřímého značené sondy je nutný další krok – detekovat haptenu pomocí značených protilátek (Speicher & Carter, 2005).

3. Holocentrické chromozomy

3.1. Úvod do holocentrických chromozomů

Všechny eukaryotické organismy mají svou DNA prostorově uloženou ve formě chromozomů. Jedná se o buněčnou strukturu zajišťující rozdělení genetické informace během buněčného dělení. Z chemického hlediska se chromozomy skládají z histonových proteinů a DNA. Histonové proteiny jsou alkalické proteiny, které fungují jako cívky, na které se namotává DNA. Z morfologického hlediska se

² Látka detekovatelná pomocí protilátek, například biotin, který se detekuje avidinem.
https://www.wikiskripta.eu/w/Hybridizace_in_situ

chromozomy sestávají z chromatid (identické chromatidy jednoho chromozomu se nazývají sesterské chromatidy) a centromery (místo styku sesterských chromatid) (Sumner, 2003).

Obecně se dají na základě lokalizace centromery rozlišit dva základní typy chromozomů: monocentrické a holocentrické, někdy též nazývané jako holokinetické (Král, 1993). Pro monocentrické chromozomy platí, že je centromera lokalizována v jedné oblasti chromozomu, této oblasti se také říká primární konstriktce. U holocentrických chromozomů je naopak centromera rozprostřena po celé délce chromozomu (Escudero et al., 2016; Nagaki et al., 2005). Na centromeru je připojen kinetochor, proteinový komplex, který zprostředkovává napojení dělicího vřeténka na chromozomy během buněčného dělení. Na rozdíl od různého rozložení kinetochoru je jeho struktura u holocentrických chromozomů velice podobná jako u monocentrických chromozomů (Heckmann & Houben, 2013; Maddox et al., 2004). U většiny organismů, ať už s holo či monocentrickými chromozomy, se kinetochor v elektronovém mikroskopu jeví jako třívrstevná struktura (Cheeseman & Desai, 2008; Sumner, 2003). Vnější vrstva je složena z KMN network komplexu (skládající se z KNL1, Mis12, Ndc80 komplexů) a její funkcí je napojení mikrotubulů na kinetochor. V době, kdy na kinetochor nejsou napojeny mikrotubuly, lze v elektronovém mikroskopu ještě pozorovat řadu vláken nazvanou „*fibrous corona*“, které vystupují z vnější vrstvy. Druhá vrstva, mezivrstva, je prozkoumána nejméně a moc se toho o ní neví. Vnitřní vrstva obsahuje CENP-A (centromere protein A) a CCAN proteiny (constitutive centromere-associated network). CENP-A zprostředkovává napojení kinetochoru na centromeru a CCAN komplex propojuje vnitřní vrstvu kinetochoru s vnější vrstvou (Cheeseman & Desai, 2008).

Kromě rozložení kinetochoru je mezi monocentrickými a holocentrickými chromozomy rozdíl i v průběhu meiózy, který je díky absenci centromery poněkud odlišný. U monocentrických chromozomů dochází během profáze I ke vzniku bivalentů, k rekombinacím a kinetochory sesterských chromatid jsou spojeny a natočeny stejným směrem. Na ty se v průběhu metafáze I napojí mikrotubuly dělicího vřeténka. Během anafáze I se naruší vazby mezi rameny sesterských chromatid, přičemž zůstávají dále spojeny v místě centromery, takže sesterské chromatidy zůstávají pohromadě, ale dojde k oddělení homologů. V průběhu meiózy II dojde k rozdělení sesterských kinetochorů, jejich přemístění na opačné strany a k rozpadu centromery. Na již rozdělené kinetochory se připojí aparát dělicího vřeténka a dojde k separaci sesterských chromatid.

Ovšem u holocentrických chromozomů, právě díky rozprostření kinetochoru po celé jejich délce, nedochází k prostorovému oddělení rekombinace a segregace. Tento problém může vést k nesprávné segregaci chromozomů během meiózy I (Melters et al., 2012; Mola & Papeschi, 2006). Mimo jiné je to pravděpodobně i důvod proč mají holocentrické chromozomy obvykle jedno až dvě chiasmata během meiózy, ne více (Nokkala et al., 2004). Tuto nevýhodu vyřešily organismy

s holocentrickými chromozomy několika způsoby: 1) omezením aktivity kinetochoru na malou oblast, 2) tzv. invertovanou meiózou (inverted meiosis) nebo 3) redukcí tvorby chiasmat či dokonce až achiasmatickou meiózou.

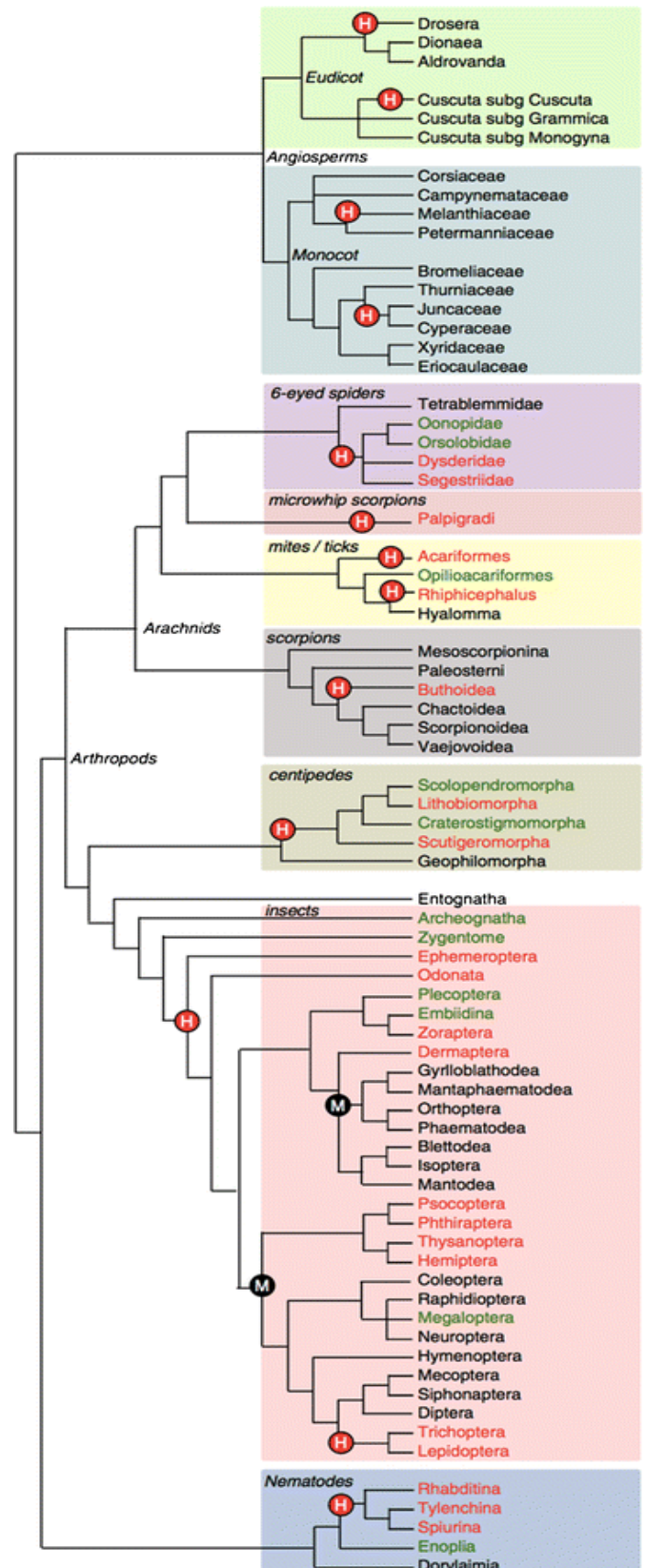
Princip omezení aktivity kinetochoru lze dobře vysvětlit na příkladu modelového organismu *Caenorhabditis elegans* (Nematoda). Před začátkem meiózy I vytvoří kinetochorové proteiny CENP-C, KNL-1, BUB-1, HIM-10, NDC-80, Nuf2 a MIS-12 miskovitou strukturu na obou koncích bivalentů, která připomíná trojvrstevný kinetochor monocentrických chromozomů (Melters et al., 2012; Monen et al., 2005). Na tuto strukturu se během meiózy I připojí mikrotubuly a dojde k segregaci homologů. To samé se děje u meiózy II – na začátku dojde k vytvoření miskovité struktury, na kterou se napojí mikrotubuly a dojde k segregaci, tentokrát však k segregaci sesterských chromatid (Melters et al., 2012; Monen et al., 2005). Podobný princip omezení kinetochorové aktivity nalezneme u zástupců řádu Hemiptera, například u *Oncopeltus fasciatus* (Comings & Okada, 1972).

Dalším mechanismem je invertovaná meióza. Při této meióze dochází během prvního meiotického dělení k segregaci sesterských chromatid a během druhého meiotického dělení následuje segregace homologů, což je opačný postup než během normální meiózy. Přesnější průběh invertované meiózy takto – na konci profáze I dojde k terminalizaci chiasmat, během metafáze I se chromozomy uspořádají v ekvatoriální rovině a v anafázi I jsou všechny chromatidy odděleny a dojde k segregaci sesterských chromatid. Homologní chromatidy jsou na začátku meiózy II opět spárovány, aby mohly být během anafáze II segregovány. Molekulární mechanismus invertované meiózy není ještě prostudován (Melters et al., 2012). Tento mechanismus nalezneme u některých pavoukovic (Arachnida), například u roztočů (Acariformes) nebo pavouků (Araneae, Dysderidae) (Benavente & Wettstein, 1980; Wrensch et al., 1994). Dále u některých zástupců hmyzu (Odonata), některých Hemiptera a u některých rostlin (Juncaceae a rod *Carex*) (Bongiorni et al., 2004; Davies, 1956; Král et al., 2006; L. M. Mola, 1995; Östergren, 1949; Viera et al., 2009).

Poslední způsob je redukce tvorby chiasmat nebo rovnou tzv. achiasmatická meióza. Princip tohoto mechanismu je celkem jasný – molekulárně omezit tvorbu chiasmat či rovnou zamezit jejich tvorbě, což ovšem znamená, že nedochází ke crossing-overu. Achiasmatická meióza byla potvrzena například u čeledi Buthidae (Scorpiones), čeledi Chthoniidae (Pseudoscorpiones) nebo u řádu Lepidoptera (Rego & Marec, 2003; Schneider et al., 2009; Shanahan & Hayman, 1990; Štáhlavský & Král, 2004).

Holocentrické chromozomy nalezneme u linií Plantae a Metazoa (Obrázek 2). Z říše Plantae byly holocentrické chromozomy prokázány u třídy Monocotyledons a Eudicotyledons. Většina druhů z třídy Monocotyledons patří do čeledi Cyperaceae a Juncaceae (Kuta et al., 2004; Luceno et al., 1998), zbytek pak do čeledi Melanthiaceae (Tanaka & Tanaka, 1977). Z třídy Eudicotyledons nalezneme holocentrické chromozomy u rodu *Drosera* a u rodu *Cuscuta* (Pazy & Plitmann, 1994). Dostupné výsledky napovídají, že holocentrické chromozomy vznikly v říši Plantae alespoň čtyřikrát (Melters et al., 2012).

V říši Metazoa byly holocentrické chromozomy objeveny u kmene Arthropoda a Nematoda. U kmene Nematoda byly holocentrické chromozomy prokázány u některých druhů z třídy Secernentea a Chromadorea (Márquez-Corro et al., 2018; Melters et al., 2012). Co se týče kmene Arthropoda byly holocentrické chromozomy prokázány u některých řádů třídy Insecta, konkrétně Lepidoptera, Hemiptera, Odonata, Ephemeroptera, Zoraptera, Dermaptera, Psocoptera, Phtiraptera, Thysanoptera a Trichoptera (Drinnenberg et al., 2014; Hughes-Schrader & Schrader, 1961; Melters et al., 2012; Murakami & Imai, 1974). Dále byly objeveny u třídy Chilopoda a v rámci třídy pavoukovi (Arachnida) u štírů čeledi Buthidae, u pavouků čeledí Dysderidae a Segestridae, u roztočů podřádu Acariformes a rodu *Rhipicephalus* (Parasitiformes) a u řádu štírenek (Palpigradi) (Hughes-Schrader & Schrader, 1961; Melters et al., 2012; Murakami & Imai, 1974; Ogawa, 1953; Oliver, 1977; Shanahan, 1989). Na základě dostupných dat se předpokládá, že holocentrické chromozomy vznikly v říši Metazoa minimálně devětkrát (Melters et al., 2012).



Obrázek 2. Výskyt holocentrických chromozomů. H - vznik holocentrických chromozomů, M - vznik monocentrických chromozomů, černé značení = přítomnost monocentrických chromozomů, červené značení = přítomnost holocentrických chromozomů, zelené značení = neexistence dat. Zdroj: (Melters et al., 2012).

3.2. Holocentrické vs. monocentrické chromozomy

Holocentrické chromozomy mají oproti monocentrickým jednu velkou výhodu, a to schopnost tolerovat fragmentaci chromozomů. Ta je způsobena rozložením kinetochoru po jejich celé délce – mikrotubuly se mohou napojit na jednotlivé fragmenty a může tak dojít k segregaci (Zedek & Bureš, 2018). Díky tomu jsou holocentrické organismy schopni odolávat nejrůznějším klastogenům³ jako je například radiace, UV záření nebo různé chemické látky (Hallman, 2000).

Přesný důvod, proč holocentrické chromozomy vznikly, nicméně není zcela známý. Není ani jasné, zda jsou holocentrické chromozomy původní a monocentrické z nich odvozené nebo jestli to ve skutečnosti nemůže být naopak. Převládající názor je ten, že holocentrické chromozomy jsou odvozené z monocentrických. Hlavním důvodem je fakt, že jsou holocentrické chromozomy zastoupeny u nižšího počtu eukaryotických linií (Dernburg, 2001). Tento názor podporují i některé hypotézy vzniku holocentrických chromozomů a fylogenetické modely, které ukazují, že změna monocentrických chromozomů na holocentrické je o několik řádů lehčí než opačný přechod (Escudero et al., 2016). Na druhou stranu existuje i opačný názor, že holocentrické chromozomy jsou původní a monocentrické jsou z nich odvozené. Tento názor je založený na hypotéze, že lokalizované centromery jsou více specializované struktury než difuzní centromery (Schrader, 1947; Sybenga, 1981). Momentálně tedy nejsme schopni říct, který názor je pravdivý, ovšem většina vědců a důkazů podporují myšlenku, že monocentrické chromozomy jsou původní a holocentrické z nich odvozené (Dernburg, 2001; Escudero et al., 2016; Melters et al., 2012).

Hypotéz, proč holocentrické chromozomy vznikly, bylo vytvořeno hned několik. Jednou z těchto hypotéz je, že v dřívějších dobách byla zeslabením magnetického pole Země zvýšená radiace (Hulot et al., 2010; Meert et al., 2016), což vedlo ke vzniku holocentrismu jako mechanismu obrany proti radiací způsobené fragmentaci chromozomů (Zedek & Bureš, 2018). Další hypotézou je, že holocentrismus hrál roli při terestrializaci (proces přechodu z vodního na suchozemské prostředí). Vodní sloupec totiž poskytuje velkou ochranu proti UV záření, se kterým se organismy při přechodu z vody na zem musely vypořádat (Zedek & Bureš, 2018). Tento názor by mohl podporovat i fakt, že holocentrické chromozomy se nacházejí u prvních čtyř linií (Myriapoda, Hexapoda, Arachnida a Nematoda) kolonizující suchozemské prostředí (terestrializace) (Rota-Stabelli et al., 2013). Existují však i hypotézy, které nesouvisejí s klastogeny a vysvětlují důvod vzniku holocentrických chromozomů jinak, například že holocentrické chromozomy vznikly jako obrana proti tzv. centromere drive (Bureš et al., 2013; Talbert et al., 2009). Centromere drive je jev vyskytující se u asymetrické ženské meiózy (během meiózy primárního oocyty vznikají tři nefunkční buňky tzv. polární tělíska a pouze jedno funkční

³ Klastogeny jsou faktory způsobující chromozomální zlomy.

vajíčko), kdy se centromera snaží přednostně dostat do funkčního vajíčka na úkor ostatních (Lampson & Black, 2017; Rosin & Mellone, 2017).

Za předpokladu, že jsou holocentrické chromozomy výhodnější, je otázkou, proč tedy u většiny eukaryotických linií nalézáme monocentrické, a ne holocentrické chromozomy. Nabízí se hned několik možných vysvětlení. První vysvětlení je, že díky toleranci fragmentace dochází k menšímu počtu mutací, což snižuje míru diverzifikace oproti liniím s monocentrickými chromozomy (Zedek & Bureš, 2018). Ovšem některé práce (Márquez-Corro et al., 2018) ukazují, že v míře diverzifikace mezi monocentrickými a holocentrickými liniemi nejsou žádné významné rozdíly. Dále tu máme vysvětlení, že holocentrické chromozomy umožňují více méně jen dva crossing-over, což podstatně snižuje adaptivní potenciál holocentrických organismů. Nabízí se i vysvětlení, že starší práce nedokázaly přesně určit, zda se jedná o holocentrické či monocentrické chromozomy. Tudíž by mohl být výskyt holocentrických chromozomů častější než se doposud předpokládalo (Zedek & Bureš, 2018). Vysvětlení předkládají i některé analýzy (Escudero et al., 2016) založené na modelech Mk2 a BiSSE, jejichž výsledky ukazují, že stát se holocentrickým je o několik řádů těžší než zůstat monocentrickým (Zedek & Bureš, 2018).

4. rDNA klastry u členovců s holocentrickými chromozomy

Napříč členovci (Arthropoda) byly holocentrické chromozomy objeveny u různých řádů hmyzu (Dermaptera, Ephemeroptera, Hemiptera, Lepidoptera, Odonata, Phthiraptera, Psocoptera, Thysanoptera, Trichoptera a Zoraptera), v rámci stonožkoců u třídy Chilopoda (Lithobiomorpha a Scutigermorpha) a různých skupin pavoukoců (Palpigradi, Acariformes a *Rhipicephalus* v rámci roztočů, čeled' Buthidae ze štírů, Dysderidae a Segestridae v rámci pavouků) (Márquez-Corro et al., 2018; Melters et al., 2012). Nicméně u většiny z těchto linií byly rDNA klastry zkoumané pouze pomocí stříbření, což, jak již bylo řečeno, sebou nese riziko podhodnocení počtu rDNA klastrů. Jen u několika linií byly rDNA klastry zkoumány pomocí metody FISH. Z tohoto důvodu jsou zde uvedeny jen ty linie, u nichž byla použita metoda FISH.

4.1. Odonata

Řád Odonata je jednou z nejstarších linií okřídleného hmyzu (Pterygota) (Rehn, 2003). Dnes zahrnuje 7000 – 7500 druhů rozdělených do tří podřádů: Anisoptera, Zygoptera a Anisozygoptera (Kuznetsova et al., 2017; Rehn, 2003). Ovšem z tohoto velkého počtu druhů byly rDNA klastry za použití metody FISH zkoumány pouze u osmi druhů ze dvou čeledí (Corduliidae a Libellulidae). Do těchto osmi druhů patří *Cordulia aenea*, *Epithea bimaculata* z čeledi Corduliidae a *Leucorrhinia rubicunda*, *Libellula depressa*, *Libellula quadrimaculata*, *Orthetrum cancellatum*, *Sympetrum danae*,

Sympetrum vulgatum z čeledi Libellulidae. Samci všech zmíněných druhů mají $2n = 25$ a u všech byl objeven jeden subterminální pár rDNA klastrů na homologních chromozomech (Kuznetsova et al., 2017). Vzhledem k výsledkům lze uniformní počet a pozici rDNA klastrů předpokládat i u dalších druhů z řádu Odonata. Nicméně pro potvrzení tohoto předpokladu je nutný výzkum dalších druhů. Momentálně tedy můžeme usuzovat stabilní evoluci rDNA klastrů u řádu Odonata.

4.2. Psocoptera

Do řádu Psocoptera dnes zahrnujeme 5941 druhů rozdělených do 41 čeledí a tří podřádů (Trogiomorpha, Troctomorpha a Psocomorpha) (Mockford, 2018). U Psocoptera byly rDNA klastry pomocí FISH analyzovány zatím jen u osmi druhů: *Valenzuela burmeisteri*, *Stenopsocus lachlani*, *Graphopsocus cruciatus*, *Peripsocus phaeopterus*, *Philotarsus picicornis*, *Amphigerontia bifasciata*, *Psococerastis gibbosa*, *Metylophorus nebulosus* (Golub et al., 2019). Všechny tyto druhy spadají celkem do pěti čeledí z podřádu Psocomorpha. U samce *Stenopsocus lachlani* byl stanoven počet chromozomů na $2n = 23$ a u samce *Metylophorus nebulosus* na $2n = 15$. Samci ostatních druhů mají $2n = 17$. Navzdory výše uvedeným rozdílům v počtu chromozomů má všech osm zkoumaných druhů vždy jen jeden subterminální pár rDNA klastrů na homologních chromozomech (Golub et al., 2019). Tyto výsledky naznačují, že rDNA klastry jsou u řádu Psocoptera stabilní a nevykazují žádné zásadní dynamické změny.

4.3. Hemiptera

Odhaduje se, že do řádu Hemiptera patří přibližně 55 000 druhů (Resh & Cardé, 2009), z nichž bylo dodnes cytogeneticky prozkoumáno jen malé množství. Nejvíce zkoumaných druhů patří do podřádu Heteroptera a Auchenorrhyncha. Proto se z důvodu největšího množství dat zaměřím na druhy spadající do těchto dvou podřádů.

Z podřádu Heteroptera to budou konkrétně druhy z čeledí Tingidae, Pentatomidae, Coreidae, Pyrrhocoridae, Largidae a z podčeledi Triatominae – konkrétní údaje jednotlivých druhů jsou uvedeny na konci práce formou přílohy v Tabulka 1.

Pro druhy čeledi Tingidae je typický uniformní počet chromozomů ($2n = 14$) a nízký počet rDNA klastrů (jeden až dva klastry). Nejčastěji se tyto rDNA klastry vyskytují v subterminální nebo intersticiální pozici na homologních autozomech (Golub et al., 2015, 2016) (Tabulka 1).

Všechny druhy čeledi Pentatomidea mají uniformní počet chromozomů ($2n = 14$) a většina z nich má jeden terminální pár rDNA klastrů na homologních autozomech (Bardella et al., 2013; Grozeva et al., 2011) (Tabulka 1). Výjimkou je například *Nezara viridula*, která má rDNA klastry

v subterminální pozici (Papeschi et al., 2003) nebo *Graphosoma lineatum* pouze s jedním rDNA klastrem umístěným na gonozomu (Grozeva et al., 2011).

Z čeledi Coreidae bylo studováno přibližně 16 druhů. Celá čeleď vykazuje variabilní počty chromozomů, ale uniformní počet rDNA klastrů. U všech zkoumaných druhů byl totiž popsán jeden pár terminálních klastrů na homologních autozomech (Bardella et al., 2013; Papeschi et al., 2003) (Tabulka 1).

U většiny druhů z čeledi Pyrrhocoridae byly popsány dva terminální klastry na homologních chromozomech (Bardella et al., 2013; Bressa et al., 2009) (Tabulka 1). Výjimku představují druhy *Pyrrhocoris apterus* s rDNA klastry v intersticiální pozici a *Dysdercus albofasciatus* s gonozomálním umístěním rDNA klastrů.

Z čeledi Largidae byly zkoumány 2 druhy: *Largus rufipennis* a *Largus fasciatus*. U *L. fasciatus* byl objeven jeden subterminální pár rDNA klastrů na homologních autozomech, kdežto u *L. rufipennis* byl popsán pouze jeden terminální rDNA klastř na jednom gonozomu (Salanitro et al., 2017).

Podčeleď Triatominae je ohledně rDNA klastrů jednou z nejvíce prozkoumanou skupinou z podřádu Heteroptera. Bylo popsáno více než 30 druhů z této podčeledi (Panzera et al., 2010; Panzera et al., 2012). Všechny studované druhy vykazují poměrně uniformní počet chromozomů ($2n = 21-24$). Dále byl u většiny druhů popsán jeden pár rDNA klastrů s terminální pozicí. Ovšem umístění klastrů na autozomech či gonozomech je mezi jednotlivými druhy poměrně různorodé (Panzera et al., 2010; Panzera et al., 2012) (Tabulka 1).

Výše uvedené charakteristiky naznačují, že podřád Heteroptera je na mezidruhové úrovni poměrně variabilní v počtu chromozomů. Nicméně co se týče počtu a pozice rDNA klastrů, je i tato skupina spíše uniformní. Pro většinu druhů je totiž typické jeden až dva rDNA klastry s terminální či subterminální pozicí. Zajímavostí nicméně je, že v rámci ploštic byly tyto klastry lokalizované nejen na autozomech, ale i na gonozomech (Panzera et al., 2010).

Druhým podřádem, kterým se zde budu zabývat, je Auchenorrhyncha. Přesněji to budou druhy z rodu *Alebra* (Cicadellidae), *Philaenus* (Aphrophoridae) a druhy z čeledi Issidae a Myerslopiidae (Tabulka 1).

Druhy z rodu *Alebra* (Cicadellidae) vykazují uniformitu nejen v počtu chromozomů, ale i v počtu, pozici a umístění rDNA klastrů (Tabulka 1). To lze pozorovat například u samce *Alebra viridis* ($2n = 23$), který má jeden subterminální rDNA klastř na obou homologních autozomech (Kuznetsova et al., 2015).

Z rodu *Philaenus* (Aphrophoridae) bylo zkoumáno osm druhů (Tabulka 1). Druhy *P. spumarius* a *P. tarifa* mají dva terminální páry rDNA klastrů na dvou autozomálních párech. *Philaenus italosignus* a *Philaenus maghresignus* jeden intersticiální rDNA klaster a jeden terminální klaster, každý na jednom gonozomu. Dále pak *P. tessellatus* a *P. signatus* mají jeden pár rDNA klastrů na homologních autozomech. Nakonec u *P. arslani* byl popsán jeden intersticiální pár na homologních autozomech a u *P. loukasi* jeden terminální pár rDNA klastrů na homologních autozomech a jeden terminální rDNA klaster na jednom gonozomu. Na základě těchto dat lze u rodu *Philaenus* nejčastěji nalézt dva rDNA klastry s terminální pozicí nacházející se na autozomech (Maryańska-Nadachowska et al., 2013).

U čeledi Issidae byly rDNA klastry pomocí metody FISH popsány u 11 druhů. Všechny zkoumané druhy mají jeden pár rDNA klastrů na homologních autozomech a u většiny z nich byl tento rDNA klaster nalezen v intersticiální pozici (Tabulka 1). Nicméně u *Issus lauri* a *Zopherisca tendinosa* se již zmíněný rDNA klaster nachází v pozici terminální. Tato změna naznačuje jistou míru dynamické evoluce rDNA klastrů (Maryańska-Nadachowska et al., 2016).

Z čeledi Myerslopiidae byly pomocí metody FISH popsány rDNA klastry pouze u jednoho druhu – *Mapucheia chilensis*. U tohoto druhu byl popsán jeden terminální pár rDNA klastrů na homologních autozomech (Golub et al., 2014).

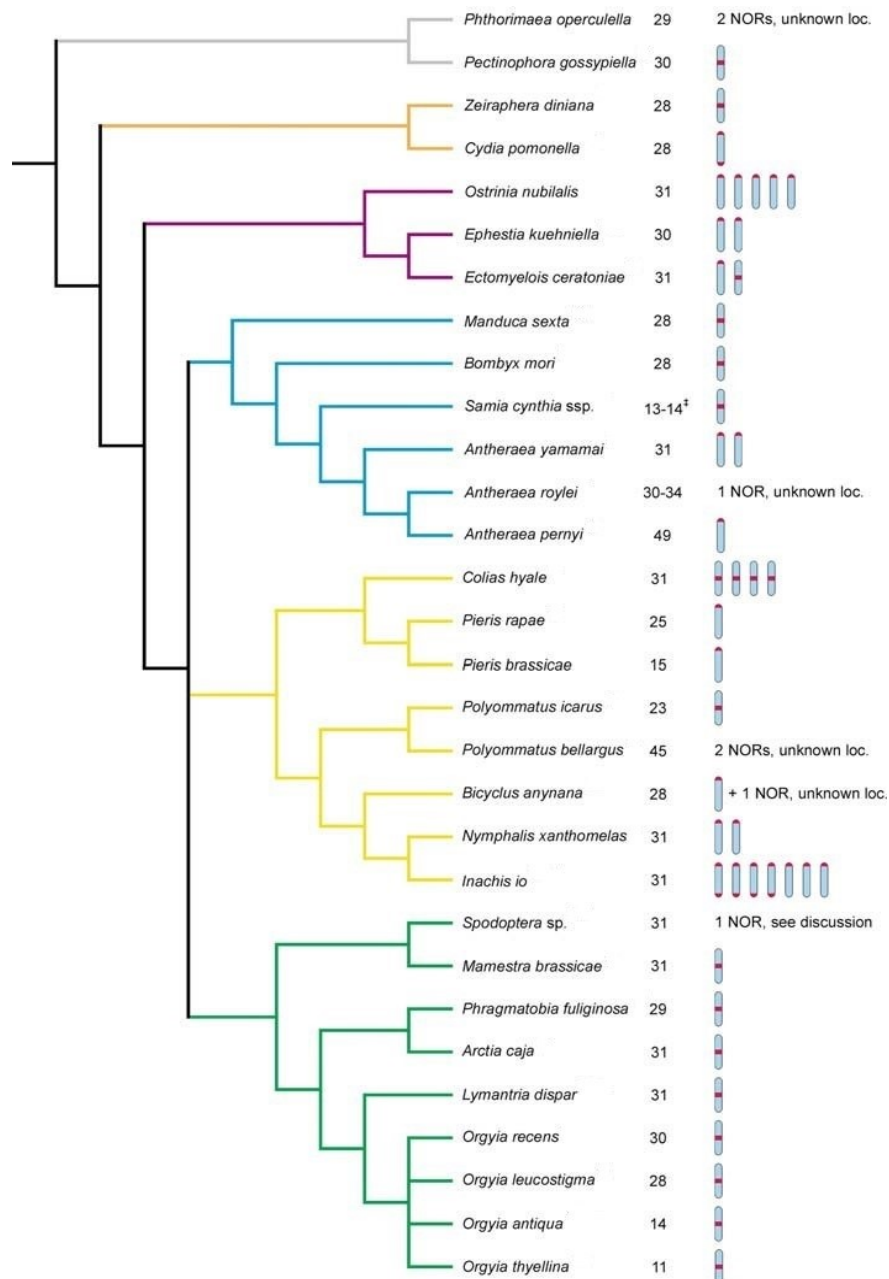
Napříč celým podřádem Auchenorrhyncha tedy pozorujeme malé rozmezí počtu rDNA klastrů. Dále pozorujeme, že v rámci celého podřádu Auchenorrhyncha je pozice a umístění rDNA klastrů celkem variabilní. Na druhou stranu, v rámci čeledi Issidae a v rámci rodu *Alebra*, je počet, pozice i umístění rDNA klastrů vysoce uniformní. Druhy rodu *Philaenus* jsou naopak v porovnání s ostatními druhy v pozici a umístění rDNA klastrů variabilní.

Dle dostupných dat lze usuzovat, že u řádu Hemiptera se vyskytuje stabilní počet rDNA klastrů s dosti variabilním umístěním (autozomy, gonozomy), což naznačuje, že se rDNA klastry chovají jako mobilní genetické elementy. Dále se ukazuje, že nejčastější pozicí rDNA klastrů je pozice terminální. Celkově lze tedy u řádu Hemiptera pozorovat spíše stabilní dynamiku rDNA klastrů.

4.4. Lepidoptera

Řád motýli (Lepidoptera) je jednou z nejlépe prozkoumaných skupin holocentrických organismů, co se týče počtu a umístění rDNA klastrů. Dnes je známo přibližně 160 000 druhů (Powell, 2009). Jejich chromozomy jsou malé, velmi často uniformní a mají poměrně variabilní počet ($n = 5-223$). Ovšem nejčastějším počtem chromozomů je $n = 29-31$ s tím, že původní počet chromozomů je pravděpodobně $n = 31$. (Ahola et al., 2014; Nguyen et al., 2010). Právě díky těmto vlastnostem (uniformita a nepřítomnost centromery) byla donedávna identifikace jednotlivých chromozomů

nemožná. I v dnešní době je více méně možné rozlišit jen ty chromozomy, které obsahují rDNA klastry. Tento problém se nevyskytuje pouze u Lepidoptera, nýbrž i u ostatních bezobratlých. Z tohoto důvodu se rDNA klastry využívají ke zkoumání karyotypové evoluce (Bombarová et al., 2007; Nguyen et al., 2010).



Obrázek 3. Umístění a počet NOR u řádu Lepidoptera, jejich fylogenetické vztahy a haploidní počet chromozomů. Modře Bombycoidea, fialově Pyraloidea, žlutě Papilionoidea zeleně Noctuoidea, šedě Gelechioidea a oranžově Tortricoidea. Převzato a upraveno (Nguyen et al., 2010).

Nejvíce výzkumů týkající se řádu Lepidoptera se zaměřují na čtyři velké nadčeledi: Bombycoidea, Papilionoidea, Pyraloidea a Noctuoidea (Obrázek 3). Z těchto nadčeledí bylo zkoumáno přibližně 36 druhů, u kterých byla zjištěna pozice a počet rDNA klastrů (Nguyen et al., 2010; Šichová et al., 2015, 2016).

Na základě dostupných dat lze u nadčeledi Noctuoidea (Krider & Shields, 1997; Nguyen et al., 2010; Traut & Clarke, 1997) stanovit, že počet a umístění rDNA klastrů je napříč celou čeledí uniformní, což se týká i počtu chromozomů. Jak je vidět (Obrázek 3), je pro ně typické jeden intersticiální klastr a počet chromozomů okolo $n = 31$. Veškeré tyto informace naznačují, že původní předek nadčeledi Noctuoidea měl právě $n = 31$ a jeden intersticiální rDNA klastr (Nguyen et al., 2010).

Podobné je to i u nadčeledi Bombycoidea, ovšem není to tak jednoznačné. Pro celou nadčeleď je obvyklé přítomnost jednoho rDNA klastru a u většiny z nich je na intersticiální pozici (Nguyen et al., 2010; Traut et al., 2007; Yoshido et al., 2005). Nicméně u rodu *Antheraea* došlo k přemístění rDNA klastru na terminální pozici a u druhu *Antheraea yamamai* ke zvýšení počtu rDNA klastrů na dva. Je zde také patrný poměrně proměnlivý počet chromozomů. Například druh *Antheraea pernyi* má $n = 49$ (Robinson, 1971; Nguyen et al., 2010).

Zajímavější výsledky nalezneme u nadčeledí Pyraloidea a Papilionoidea, u kterých pozorujeme dynamické změny v počtu a pozici rDNA klastrů, a to i přesto, že v Pyraloidea je počet chromozomů poměrně stabilní. To je krásně vidět při srovnání *Ostrinia nubilalis* a dalších dvou druhů, kdy má pět terminálních rDNA klastrů oproti dvěma klastrům vyskytujícími se u *Ephestia kuehniella* a *Ectomyelois ceratonia*. Nicméně i mezi těmito dvěma blízkými příbuznými druhy lze vidět rozdíl v umístění rDNA klastrů. Nejlépe lze však dynamickou evoluci rDNA klastrů pozorovat u nadčeledi Papilionoidea. Z této nadčeledi byly předmětem výzkumu druhy patřící do několika čeledí: Pieridae, Lycaenidae a Nymphalidae. Z čeledi Pieridae bylo zkoumáno přibližně šest druhů. Mezi ně patří například *Colias hyale*, *Pieris rapae* nebo *Leptidea juvernica* a *Leptidea reali* (Nguyen et al., 2010; Šíchová et al., 2015, 2016). U posledních dvou zmíněných druhů byl popsán jeden pár rDNA klastrů na homologních chromozomech v terminální pozici u *L. reali* a v intersticiální pozici u *L. juvernica* (Šíchová et al., 2015), ostatní druhy viz Obrázek 3. U podčeledi Pieridae lze tedy usuzovat, že většina druhů bude mít jeden rDNA klastr v terminální pozici (vztaženo na haploidní genom). Ovšem u druhu *C. hyale* byly popsány čtyři intersticiální rDNA klastry, což naznačuje jistou míru dynamické evoluce rDNA klastrů. Podčeleď Lycaenidae je zastoupena druhy *Polyommatus icarus* a *Polyommatus bellargus* (Nguyen et al., 2010). Výsledky této podčeledi naznačují přítomnost jednoho až dvou rDNA klastrů. Bohužel z důvodu nedostatečného množství dat nelze odhadnout typickou pozici rDNA klastrů (Obrázek 3). U čeledi Nymphalidae byly zkoumány tyto druhy: *Bicyclus anynana*, *Nymphalis xanthomelas* a *Inachis io*, z nichž každý má jiný počet rDNA klastrů (Obrázek 3) (Nguyen et al., 2010; Van't Hof et al., 2008; Yoshido et al., 2006). Na druhou stranu lze u nich nalézt uniformní pozici rDNA klastrů, a to terminální pozici. Lze tedy u této čeledi usuzovat dynamickou evoluci rDNA klastrů. Když srovnáme jednotlivé druhy uvnitř i mezi čeleděmi, zjistíme velkou míru diverzifikace počtu chromozomů, ale i počtu a umístění rDNA klastrů (Nguyen et al., 2010; Šíchová et al., 2015).

Kromě již zmíněných čtyř nadčeledí byla předmětem výzkumu i čeleď Totricidae. Z této čeledi se rDNA klastry pomocí metody FISH zkoumali u pěti druhů: *Cydia pomonella*, *Grapholita molesta*, *Grapholita funebrana*, *Lobesia botrana* a *Eupoecilia ambiguella* (Fuková et al., 2005; Šíchová et al., 2013). U *C. pomonella* byly v haploidním genomu popsány dva rDNA klastry, každý na jednom konci jednoho chromozomu (Fuková et al., 2005). Zbylé druhy mají jeden rDNA klastr (vztaženo na haploidní genom). *G. molesta* má tento klastr v terminální pozici, *G. Funebrana* v intersticiální pozici, *L. botrana* v subterminální a *E. ambiguella* v terminální pozici (Šíchová et al., 2013). Variabilní umístění rDNA klastrů těchto druhů naznačuje u čeledi Totricidae jistou míru dynamické evoluce rDNA klastrů.

Ve výsledku lze tedy stanovit, že u většiny čeledí řádu Lepidoptera dochází k dynamické evoluci rDNA klastrů (Nguyen et al., 2010; Šíchová et al., 2015). Ale jakým mechanismem dochází ke změně počtu a umístění rDNA klastrů? Hypotéza, že by se mohly rDNA klastry množit a přemísťovat byla poprvé popsána Schubertem (1984) u česneku. V následujících letech tuto hypotézu potvrdila řada prací (Cabrero & Camacho, 2008; Datson & Murray, 2006). Jedním z navržených mechanismů je prostá fúze dvou chromozomů s terminálními klastry za vzniku jednoho chromozomu s intersticiálním klastrem. Příklad, kdy k takové fúzi mohlo dojít, nalezneme u nadčeledi Bombycoidea, kde *Antheraea yamamai* s $n = 31$ má dva terminální rDNA klastry a druhy *Manduca sexta* a *Bombyx mori* s $n = 28$ chromozomy mají jeden intersticiální klastr. Další podobnou fúzi bychom mohli nalézt u druhu *Cydia pomonella* ($n = 28$), který má dva terminální rDNA klastry umístěné na jednom chromozomu (na obou koncích je jeden klastr). Takovýto chromozom mohl vzniknout fúzí dvou chromozomů, každý s jedním terminálním rDNA klastrem – došlo ke spojení konců neobsahující rDNA klastr (Fuková et al., 2005). Druhým navrženým mechanismem je přesný opak, tedy štěpení chromozomů. Chromozom s intersticiálním NOR se v tomto místě štěpí za vzniku dvou chromozomů s terminálními rDNA klastrem (Nguyen et al., 2010). Hall a Parker (1995) dokonce předpokládají, že samy rDNA klastry způsobují štěpení chromozomů. Ovšem co se týče Lepidoptera, bylo by možné tento mechanismus nalézt jedině u *Polyommatus bellargus*. Jeho nejbližší příbuzný *Polyommatus icarus* má totiž 23 chromozomů a jeden intersticiální klastr, zatímco *P. bellargus* má chromozomů $n = 45$ a dva rDNA klastry, což by se dalo vysvětlit právě štěpením chromozomů (Nguyen et al., 2010). Další možný mechanismus nesouvisí se změnou počtu chromozomů, nýbrž s chromozomovými přestavbami jako je translokace nebo inverze. Když se totiž podíváme na druhy *Colias hyale*, *Ostrinia nubilalis* nebo *Inachis io*, je jasné, že nemohlo dojít k žádné změně počtu chromozomů. Všechny zmíněné druhy mají totiž $n = 31$ chromozomů (obvyklý počet chromozomů), a přesto mají vyšší počet rDNA klastrů než ostatní druhy (Nguyen et al., 2010). Poslední hypotéza vysvětluje změnu počtu a místa rDNA klastrů ne jako strukturální přestavby chromozomů, nýbrž jako transpozici mobilních elementů (Datson & Murray, 2006; Dubcovsky &

Dvorak, 1995). Tento mechanismus by bylo možné nalézt u *I. io*, který má sice jedenáct klastrů, ale každý z těchto klastrů obsahuje jen malé množství rDNA repetice (Nguyen et al., 2010).

Z výše uvedených informací tedy vyplývá fakt, že není znám přesný mechanismus změny počtu a umístění rDNA klastrů. Pro každou zmíněnou hypotézu lze najít potvrzující příklady. Je tudíž možné, že mechanismů je více a u každého druhu se vyskytuje jiný mechanismus, nebo je také možné, že je jen jeden mechanismus, který nebyl doposud objeven. Doufejme tedy, že budoucí výzkumy nám tuto záhadu objasní.

4.5. Acari

Rod *Rhipicephalus* (Ixodidae, Acari) zahrnuje přibližně 74 druhů (Olwoch et al., 2007). Doposud byly rDNA klastry za použití FISH popsány pouze u samce jednoho druhu, *Rhipicephalus microplus* ($2n = 11$). Výsledky tohoto druhu ukazují na přítomnost jednoho terminálního páru rDNA klastrů na homologních autozomech (Hill et al., 2009).

4.6. Scorpiones: Buthidae

Buthidae je největší čeleď z řádu Scorpiones a je rozšířena na všechny kontinenty s výjimkou Antarktidy (Coddington & Colwell, 2001). Jsou také jedinou známou čeledí z řádu Scorpiones s holocentrickými chromozomy. Počet chromozomů se u této čeledi pohybuje v rozmezí $2n = 5-56$ s tím, že nejčastější počet je $2n = 24$. Nicméně do dnešní doby bylo prozkoumáno jen velmi malé procento známých druhů (Mattos et al., 2013). Pro účely této práce jsem vybral několik zástupců z rodu *Tityus*, *Rhopalurus*, *Androctonus*, *Jaguajir* a *Ischnotelson*.

Z rodu *Tityus* bylo ohledně rDNA klastrů za použití metody FISH prozkoumáno přibližně 15 druhů. U většiny z těchto druhů (*T. bahiensis*, *T. confluens*, *T. fasciolatus*, *T. martinpaechi*, *T. paraguayensis*, *T. trivittatus*, *T. clathratus*, *T. curupi*, *T. maranhensis*, *T. matogrossensis*, *T. pussilus*, *T. sivestri*) byl nalezen jeden terminální pár rDNA klastrů na homologních chromozomech. U druhu *T. obscurus* a *T. uruguayensis* byly popsány dva terminální páry rDNA klastrů na dvou chromozomových párech a u *T. serrulatus* pouze jeden terminální rDNA klastr (Adilardi et al., 2014; Almeida et al., 2017; Mattos et al., 2014, 2018; Ojanguren-Affilastro et al., 2017; Schneider & Cella, 2010).

Rod *Rhopalurus* vykazuje u všech třech zkoumaných druhů uniformní počet i pozici rDNA klastrů. Jedná se o *Rhopalurus agamemnon*, *Rhopalurus rochai* a o *Rhopalurus laticauda* s jedním terminálním párem na homologních chromozomech (Mattos et al., 2014; Vanessa et al., 2018).

Z rodu *Androctonus* byly za účelem popsání počtu a pozice rDNA klastrů zkoumány čtyři druhy: *A. bourdoni*, *A. maelfaiti*, *A. crassicauda* a *A. australis* (Sadílek et al., 2015). U všech zmíněných druhů

byl objeven jeden intersticiální pár rDNA klastrů na homologních chromozomech. Na základě těchto výsledků lze napříč celým rodem *Androctonus* stanovit vysoce stabilní počet a pozici rDNA (Sadílek et al., 2015).

Z rodu *Ischnotelson* a *Jaguajir* byly rDNA klastry zkoumány dohromady u šesti druhů. Tři z rodu *Ischnotelson* (*I. guanambiensis*, *I. peruassu*, *Ischnotelson* sp.) a tři z rodu *Jaguajir* (*J. pintoii*, *J. agamemnon*, *J. rochae*). Pro všechny zmíněné druhy byl stanoven počet a pozice rDNA klastrů na jeden terminální pár na homologních chromozomech (Vanessa et al., 2018).

U velké většiny zkoumaných druhů z čeledi Buthidae byl nalezen jeden pár rDNA klastrů. Lze tedy na tomto základě usuzovat, že jeden pár rDNA klastrů je typický pro celou čeleď Buthidae. Dokonce se dá předpokládat, že se bude tento pár rDNA klastrů vyskytovat na terminální pozici (Almeida et al., 2017; Mattos et al., 2014; Vanessa et al., 2018). Nicméně u rodu *Androctonus* byly popsány rDNA klastry výlučně v intersticiální pozici (Sadílek et al., 2015).

Zajímavostí je, že tyto rozdíly v pozici rDNA klastrů odpovídají různým evolučním liniím štírů čeledi Buthidae a mohou tak představovat odlišnou evoluci rDNA klastrů v rámci různých skupin této čeledi (Sadílek et al., 2015).

5. Závěr

Přestože metoda FISH umožňuje přesnou specifikaci počtu a pozice rDNA klastrů, máme k dispozici stále jen malé množství konkrétních dat. To se týká i členovců s holocentrickými chromozomy, které jsou jinak poměrně intenzivně cytogeneticky zkoumány. Momentálně dostupná data naznačují zejména u Hemiptera, Odonata, Psocoptera, štírů čeledi Buthidae a roztoče rodu *Rhipicephalus* stabilní počty a pozice rDNA klastrů. Pro všechny tyto skupiny jsou totiž typické jeden až dva páry rDNA klastrů s terminální nebo subterminální pozicí. To odpovídá i údajům získaných pomocí stříbření (Golub et al., 2004; Kuznetsova et al., 2017; Vanessa et al., 2018). Nicméně například u čeledi Issidae (Hemiptera) byl u všech zkoumaných druhů potvrzen jeden pár rDNA klastrů a u většiny z nich byl v intersticiální pozici, ale u dvou druhů došlo k přemístění rDNA klastrů z intersticiální na terminální pozici. To v rámci této čeledi naznačuje jistou míru dynamické evoluce rDNA klastrů (Maryańska-Nadachowska et al., 2016). Ovšem stabilita počtu a pozice rDNA klastrů může být u těchto skupin způsobena nedostatečným prozkoumáním a také nemožností identifikovat homologii chromozomů nesoucích rDNA klastry, což je způsobeno právě jejich holocentrickou organizací. Výjimkou jsou motýli, jelikož se jedná o lépe prozkoumanou skupinu, u které byla popsána vyšší variabilita v počtu a pozici rDNA klastrů (oproti ostatním skupinám). Bohužel ale ani zde nejsou jasné mechanismy způsobující tuto variabilitu a evoluci rDNA klastrů

Nicméně je zajímavé, že terminální či subterminální pozice rDNA klastrů není typická jen pro členovce s holocentrickými chromozomy, jako je tomu například u Buthidae (Schneider et al., 2009) nebo Hemiptera (viz 4.3.), ale i pro ostatní linie s holocentrickými chromozomy, například Nematoda (Albertson, 1984). To naznačuje, že terminální pozice rDNA klastrů může mít své opodstatnění. Heckmann et al. (2011) přišli s hypotézou, že terminální pozice rDNA klastrů může být podmínkou pro stabilní holocentrické chromozomy a že naopak intersticiální pozice může způsobovat nestabilitu chromozomu vedoucí k nesprávné segregaci. Ovšem výsledky některých prací (Grozeva et al., 2014; Maryańska-Nadachowska et al., 2013; Nguyen et al., 2010) naznačují, že ne-terminální pozice nevykazují žádná významná funkční omezení (Kuznetsova et al., 2015).

Dostupná data tedy zatím poukazují spíše na stabilní počty a pozice rDNA klastrů u členovců s holocentrickými chromozomy. Ovšem pro potvrzení nebo vyvrácení tohoto předpokladu jsou nutné další výzkumy týkající se rDNA klastrů u členovců s holocentrickými chromozomy.

6. Použitá literatura

- Adilardi, R. S., Affilastro, A. A. O., Martí, D. A., & Mola, L. M. (2014). Cytogenetic analysis on geographically distant parthenogenetic populations of *Tityus trivittatus* Kraepelin, 1898 (Scorpiones, Buthidae): Karyotype, constitutive heterochromatin and rDNA localization. *Comparative Cytogenetics*, 8(2), 81–92. <https://doi.org/10.3897/CompCytogen.v8i2.6461>
- Ahola, V., Lehtonen, R., Somervuo, P., Salmela, L., Koskinen, P., Rastas, P., Välimäki, N., Paulin, L., Kvist, J., Wahlberg, N., Tanskanen, J., Hornett, E. A., Ferguson, L. C., Luo, S., Cao, Z., de Jong, M. A., Duplouy, A., Smolander, O. P., Vogel, H., ... Hanski, I. (2014). The Glanville fritillary genome retains an ancient karyotype and reveals selective chromosomal fusions in Lepidoptera. *Nature Communications*, 5, 1–9. <https://doi.org/10.1038/ncomms5737>
- Albertson, D. G. (1984). Localization of the ribosomal genes in *Caenorhabditis elegans* chromosomes by in situ hybridization using biotin-labeled probes. *The EMBO Journal*, 3(6), 1227–1234. <https://doi.org/10.1002/j.1460-2075.1984.tb01957.x>
- Almeida, B. R. R. de, Milhomem-Paixão, S. S. R., Noronha, R. C. R., Nagamachi, C. Y., da Costa, M. J. R., Pardal, P. P. D. O., Coelho, J. S., & Pieczarka, J. C. (2017). Karyotype diversity and chromosomal organization of repetitive DNA in *Tityus obscurus* (Scorpiones, Buthidae). *BMC Genetics*, 18(1), 1–11. <https://doi.org/10.1186/s12863-017-0494-6>
- Arif, I. A., & Khan, H. A. (2009). Molecular markers for biodiversity analysis of wildlife animals: A brief review. *Animal Biodiversity and Conservation*, 32(1), 9–17.
- Bardella, V. B., Fernandes, T., & Vanzela, A. L. L. (2013). The conservation of number and location of 18S sites indicates the relative stability of rDNA in species of Pentatomomorpha (Heteroptera). *Genome*. <https://doi.org/10.1139/gen-2013-0140>

- Benavente, R., & Wettstein, R. (1980). Ultrastructural characterization of the sex chromosomes during spermatogenesis of spiders having holocentric chromosomes and a long diffuse stage. *Chromosoma*, *77*(1), 69–81. <https://doi.org/10.1007/BF00292042>
- Bombarová, M., Marec, F., Nguyen, P., & Špakulová, M. (2007). Divergent location of ribosomal genes in chromosomes of fish thorny-headed worms, *Pomphorhynchus laevis* and *Pomphorhynchus tereticollis* (Acanthocephala). *Genetica*, *131*(2), 141–149. <https://doi.org/10.1007/s10709-006-9124-3>
- Bongiorni, S., Fiorenzo, P., Pippoletti, D., & Prantera, G. (2004). Inverted meiosis and meiotic drive in mealybugs. *Chromosoma*, *112*(7), 331–341. <https://doi.org/10.1007/s00412-004-0278-4>
- Botchan, P., Reeder, R. H., & Dawid, I. B. (1977). Restriction analysis of the nontranscribed spacers of *Xenopus laevis* ribosomal DNA. *Cell*, *11*(3), 599–607. [https://doi.org/10.1016/0092-8674\(77\)90077-0](https://doi.org/10.1016/0092-8674(77)90077-0)
- Bressa, M. J., Papeschi, A. G., Vítková, M., Kubíková, S., Fuková, I., Pigozzi, M. I., & Marec, F. (2009). Sex chromosome evolution in cotton stainers of the genus *Dysdercus* (Heteroptera: Pyrrhocoridae). *Cytogenetic and Genome Research*, *125*(4), 292–305. <https://doi.org/10.1159/000235936>
- Britton-Davidian, J., Cazaux, B., & Catalan, J. (2012). Chromosomal dynamics of nucleolar organizer regions (NORs) in the house mouse: Micro-evolutionary insights. *Heredity*, *108*(1), 68–74. <https://doi.org/10.1038/hdy.2011.105>
- Bureš, P., Zedek, F., & Marková, M. (2013). Holocentric chromosomes. In: Greilhuber J., Dolezel J., Wendel J. (eds) *Plant Genome Diversity, Volume 2* (pp. 187–208). Springer, Vienna. https://doi.org/10.1007/978-3-7091-1160-4_12
- Cabrero, J., & Camacho, J. P. M. (2008). Location and expression of ribosomal RNA genes in grasshoppers: Abundance of silent and cryptic loci. *Chromosome Research*, *16*(4), 595–607. <https://doi.org/10.1007/s10577-008-1214-x>
- Coddington, J., & Colwell, R. (2001). *Encyclopedia of biodiversity* (Vol. 2). http://books.google.co.uk/books/about/Encyclopedia_of_biodiversity.html?id=qeOFcyie_csC&pgis=1
- Coleman, A. W., & Mai, J. C. (1997). Ribosomal DNA ITS-1 and ITS-2 sequence comparisons as a tool for predicting genetic relatedness. *Journal of Molecular Evolution*, *45*(2), 168–177. <https://doi.org/10.1007/PL00006217>
- Comings, D. E., & Okada, T. A. (1972). Holocentric chromosomes in *Oncopeltus*: kinetochore plates are present in mitosis but absent in meiosis. *Chromosoma*, *37*(2), 177–192. <https://doi.org/10.1007/BF00284937>
- Datson, P. M., & Murray, B. G. (2006). Ribosomal DNA locus evolution in *Nemesia*: Transposition rather than structural rearrangement as the key mechanism? *Chromosome Research*, *14*(8), 845–857. <https://doi.org/10.1007/s10577-006-1092-z>
- Davies, E. (1956). Cytology, Evolution and Origin of the Aneuploid Series in the Genus *Carex*. *Hereditas*, *42*(3–4), 349–365. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1956.tb03022.x>
- Derenzini, M. (2000). The AgNORs. *Micron*, *31*(2), 117–120. [https://doi.org/10.1016/S0968-4328\(99\)00067-0](https://doi.org/10.1016/S0968-4328(99)00067-0)

- Dernburg, A. F. (2001). Here, there, and everywhere: Kinetochores function on holocentric chromosomes. *Journal of Cell Biology*, *153*(6), 33–38. <https://doi.org/10.1083/jcb.153.6.F33>
- Drinnenberg, I. A., deYoung, D., Henikoff, S., & Malik, H. S. (2014). Recurrent loss of CenH3 is associated with independent transitions to holocentricity in insects. *eLife*, *3*, 1–19. <https://doi.org/10.7554/eLife.03676>
- Dubcovsky, J., & Dvorak, J. (1995). Ribosomal RNA multigene loci: Nomads of the triticeae genomes. *Genetics*, *140*(4), 1367–1377
- Escudero, M., Márquez-Corro, J. I., & Hipp, A. L. (2016). The Phylogenetic Origins and Evolutionary History of Holocentric Chromosomes. *Systematic Botany*, *41*(3), 580–585. <https://doi.org/10.1600/036364416x692442>
- Forman, M., Nguyen, P., Hula, V., & Král, J. (2013). Sex chromosome pairing and extensive NOR polymorphism in *Wadicosa fidelis* (Araneae: Lycosidae). *Cytogenetic and Genome Research*, *141*(1), 43–49. <https://doi.org/10.1159/000351041>
- Fuková, I., Nguyen, P., & Marec, F. (2005). Codling moth cytogenetics: Karyotype, chromosomal location of rDNA, and molecular differentiation of sex chromosomes. *Genome*, *48*(6), 1083–1092. <https://doi.org/10.1139/g05-063>
- Golub, N. v., Golub, V. B., & Kuznetsova, V. G. (2015). Variability of 18rDNA loci in four lace bug species (Hemiptera, Tingidae) with the same chromosome number. *Comparative Cytogenetics*, *9*(4), 513–522. <https://doi.org/10.3897/CompCytogen.v9i4.5376>
- Golub, N. v., Golub, V. B., & Kuznetsova, V. G. (2016). Further evidence for the variability of the 18S rDNA loci in the family Tingidae (Hemiptera, Heteroptera). *Comparative Cytogenetics*, *10*(4), 517–527. <https://doi.org/10.3897/CompCytogen.v10i4.9631>
- Golub, N. v., Kuznetsova, V. G., & Rakitov, R. A. (2014). First karyotype data on the family Myerslopiidae (Hemiptera, Auchenorrhyncha, Cicadomorpha). *Comparative Cytogenetics*, *8*(4), 293–300. <https://doi.org/10.3897/CompCytogen.v8i4.8813>
- Golub, N. v., Nokkala, S., & Kuznetsova, V. G. (2004). Holocentric chromosomes of Psocids (Insecta, Psocoptera) analysed by C-banding, silver impregnation and sequence specific fluorochromes CMA 3 and DAPI. *Folia Biologica*, *52*(3–4), 143–149. <https://doi.org/10.3409/1734916044527476>
- Golub, N., Anokhin, B., & Kuznetsova, V. (2019). Comparative FISH mapping of ribosomal DNA clusters and TTAGG telomeric sequences to holokinetic chromosomes of eight species of the insect order Psocoptera. *Comparative Cytogenetics*, *13*(4), 403–410. <https://doi.org/10.3897/COMPCTOGEN.V13I4.48891>
- Grozeva, S., Kuznetsova, V. G., & Anokhin, B. A. (2011). Karyotypes, male meiosis and comparative FISH mapping of 18S ribosomal DNA and telomeric (TTAGG)_n repeat in eight species of true bugs (Hemiptera, Heteroptera). *Comparative Cytogenetics*, *5*(4), 97–116. <https://doi.org/10.3897/CompCytogen.v5i4.2307>
- Grozeva, S.; Anokhin, B.; Kuznetsova, V. G. (2014). Bedbugs (Hemiptera). Protocols for Cytogenetic Mapping of Arthropod Genomes. *CRC Press, Taylor and Francis Group, Ed. I. Sharakhov. December*, 285–326.

- Hall, K. J., & Parker, J. S. (1995). Stable chromosome fission associated with rDNA mobility. *Chromosome Research*, 3(7), 417–422. <https://doi.org/10.1007/BF00713891>
- Hallman, G. J. (2000). Expanding radiation quarantine treatments beyond fruit flies. *Agricultural and Forest Entomology*, 2(2), 85–95. <https://doi.org/10.1046/j.1461-9563.2000.00057.x>
- Heckmann, S., Schroeder-Reiter, E., Kumke, K., Ma, L., Nagaki, K., Murata, M., Wanner, G., & Houben, A. (2011). Holocentric chromosomes of *Luzula elegans* are characterized by a longitudinal centromere groove, chromosome bending, and a terminal nucleolus organizer region. *Cytogenetic and Genome Research*, 134(3), 220–228. <https://doi.org/10.1159/000327713>
- Heckmann, Stefan, & Houben, A. (2013). Holokinetic Centromeres. *Plant Centromere Biology*, 83–94. <https://doi.org/10.1002/9781118525715.ch7>
- Hill, C. A., Guerrero, F. D., van Zee, J. P., Geraci, N. S., Walling, J. G., & Stuart, J. J. (2009). The position of repetitive DNA sequence in the southern cattle tick genome permits chromosome identification. *Chromosome Research*, 17(1), 77–89. <https://doi.org/10.1007/s10577-008-9003-0>
- Hoy, M. A. (2013). Molecular Systematics and the Evolution of Arthropods. In *Insect Molecular Genetics* (pp. 521–589). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-415874-0.00012-3>
- Hughes-Schrader, S., & Schrader, F. (1961). The kinetochore of the Hemiptera. *Chromosoma*, 12(1), 327–350. <https://doi.org/10.1007/BF00328928>
- Hulot, G., Balogh, A., Christensen, U. R., Constable, C. G., Manda, M., & Olsen, N. (2010). The earth's magnetic field in the space age: An introduction to terrestrial magnetism. *Space Science Reviews*, 155(1–4), 1–7. <https://doi.org/10.1007/s11214-010-9703-6>
- Cheeseman, I. M., & Desai, A. (2008). Molecular architecture of the kinetochore-microtubule interface. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 9(1), 33–46. <https://doi.org/10.1038/nrm2310>
- Joseph, N., Krauskopf, E., Vera, M. I., & Michot, B. (1999). Ribosomal internal transcribed spacer 2 (ITS2) exhibits a common core of secondary structure in vertebrates and yeast. *Nucleic Acids Research*, 27(23), 4533–4540. <https://doi.org/10.1093/nar/27.23.4533>
- Kohorn, B. D., & Rae, P. M. (1982). Nontranscribed spacer sequences promote *in vitro* transcription of *Drosophila* ribosomal DNA. *Nucleic Acids Research*, 10(21), 6879–6886. <https://doi.org/10.1093/nar/10.21.6879>
- Král, J. (1994). Holokinetic chromozomy. *Biologické Listy*, 59(3), 191–217.
- Král, J., Musilová, J., Št'áhlavský, F., Řezáč, M., Akan, Z., Edwards, R. L., Coyle, F. A., & Almerje, C. R. (2006). Evolution of the karyotype and sex chromosome systems in basal clades of araneomorph spiders (Araneae: Araneomorphae). *Chromosome Research*, 14(8), 859–880. <https://doi.org/10.1007/s10577-006-1095-9>
- Krider, H. M., & Shields, K. S. (1997). Meiosis in North American and Asian races of gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) and their hybrids. *Annals of the Entomological Society of America*, 90(2), 223–229. <https://doi.org/10.1093/aesa/90.2.223>

- Kuta, E., Bohanec, B., Dubas, E., Vižintin, L., & Przywara, L. (2004). Chromosome and nuclear DNA study on *Luzula* - A genus with holokinetic chromosomes. *Genome*, *47*(2), 246–256. <https://doi.org/10.1139/g03-121>
- Kuznetsova, V. G., Maryńska-Nadachowska, A., Anokhin, B., & Aguin-Pombo, D. (2015). Evidence for TTAGG telomere repeats and rRNA gene clusters in leafhoppers of the genus *Alebra* (Hemiptera: Auchenorrhyncha: Cicadellidae). *European Journal of Entomology*, *112*(2), 207–214. <https://doi.org/10.14411/eje.2015.045>
- Kuznetsova, V. G., Maryńska-Nadachowska, A., Shapoval, N. A., Anokhin, B. A., & Shapoval, A. P. (2017). Cytogenetic Characterization of Eight Odonata Species Originating from the Curonian Spit (the Baltic Sea, Russia) Using C-Banding and FISH with 18S rDNA and Telomeric (TTAGG)_n Probes. *Cytogenetic and Genome Research*, *153*(3), 147–157. <https://doi.org/10.1159/000486088>
- Lafontaine, D. L., & Tollervey, D. (2006). Ribosomal RNA. *Encyclopedia of Life Sciences*, 1–7. <https://doi.org/10.1038/npg.els.0003832>
- Lalev, A. I., & Nazar, R. N. (1998). Conserved core structure in the internal transcribed spacer 1 of the *Schizosaccharomyces pombe* precursor ribosomal RNA. *Journal of Molecular Biology*, *284*(5), 1341–1351. <https://doi.org/10.1006/jmbi.1998.2222>
- Lampson, M. A., & Black, B. E. (2017). Cellular and Molecular Mechanisms of Centromere Drive. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, *82*, 249–257. <https://doi.org/10.1101/sqb.2017.82.034298>
- Luceno, M., Vanzela, A. L. L., & Guerra, M. (1998). Cytotaxonomic studies in Brazilian *Rhynchospora* (Cyperaceae), a genus exhibiting holocentric chromosomes. *Canadian Journal of Botany*, *76*(3), 440–449. <https://doi.org/10.1139/b98-013>
- Maddox, P. S., Oegema, K., Desai, A., & Cheeseman, I. M. (2004). “Holo”er than thou: Chromosome segregation and kinetochore function in *C. elegans*. *Chromosome Research*, *12*(6), 641–653. <https://doi.org/10.1023/B:CHRO.0000036588.42225.2f>
- Maeda, M., Shimada, T., & Ishihama, A. (2015). Strength and Regulation of Seven rRNA Promoters in *Escherichia coli*. *PLoS ONE*, *10*(12), 1–19. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0144697>
- Márquez-Corro, J. I., Escudero, M., & Luceño, M. (2018). Do holocentric chromosomes represent an evolutionary advantage? A study of paired analyses of diversification rates of lineages with holocentric chromosomes and their monocentric closest relatives. *Chromosome Research*, *26*(3), 139–152. <https://doi.org/10.1007/s10577-017-9566-8>
- Maryńska-Nadachowska, A., Anokhin, B. A., Gnezdilov, V. M., & Kuznetsova, V. G. (2016). Karyotype stability in the family Issidae (Hemiptera, Auchenorrhyncha) revealed by chromosome techniques and FISH with telomeric (TTAGG)_n and 18S rDNA probes. *Comparative Cytogenetics*, *10*(3), 347–369. <https://doi.org/10.3897/CompCytogen.v10i3.9672>
- Maryńska-Nadachowska, A., Kuznetsova, V. G., & Karamysheva, T. v. (2013). Chromosomal location of rDNA clusters and TTAGG telomeric repeats in eight species of the spittlebug genus *Philaenus* (Hemiptera: Auchenorrhyncha: Aphrophoridae). *European Journal of Entomology*, *110*(3), 411–418. <https://doi.org/10.14411/eje.2013.055>

- Mattos, V. F., Carvalho, L. S., Carvalho, M. A., & Schneider, M. C. (2018). Insights into the origin of the high variability of multivalent-meiotic associations in holocentric chromosomes of *Tityus* (*Archaeotityus*) scorpions. *PLoS ONE*, *13*(2), 1–23. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0192070>
- Mattos, V. F., Carvalho, L. S., Cella, D. M., & Schneider, M. C. (2014). Location of 45S Ribosomal Genes in Mitotic and Meiotic Chromosomes of Buthid Scorpions. *Zoological Science*, *31*(9), 603–607. <https://doi.org/10.2108/zs140005>
- Mattos, V. F., Cella, D. M., Carvalho, L. S., Candido, D. M., & Schneider, M. C. (2013). High chromosome variability and the presence of multivalent associations in buthid scorpions. *Chromosome Research*, *21*(2), 121–136. <https://doi.org/10.1007/s10577-013-9342-3>
- McStay, B. (2016). Nucleolar organizer regions: Genomic ‘dark matter’ requiring illumination. *Genes and Development*. Cold Spring Harbor Laboratory Press. <https://doi.org/10.1101/gad.283838.116>
- Meert, J. G., Levashova, N. M., Bazhenov, M. L., & Landing, E. (2016). Rapid changes of magnetic Field polarity in the late Ediacaran: Linking the Cambrian evolutionary radiation and increased UV-B radiation. *Gondwana Research*, *34*, 149–157. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2016.01.001>
- Melters, D. P., Paliulis, L. v., Korf, I. F., & Chan, S. W. L. (2012). Holocentric chromosomes: Convergent evolution, meiotic adaptations, and genomic analysis. *Chromosome Research*, *20*(5), 579–593. <https://doi.org/10.1007/s10577-012-9292-1>
- Miller, O. J., Miller, D. A., Dev, V. G., Tantravahi, R., & Croce, C. M. (1976). Expression of human and suppression of mouse nucleolus organizer activity in mouse human somatic cell hybrids. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *73*(12), 4531–4535. <https://doi.org/10.1073/pnas.73.12.4531>
- Mockford, E. L. (2018). Biodiversity of Psocoptera. In: Footit R. G., Adler P. H. (eds) *Insect Biodiversity: Science and Society*. Wiley Online Library, 417–456. <https://doi.org/10.1002/9781118945582.ch16>
- Mola, L. M. (1995). Post-Reductional Meiosis in *Aeshna* (Aeshnidae, Odonata). *Hereditas*, *122*(1), 47–55. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1995.00047.x>
- Mola, Liliana María, & Papeschi, A. G. (2006). Holokinetic chromosomes at a glance. *Journal of Basic and Applied Genetics*, *17*(1), 17–33.
- Monen, J., Maddox, P. S., Hyndman, F., Oegema, K., & Desai, A. (2005). Differential role of CENP-A in the segregation of holocentric *C. elegans* chromosomes during meiosis and mitosis. *Nature Cell Biology*, *7*(12), 1148–1155. <https://doi.org/10.1038/ncb1331>
- Murakami, A., & Imai, H. T. (1974). Cytological evidence for holocentric chromosomes of the silkworms, *Bombyx mori* and *B. mandarina*, (Bombycidae, Lepidoptera). *Chromosoma*, *47*(2), 167–178. <https://doi.org/10.1007/BF00331804>
- Murtif, V. L., & Rae, P. M. M. (1985). *In vivo* transcription of rDNA spacers in *Drosophila*. *Nucleic Acids Research*, *13*(9), 3221–3239.

- Nagaki, K., Kashihara, K., & Murata, M. (2005). Visualization of diffuse centromeres with centromere-specific histone H3 in the holocentric plant *Luzula nivea*. *Plant Cell*, *17*(7), 1886–1893. <https://doi.org/10.1105/tpc.105.032961>
- Nguyen, P., Sahara, K., Yoshido, A., & Marec, F. (2010). Evolutionary dynamics of rDNA clusters on chromosomes of moths and butterflies (Lepidoptera). *Genetica*, *138*(3), 343–354. <https://doi.org/10.1007/s10709-009-9424-5>
- Nokkala, S., Kuznetsova, V. G., Maryanska-Nadachowska, A., & Nokkala, C. (2004). Holocentric chromosomes in meiosis. I. Restriction of the number of chiasmata in bivalents. *Chromosome Research*, *12*(7), 733–739. <https://doi.org/10.1023/B:CHRO.0000045797.74375.70>
- Nolan, M. J., & Cribb, T. H. (2005). The use and implications of ribosomal DNA sequencing for the discrimination of digenean species. *Advances in Parasitology*, *60*, 101–163. [https://doi.org/10.1016/S0065-308X\(05\)60002-4](https://doi.org/10.1016/S0065-308X(05)60002-4)
- Ogawa, K. (1953). Chromosome studies in the Myriapoda. V. a chromosomal survey in some chilopods with a cyto-taxonomic consideration. *The Japanese Journal of Genetics*, *28*(1), 12–18. <https://doi.org/10.1266/jjg.28.12>
- Ojanguren-Affilastro, A. A., Adilardi, R. S., Cajade, R., Ramírez, M. J., Ceccarelli, F. S., & Mola, L. M. (2017). Multiple approaches to understanding the taxonomic status of an enigmatic new scorpion species of the genus *Tityus* (Buthidae) from the biogeographic island of Paraje Tres Cerros (Argentina). *PLoS ONE*, *12*(7), 1–24. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0181337>
- Oliver, J. H. (1977). Cytogenetics of Mites and Ticks. *Annual Review of Entomology*, *22*, 407–429. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.22.010177.002203>
- Olwoch, J. M., van Jaarsveld, A. S., Scholtz, C. H., & Horak, I. G. (2007). Climate change and the genus *Rhipicephalus* (Acari: Ixodidae) in Africa. *Onderstepoort Journal of Veterinary Research*, *74*(1), 45–72. <https://doi.org/10.4102/ojvr.v74i1.139>
- Östergren, G. (1949). *Luzula* and the mechanism of chromosome movements. *Hereditas*, *35*(4), 445–468. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1949.tb02884.x>
- Panzer, F., Pérez, R., Panzer, Y., Ferrandis, I., Ferreiro, M. J., & Calleros, L. (2010). Cytogenetics and genome evolution in the subfamily Triatominae (Hemiptera, Reduviidae). *Cytogenetic and Genome Research*, *128*(1–3), 77–87. <https://doi.org/10.1159/000298824>
- Panzer, Y., Pita, S., Ferreiro, M. J., Ferrandis, I., Lages, C., Pérez, R., Silva, A. E., Guerra, M., & Panzer, F. (2012). High Dynamics of rDNA Cluster Location in Kissing Bug Holocentric Chromosomes (Triatominae, Heteroptera). *Cytogenetic and Genome Research*, *138*(1), 56–67. <https://doi.org/10.1159/000341888>
- Papeschi, A. G., Mola, L. M., Bressa, M. J., Greizerstein, E. J., Lía, V., & Poggio, L. (2003). Behaviour of ring bivalents in holokinetic systems: Alternative sites of spindle attachment in *Pachylis argentinus* and *Nezara viridula* (Heteroptera). *Chromosome Research*, *11*(8), 725–733. <https://doi.org/10.1023/B:CHRO.0000005740.56221.03>
- Pazy, B., & Plitmann, U. (1994). Holocentric chromosome behaviour in *Cuscuta* (Cuscutaceae). *Plant Systematics and Evolution*, *191*(1–2), 105–109. <https://doi.org/10.1007/BF00985345>

- Powell, J. A. (2009). Lepidoptera: Moths, Butterflies. In: Resh V. H., Cardé R. T. (eds) *Encyclopedia of Insects*, 559–587. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374144-8.00160-0>
- Rego, A., & Marec, F. (2003). Telomeric and interstitial telomeric sequences in holokinetic chromosomes of Lepidoptera: Telomeric DNA mediates association between postpachytene bivalents in achiasmatic meiosis of females. *Chromosome Research*, *11*(7), 681–694. <https://doi.org/10.1023/A:1025937808382>
- Rehn, A. C. (2003). Phylogenetic analysis of higher-level relationships of Odonata. *Systematic Entomology*, *28*(2), 181–240. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3113.2003.00210.x>
- Resh, V. H., & Cardé, R. T. (2009). Insecta, Overview. In: Resh V. H., Cardé R. T. (eds) *Encyclopedia of Insects*, 501–502. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374144-8.00142-9>
- Richard, G.-F., Kerrest, A., & Dujon, B. (2008). Comparative Genomics and Molecular Dynamics of DNA Repeats in Eukaryotes. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, *72*(4), 686–727. <https://doi.org/10.1128/mnbr.00011-08>
- Robinson, R. (1971) *Lepidoptera Genetics*. Pergamon Press, Oxford. <https://doi.org/10.1016/c2013-0-01588-5>
- Rosin, L. F., & Mellone, B. G. (2017). Centromeres Drive a Hard Bargain. *Trends in Genetics*, *33*(2), 101–117. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2016.12.001>
- Rota-Stabelli, O., Daley, A. C., & Pisani, D. (2013). Molecular timetrees reveal a cambrian colonization of land and a new scenario for Ecdysozoan evolution. *Current Biology*, *23*(5), 392–398. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.01.026>
- Sadilek, D., Kovar, F., Koç, H., Nguyen, P., & Št, F. (2015). Molecular cytogenetics of *Androctonus* scorpions : an oasis of calm in the turbulent karyotype evolution of the diverse family Buthidae. *Biological Journal of the Linnean Society*, *115*(1), 69–76. <https://doi.org/10.1111/bij.12488>
- Salanito, L. B., Massaccesi, A. C., Urbisaglia, S., Bressa, M. J., & Chirino, M. G. (2017). A karyotype comparison between two species of bordered plant bugs (Hemiptera, Heteroptera, Largidae) by conventional chromosome staining, C-banding and rDNA-FISH. *Comparative Cytogenetics*. <https://doi.org/10.3897/CompCytogen.v11i2.11683>
- Shanahan, C. M. (1989). Cytogenetics of Australian scorpions. I. Interchange polymorphism in the family Buthidae. *Genome*, *32*(5), 882–889. <https://doi.org/10.1139/g89-525>
- Shanahan, C. M., & Hayman, D. L. (1990). Synaptonemal complex formation in male scorpions exhibiting achiasmatic meiosis and structural heterozygosity. *Genome*, *33*(6), 914–926. <https://doi.org/10.1139/g90-138>
- Schneider, Marielle C., & Cella, D. M. (2010). Karyotype conservation in 2 populations of the parthenogenetic scorpion *Tityus serrulatus* (Buthidae): rDNA and its associated heterochromatin are concentrated on only one chromosome. *Journal of Heredity*, *101*(4), 491–496. <https://doi.org/10.1093/jhered/esq004>
- Schneider, Marielle Cristina, Zacaro, A. A., Pinto-Da-Rocha, R., Candido, D. M., & Cella, D. M. (2009). Complex meiotic configuration of the holocentric chromosomes: The intriguing case of the scorpion *Tityus bahiensis*. *Chromosome Research*, *17*(7), 883–898. <https://doi.org/10.1007/s10577-009-9076-4>

- Schrader, F. (1947). The Role of the Kinetochore in the Chromosomal Evolution of the Heteroptera and Homoptera. *Evolution*, 1(3), 134–142. <https://doi.org/10.2307/2405489>
- Schubert, I. (1984). Mobile nucleolus organizing regions (NORs) in *Allium* (Liliaceae s. lat.)? - Inferences from the specificity of silver staining. *Plant Systematics and Evolution*, 144(3–4), 291–305. <https://doi.org/10.1007/BF00984139>
- Skryabin, K. G., Eldarov, M. A., Larionov, V. L., Bayev, A. A., Klootwijk, J., de Regt, V. C. H. F., Veldman, G. M., Planta, R. J., Georgiev, O. I., & Hadjiolov, A. A. (1984). Structure and function of the nontranscribed spacer regions of yeast rDNA. *Nucleic Acids Research*, 12(6), 2955–2968. <https://doi.org/10.1093/nar/12.6.2955>
- Sochorová, J., Garcia, S., Gálvez, F., Symonová, R., & Kovařík, A. (2018). Evolutionary trends in animal ribosomal DNA loci: introduction to a new online database. *Chromosoma*, 127(1), 141–150. <https://doi.org/10.1007/s00412-017-0651-8>
- Speicher, M. R., & Carter, N. P. (2005). The new cytogenetics: Blurring the boundaries with molecular biology. *Nature Reviews Genetics*, 6(10), 782–792. <https://doi.org/10.1038/nrg1692>
- Sumner, A. T. (2003). *Chromosomes Organization and Functions*, first ed. Blackwell Science Ltd, Oxford, UK, 287 pages. <https://doi.org/10.1002/9780470695975.fmatter>
- Sybenga, J. (1981). Specialization in the behaviour of chromosomes on the meiotic spindle. *Genetica*, 57(2), 143–151. <https://doi.org/10.1007/BF00131240>
- Šichová, J., Nguyen, P., Dalíková, M., & Marec, F. (2013). Chromosomal Evolution in Tortricid Moths: Conserved Karyotypes with Diverged Features. *PLoS ONE*, 8(5), 23–28. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0064520>
- Šichová, J., Ohno, M., Dincă, V., Watanabe, M., Sahara, K., & Marec, F. (2016). Fissions, fusions, and translocations shaped the karyotype and multiple sex chromosome constitution of the northeast-Asian wood white butterfly, *Leptidea amurensis*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 118(3), 457–471. <https://doi.org/10.1111/bij.12756>
- Šichová, J., Voleníková, A., Dincă, V., Nguyen, P., Vila, R., Sahara, K., & Marec, F. (2015). Dynamic karyotype evolution and unique sex determination systems in *Leptidea* wood white butterflies Speciation and evolutionary genetics. *BMC Evolutionary Biology*, 15(1), 1–16. <https://doi.org/10.1186/s12862-015-0375-4>
- Šťáhlavský, F., & Král, J. (2004). Karyotype analysis and achiasmatic meiosis in pseudoscorpions of the family Chthoniidae (Arachnida: Pseudoscorpiones). *Hereditas*, 140(1), 49–60. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.2004.01783.x>
- Talbert, P. B., Bayes, J. J., & Henikoff, S. (2009). Evolution of centromeres and kinetochores: A two-part fugue. In: De Wulf P., Earnshaw W. (eds) *The Kinetochore*. Springer, New York, NY. https://doi.org/10.1007/978-0-387-69076-6_7
- Tanaka, N., & Tanaka, N. (1977). Chromosome Studies in *Chionographis* (Liliaceae) I. On the holokinetic nature of chromosomes in *Chionographis japonica* Maxim. *Cytologia*, 42, 753–763. <https://doi.org/10.1508/cytologia.42.753>
- Traut, W., & Clarke, C. A. (1997). Karyotype evolution by chromosome fusion in the moth genus *Orgyia*. *Hereditas*, 126(1), 77–84. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1997.00077.x>

- Traut, W., Sahara, K., Yoshido, A., Marec, F., Fuková, I., Zhang, H. bin, Wu, C. C., Goldsmith, M. R., & Yasukochi, Y. (2007). Conserved synteny of genes between chromosome 15 of *Bombyx mori* and a chromosome of *Manduca sexta* shown by five-color BAC-FISH. *Genome*, *50*(11), 1061–1065. <https://doi.org/10.1139/G07-082>
- Van't Hof, A. E., Marec, F., Saccheri, I. J., Brakefield, P. M., & Zwaan, B. J. (2008). Cytogenetic characterization and AFLP-based genetic linkage mapping for the butterfly *Bicyclus anynana*, covering all 28 karyotyped chromosomes. *PLoS ONE*, *3*(12). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0003882>
- Vanessa, C., Leonardo, U., Carvalho, S., & Cristina, M. (2018). Mechanisms of karyotype evolution in the Brazilian scorpions of the subfamily Centruroidinae (Buthidae). *Genetica*, *146*(6), 475–486. <https://doi.org/10.1007/s10709-018-0038-7>
- Viera, A., Page, J., & Rufas, J. S. (2009). Inverted meiosis: The true bugs as a model to study. *Genome Dynamics*, *5*, 137–156. <https://doi.org/10.1159/000166639>
- Wrench, D. L., Kethley, J. B., & Norton, R. A. (1994). Cytogenetics of Holokinetic Chromosomes and Inverted Meiosis: Keys to the Evolutionary Success of Mites, with Generalizations on Eukaryotes. In: Houck M.A. (eds) *Mites* , 282–343. Springer, Boston, MA. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-2389-5_11
- Yang, L., Tan, Z., Wang, D., Xue, L., Guan, M. X., Huang, T., & Li, R. (2014). Species identification through mitochondrial rRNA genetic analysis. *Scientific Reports*, *4*, 1–11. <https://doi.org/10.1038/srep04089>
- 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*(3), 193–202. <https://doi.org/10.1007/s00412-005-0013-9>
- Yoshido, A., Yamada, Y., & Sahara, K. (2006). The W chromosome detection in several lepidopteran species by genomic in situ hybridization (GISH). *Journal of Insect Biotechnology and Sericology*, *75*(3), 147–151. <https://doi.org/10.11416/jibs.75.147>
- Zedek, F., & Bureš, P. (2018). Holocentric chromosomes: From tolerance to fragmentation to colonization of the land. *Annals of Botany*, *121*(1), 9–16. <https://doi.org/10.1093/aob/mcx118>

7. Přílohy

Tabulka 1. Druhy z řádu Hemiptera s informacemi o počtu chromozomů a o počtu a pozici rDNA klastřů. 2n – diploidní počet, ST – subterminální pozice, T – terminální pozice, I – intersticiální pozice.

Druh	2n	Počet rDNA klastřů	Pozice	Umístění	Reference
Auchenorrhyncha: Aphrophoridae					
<i>Philaenus arslani</i>	11	jeden pár	I	homologní autozomy	Maryańska-Nadachowska et al., 2013
<i>Philaenus italosignus</i>	13	dva klastry	I, T	gonozomy	Maryańska-Nadachowska et al., 2013
<i>Philaenus loukasi</i>	11	jeden pár + jeden klastř	T	homologní autozomy + gonozom	Maryańska-Nadachowska et al., 2013
<i>Philaenus maghresignus</i>	13	dva klastry	I, T	gonozomy	Maryańska-Nadachowska et al., 2013
<i>Philaenus signatus</i>	13	jeden pár	T	homologní autozomy	Maryańska-Nadachowska et al., 2013
<i>Philaenus spumarius</i>	12	dva páry	T	dva autozomální páry	Maryańska-Nadachowska et al., 2013
<i>Philaenus tarifa</i>	13	dva páry	T	dva autozomální páry	Maryańska-Nadachowska et al., 2013
<i>Philaenus tessellatus</i>	12	jeden pár	T	homologní autozomy	Maryańska-Nadachowska et al., 2013
Auchenorrhyncha: Cicadellidae					
<i>Alebra albostriella</i>	23	jeden pár	ST	homologní autozomy	Kuznetsova et al., 2015
<i>Alebra coryli</i>	23	jeden pár	ST	homologní autozomy	Kuznetsova et al., 2015
<i>Alebra viridis</i>	23	jeden pár	ST	homologní autozomy	Kuznetsova et al., 2015
<i>Alebra wahlberg</i>	23	jeden pár	ST	homologní autozomy	Kuznetsova et al., 2015
Auchenorrhyncha: Issidae					
<i>Agalmatium bilobum</i>	27	jeden pár	I	homologní autozomy	Maryańska-Nadachowska et al., 2016
<i>Agalmatium flavescens</i>	27	jeden pár	I	homologní autozomy	Bressa et al., 2009
<i>Hemisphaerius sp.</i>	27	jeden pár	I	homologní autozomy	Maryańska-Nadachowska et al., 2016
<i>Issus lauri</i>	27	jeden pár	T	homologní autozomy	Maryańska-Nadachowska et al., 2016
<i>Kervillea basiniger</i>	27	jeden pár	I	homologní autozomy	Maryańska-Nadachowska et al., 2016
<i>Mycterodus pallens</i>	27	jeden pár	I	homologní autozomy	Maryańska-Nadachowska et al., 2016
<i>Palaeolithium distinguendum</i>	27	jeden pár	I	homologní autozomy	Maryańska-Nadachowska et al., 2016

Pokračování Tabulka 1

<i>Scorlupella discolor</i>	27	jeden pár	I	homologní autozomy	Maryańska-Nadachowska et al., 2016
<i>Thabena sp.</i>	27	jeden pár	I	homologní autozomy	Maryańska-Nadachowska et al., 2016
<i>Zopherisca penelopeae</i>	27	jeden pár	I	homologní autozomy	Maryańska-Nadachowska et al., 2016
<i>Zopherisca tendinosa</i>	27	jeden pár	T	homologní autozomy	Maryańska-Nadachowska et al., 2016
Auchenorrhyncha: Myerslopiidae					
<i>Mapucheia chilensis</i>	18	jeden pár	T	homologní autozomy	Golub et al., 2014
Heteroptera: Coreidae					
<i>Acanonicus hahni</i>	19	jeden pár	T	homologní autozomy	Bardella et al., 2013
<i>Althos obscurator</i>	25	jeden pár	T	homologní autozomy	Bardella et al., 2013
<i>Athaumastus haematicus</i>	21	jeden pár	T	homologní autozomy	Bardella et al., 2013
<i>Camptischium clavipes</i>	21	jeden pár	T	homologní autozomy	Bardella et al., 2013
<i>Cebrenis sp.</i>	23	jeden pár	T	homologní autozomy	Bardella et al., 2013
<i>Holhymenia histrio</i>	27	jeden pár	T	homologní autozomy	Bardella et al., 2013
<i>Holhymenia rubiginosa</i>	27	jeden pár	T	homologní autozomy	Bardella et al., 2013
<i>Hypselonotus fulvus</i>	19	jeden pár	T	homologní autozomy	Bardella et al., 2013
<i>Hypselonotus interruptus</i>	19	jeden pár	T	homologní autozomy	Bardella et al., 2013
<i>Chariesterus armatus</i>	25	jeden pár	T	homologní autozomy	Bardella et al., 2013
<i>Leptoglossus gonagra</i>	21	jeden pár	T	homologní autozomy	Bardella et al., 2013
<i>Leptoglossus zonatus</i>	21	jeden pár	T	homologní autozomy	Bardella et al., 2013
<i>Pachylis argentinus</i>	15	jeden pár	-	homologní autozomy	Papeschi et al., 2003
<i>Phitia picta</i>	21	jeden pár	T	homologní autozomy	Bardella et al., 2013
<i>Spartocera cf. fusca</i>	23	jeden pár	T	homologní autozomy	Bardella et al., 2013
<i>Zicca annulata</i>	23	jeden pár	T	homologní autozomy	Bardella et al., 2013
Heteroptera: Largidae					
<i>Largus fasciatus</i>	13	jeden pár	ST	homologní autozomy	Salanitra et al., 2017
<i>Largus rufipennis</i>	13	jeden klastr	T	gonozom	Salanitra et al., 2017
Heteroptera: Pentatomidae					
<i>Antiteuchus tripterus</i>	14	jeden pár	T	homologní autozomy	Bardella et al., 2013
<i>Arvelius albopunctatus</i>	14	jeden pár	T	homologní autozomy	Bardella et al., 2013
<i>Edessa impura</i>	14	jeden pár	T	homologní autozomy	Bardella et al., 2013
<i>Edessa meditabunda</i>	14	jeden pár	T	homologní autozomy	Bardella et al., 2013

Pokračování Tabulka 1

<i>Edessa rufomarginata</i>	14	jeden pár	T	homologní autozomy	Bardella et al., 2013
<i>Eurydema oleracea</i>	14	jeden pár	-	gonozomy	Grozeva et al., 2011
<i>Euschistus cornutus</i>	14	jeden pár	T	homologní autozomy	Bardella et al., 2013
<i>Euschistus heros</i>	14	jeden pár	I	homologní autozomy	Bardella et al., 2013
<i>Graphosoma lineatum</i>	14	jeden klastr	T	gonozom	Grozeva et al., 2011
<i>Nezara viridula</i>	14	jeden pár	ST	homologní autozomy	Papeschi et al., 2003
Heteroptera: Pyrrhocoridae					
<i>Dysdercus albofasciatus</i>	12	dva klastry	-	gonozom	Bressa et al., 2009
<i>Dysdercus fulvoniger</i>	13	jeden pár	T	homologní autozomy	Bardella et al., 2013
<i>Dysdercus chaquensis</i>	13	jeden pár	T	homologní autozomy	Bressa et al., 2009
<i>Dysdercus imitator</i>	13	jeden pár	T	homologní autozomy	Bardella et al., 2013
<i>Dysdercus ruficollis</i>	13	jeden pár	T	homologní autozomy	Bressa et al., 2009
<i>Pyrrhocoris apterus</i>	23	jeden pár	I	homologní autozomy	Bardella et al., 2013
Heteroptera: Reduviidae					
<i>Dipetalogaster maxima</i>	22	jeden klastr	I	gonozom	Panzera et al., 2012
<i>Eratyrus cuspidatus</i>	23	jeden pár	-	gonozomy	Panzera et al., 2012
<i>Mepraia gajardoi</i>	23	jeden klastr	T	gonozom	Panzera et al., 2012
<i>Mepraia spinolai</i>	23	jeden klastr	T	gonozom	Panzera et al., 2012
<i>Panstrongylus chinai</i>	23	jeden pár	T	homologní autozomy	Panzera et al., 2012
<i>Panstrongylus lignarius</i>	23	jeden pár	T	homologní autozomy	Panzera et al., 2012
<i>Panstrongylus megistus</i>	21	jeden pár	T	homologní autozomy	Panzera et al., 2012
<i>Psammolestes tertius</i>	22	jeden pár	T	gonozomy	Panzera et al., 2012
<i>Rhodnius colombiensis</i>	22	jeden klastr	T	gonozom	Panzera et al., 2012
<i>Rhodnius domesticus</i>	22	jeden pár	T	gonozomy	Panzera et al., 2012
<i>Rhodnius pallescens</i>	22	jeden pár	T	gonozomy	Panzera et al., 2012
<i>Rhodnius prolixus</i>	22	jeden klastr	T	gonozom	Panzera et al., 2012
<i>Triatoma boliviana</i>	22	jeden klastr	-	gonozom	Panzera et al., 2012
<i>Triatoma brasiliensis</i>	22	jeden pár	-	homologní autozomy	Panzera et al., 2012
<i>Triatoma carcavalloi</i>	22	jeden pár	I	homologní autozomy	Panzera et al., 2012
<i>Triatoma carrioni</i>	22	jeden klastr	-	gonozom	Panzera et al., 2012
<i>Triatoma delpontei</i>	22	jeden pár + jeden klastr	I	homologní autozomy + gonozom	Panzera et al., 2012
<i>Triatoma dimidiata</i>	23	jeden pár	T	homologní autozomy	Panzera et al., 2012

Pokračování Tabulka 1

<i>Triatoma flavida</i>	23	jeden pár	-	homologní autozomy	Panzera et al., 2012
<i>Triatoma garciabesi</i>	22	jeden klastr	-	gonozom	Panzera et al., 2012
<i>Triatoma infestans</i>	22	jeden pár	I	homologní autozomy	Panzera et al., 2012
<i>Triatoma lecticularia</i>	22	jeden pár	-	homologní autozomy	Panzera et al., 2012
<i>Triatoma maculata</i>	22	jeden pár	T	gonozomy	Panzera et al., 2012
<i>Triatoma mattogrossensis</i>	22	jeden pár	I	gonozomy	Panzera et al., 2012
<i>Triatoma mazzottii</i>	23	jeden pár	-	homologní autozomy	Panzera et al., 2012
<i>Triatoma nitida</i>	21	jeden pár	T	homologní autozomy	Panzera et al., 2012
<i>Triatoma pallidipennis</i>	23	jeden pár	-	homologní autozomy	Panzera et al., 2012
<i>Triatoma phyllosoma</i>	23	jeden pár	-	homologní autozomy	Panzera et al., 2012
<i>Triatoma platensis</i>	22	jeden klastr	-	gonozom	Panzera et al., 2012
<i>Triatoma protracta</i>	23	jeden pár	I	homologní autozomy	Panzera et al., 2012
<i>Triatoma pseudomaculata</i>	22	jeden pár	T	homologní autozomy	Panzera et al., 2012
<i>Triatoma rubrovaria</i>	22	jeden pár	-	homologní autozomy	Panzera et al., 2012
<i>Triatoma sherlocki</i>	22	jeden pár	-	homologní autozomy	Panzera et al., 2012
<i>Triatoma sordida</i>	22	jeden klastr	T	gonozom	Panzera et al., 2012
<i>Triatoma tibiamaculata</i>	23	jeden pár	-	homologní autozomy	Panzera et al., 2012
<i>Triatoma vandae</i>	22	jeden pár	-	gonozomy	Panzera et al., 2012
<i>Triatoma vitticeps</i>	24	jeden pár	T	gonozomy	Panzera et al., 2012
<i>Triatoma wygodzinsky</i>	22	jeden pár	-	homologní autozomy	Panzera et al., 2012
Heteroptera: Tingidae					
<i>Agramma femorale</i>	14	jeden klastr	-	gonozom	Golub et al., 2015
<i>Dictyla echii</i>	14	jeden pár	T	gonozomy	Golub et al., 2016
<i>Dictyla rotundata</i>	14	jeden pár	I	homologní autozomy	Golub et al., 2016
<i>Elasmotropis testacea</i>	14	jeden pár	ST	homologní autozomy	Golub et al., 2015
<i>Lasiacantha capucina</i>	14	jeden pár	I	homologní autozomy	Golub et al., 2016
<i>Phisatocheila confinis</i>	14	jeden pár	I	homologní autozomy	Golub et al., 2016
<i>Stephanitis caucasica</i>	14	jeden pár	ST	homologní autozomy	Golub et al., 2016
<i>Stephanitis pyri</i>	14	jeden pár	I	homologní autozomy	Golub et al., 2016
<i>Tingis cardui</i>	14	jeden pár	ST	homologní autozomy	Golub et al., 2016
<i>Tingis crispata</i>	14	dva klustry	I, ST	gonozomy	Golub et al., 2015