

**Univerzita Karlova v Praze**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie  
Obor: Ekologická a evoluční biologie



**Argam Alaverdyan**

**Využití cytogenetických metod v taxonomii pavoukovců (Arachnida)**  
Use of cytogenetical methods in taxonomy of Arachnida (Arachnida)

Bakalářská práce

Vedoucí bakalářské práce: RNDr. František Štáhlavský, Ph.D.

Praha 2015

## *Poděkování*

Rád bych poděkoval svému školiteli RNDr. Františku Štáhlavskému, Ph.D. za pomoc při psaní této práce, za ochotu poradit kdykoliv bylo třeba a za nelimitovanou trpělivost s mými dotazy. Zároveň bych chtěl poděkovat i všem ostatním, kteří mě při psaní této práce podporovali. Poslední a největší poděkování patří mé rodině za její bezmeznou pomoc při mém studiu.

## **Prohlášení:**

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

V Praze, 10. 5. 2015

Podpis:

## **Abstrakt**

Bakalářská práce se věnuje otázce možnosti využití cytogenetických metod v taxonomii pavoukoců (Arachnida). Pro pochopení této otázky je třeba analyzovat dostupné informace o mezidruhové a vnitrodruhové variabilitě karyotypů jednotlivých řádů. Na počátku práce jsou popsány použité cytogenetické metody u pavoukoců, díky kterým jsou získávány základní informace o karyotypu, jako je diploidní počet chromozomů, morfologie chromozomů a případná přítomnost pohlavních chromozomů. Hlavní část práce se zaměřuje na popis variability karyotypů vybraných řádů (krabovci, štírenky, štírci, štíři, sekáči a pavouci) a na základě těchto údajů zvažuje případnou možnost využití cytogenetických metod pro taxonomické účely u jednotlivých skupin. Součástí práce je i aktuální počet popsáných rodů (druhů), spolu s počtem cytogeneticky prozkoumaných rodů (druhů) z vybraných řádů.

**Klíčová slova:** pavoukovci, taxonomie, cytogenetické metody, variabilita, karyotypy, chromozomy, pohlavní chromozomy

## **Abstract**

This bachelor thesis deals with the use of cytogenetic methods in taxonomy of Arachnida. To understand this matter, we need to analyse available information about inter and intraspecific karyotype variability of individual orders. At the beginning of the thesis there is a description of cytogenetic methods used with Arachnida. They are used to gather the karyotype's fundamental information, such as the diploid number of chromosomes, chromosome morphology and possible occurrence of sex chromosomes. Main part of the thesis is focused on describing karyotypes of selected orders (Amblypygi, Palpigradi, Pseudoscorpiones, Scorpions, Opiliones and Araneae) and considering the convenience of use of cytogenetic methods for their taxonomy based on these information. The thesis includes current number of described genera (species) of the orders, as well as a number of cytogenetically analyzed genera (species) for comparison.

**Key words:** Arachnida, taxonomy, cytogenetic methods, variability, karyotypes, chromosomes, sex chromosomes

# Obsah

<b>Úvod</b> .....	1
<b>1. Cytogenetické metody použité u pavoukoců</b> .....	2
<b>2. Karyotypová variabilita pavoukoců (Arachnida)</b> .....	5
2.1. Krabovci (Amblypygi) .....	6
2.2. Štírenky (Palpigradi).....	7
2.3. Štírci (Pseudoscorpiones) .....	8
2.4. Štíři (Scorpiones).....	10
2.5. Sekáči (Opiliones) .....	13
2.6. Pavouci (Araneae) .....	18
<b>Závěr</b> .....	25
<b>Seznam literatury</b> .....	27
<b>Přílohy</b> .....	35

## Úvod

Rozkvět cytogenetiky nastal na začátku 20. století, kdy vznikla genetika sama o sobě. Postupné objevování nových cytogenetických metod vedlo k dalšímu, lepšímu porozumění stavby a funkčnosti chromozomů v karyotypu. Největší pozornost se věnovala pochopitelně studiu lidského karyotypu, ale ani ostatní organismy nezůstaly opomenuty. Pro odhalení morfologie a chování chromozomů se využívají různé barvicí metody. Z počátku způsoby zobrazení nebyly tak přesné. Příkladem může být lidský karyotyp, u kterého se mylně několik desítek let domnívalo, že počet chromozomů je  $2n=48$ , ale s vývojem nových technik došlo k upřesnění na  $2n=46$  (Tijo & Levan 1956). To je ukázkou toho, jak je rozvoj nových barvicích metod a technik důležitý pro správné zobrazení a pochopení karyotypu. Využití cytogenetických metod může být nápomocné v taxonomických studiích, jelikož případné druhově specifické rozdíly karyotypů mohou pomoci k přesnější identifikaci druhů např. u morfologicky uniformních skupin.

U pavoukoců (Arachnida) jsou cytogenetické práce orientovány převážně na roztoče (Acari), pavouky (Aranea), sekáče (Opiliones), štíry (Scorpiones) a štirky (Pseudoscorpiones). Pavoukovci mají velkou variabilitu v počtu i morfologii chromozomů ( $2n=2-175$ ). Stejně tak mají i odlišný systém pohlavních chromozomů v rámci řádů, například u štirů nebyly zaznamenány žádné pohlavní chromozomy, kdežto u štirků převažuje systém X0. Sekáči naopak disponují pohlavním systémem XY, ale objevují se zde i gonozomy Z, W u druhu *Mitopus mario* (Fabricius, 1779) (Tsurusaki & Cokendolpher 1990). Odlišnou situaci představují pavouci, u nichž se vyskytuje převážné systém  $X_1X_20$ , ovšem jsou zaznamenány i odvozené systémy pohlavních chromozomů. Je tedy zřejmé, že pavoukovci představují cytogeneticky velmi diverzifikovanou skupinu a z toho důvodu jsou do bakalářské práce zahrnuty jen některé řády, konkrétně krabovci (Amblypygi), štírenky (Palpigradi), štirci (Pseudoscorpiones), štíry (Scorpiones), sekáči (Opiliones) a pavouci (Araneae).

Cílem této práce je prozkoumat, které cytogenetické metody byly u vybraných skupin pavoukoců použity, jaké výsledky přinesly, a jaká je jejich možná aplikace v taxonomii. S tím souvisí přehled, jak jsou jednotlivé řády cytogeneticky prozkoumané a co bylo zatím zjištěno o jejich vnitrodruhové a mezidruhové variabilitě karyotypů jednotlivých skupin. Vzhledem k převaze standardních cytogenetických analýz je porovnání variability založeno především na klasických parametrech karyotypů tj. diploidnímu počtu  $2n$ , morfologii, velikosti chromozomů a v některých případech i detailech o pohlavních chromozomech.

# 1. Cytogenetické metody použité u pavoukoců

Cytogenetika je částí genetiky, která se zabývá studiem funkčnosti a stavby buněk, převážně chromozomů. Jako zobrazovací metody chromozomů se používají různé proužkovací metody, barvicí roztoky nebo na molekulární úrovni hybridizace specifických sond vizualizovaných hlavně pomocí fluorescenčního značení.

## **Giemsa**

Konvenční barvení Giemsou (Obr. 1A) slouží k obarvení celých chromozomů, a je tedy vhodné pro určení počtu chromozomů, případně jejich morfologie (např. Šťáhlavský & Král 2004). Většinou se jedná o 3-5% roztok Giemsy ve fosfátovém pufru. Díky poskytnutí základních informací o karyotypu tj. počet chromozomů a většinou i jejich morfologie, je tato metoda nejpoužívanější (zhruba ve více než 90 % prací). Přestože barvení Giemsou patří jednoznačně mezi nejčastější barvicí metody, ne vždy poskytne potřebné detailní informace ohledně karyotypu a je doprovázeno ostatními cytogenetickými metodami (např. C proužkování).

## **C proužkování**

Diferenciální barvení pomocí C proužkování (Obr. 1B) se používá k zobrazení podélných sekvencí proužků na jednotlivých chromozomech díky jejich různé intenzitě zbarvení. Tato metoda umožňuje lokalizaci heterochromatinových bloků na chromozomech, díky nimž napomáhá lokalizovat oblasti centromer (např. Dolejš et al. 2010) a případně odhalení chromozomových přestaveb.

## **Stříbření (AgNOR)**

Diferenciální barvení pomocí stříbření ( $\text{AgNO}_3$ ) (Obr. 1C) umožňuje odhalit místa aktivních ribosomálních genů tvořící organizátor jadérka (Nucleolus organizer region – NOR). S výskytem NORu bývá často spojená přítomnost sekundární konstriktce. K vizualizaci je obvykle použita impregnace koloidním stříbrem (Howell & Black 1980).

## **FISH**

Fluorescenční *in situ* hybridizace (FISH) (Obr. 1D) je metoda navázání speciální nukleotidové sekvence (sondy) na komplementární úsek DNA na chromozomu a její následné detekce. Nejčastější značení sondy bývá fluorochromem, který signalizuje v jiné části spektra než fluorochrom použitý pro zbarvení chromozomů, to umožňuje rozlišit odlišný signál za použití příslušných filtrů na fluorescenčním mikroskopu.

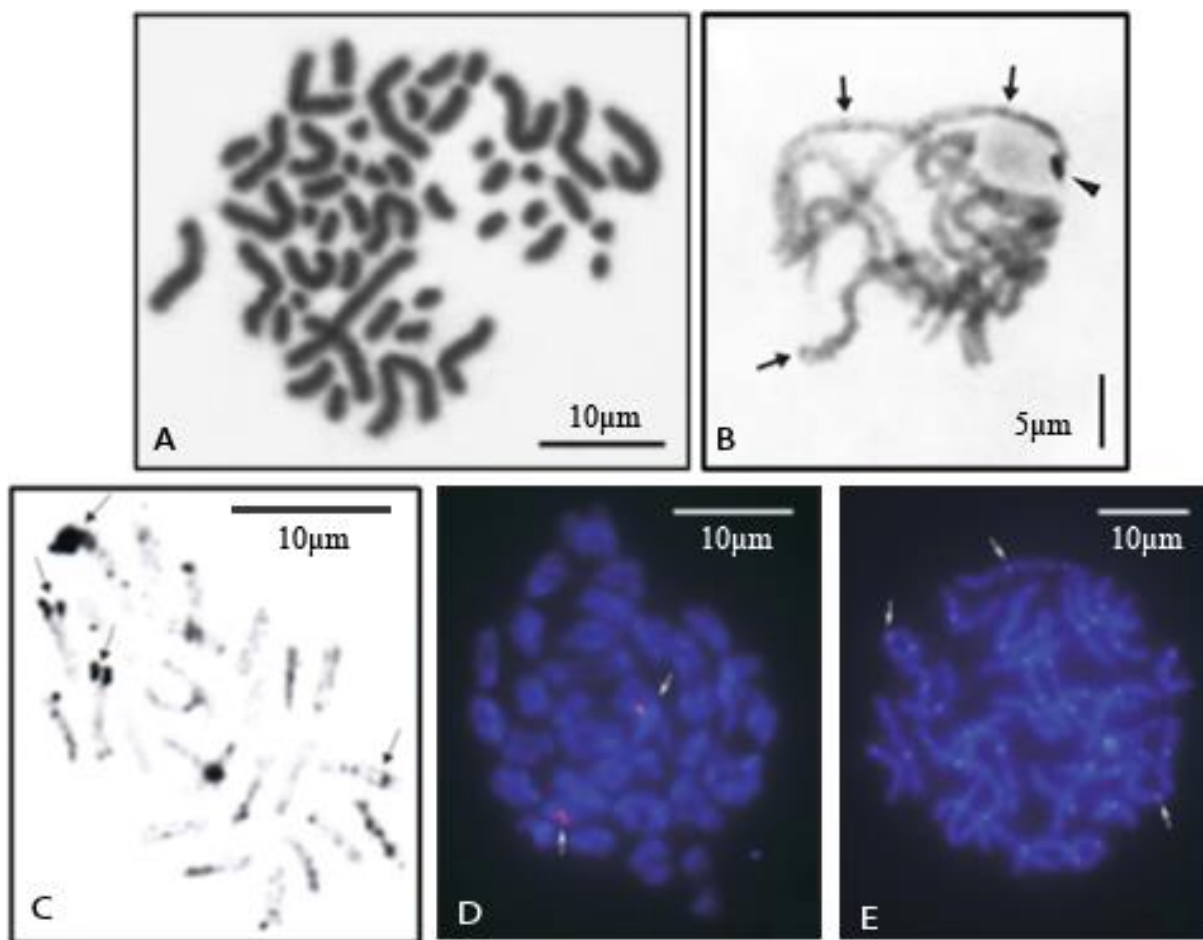
## **DAPI a CMA<sub>3</sub>**

Fluorescenční barviva DAPI (4',6-diamidin-2-fenylindol) a CMA<sub>3</sub> (chromomycine A<sub>3</sub>) (Obr. 1E) se používají k zbarvení oblastí DNA bohaté na AT báze (DAPI) respektive GC báze (CMA<sub>3</sub>). Fluorescenční barvení bází slouží k zobrazení heterochromatinu na chromozomech (např. Král et al. 2008).

## **Ostatní**

Acetic orcein je červené barvivo extrahované z lišejníků, které bylo od 40. let používáno k barvení chromozomů (La Cour 1941). Tato metoda slouží k vypočítání chromozomů v preparátu a byla použita například v několika pracích Troiano (1990; 1997). Dnes je preferovanější barvení Giemsou, které dodává lepší výsledky a nahradila tuto metodu ve většině studií.

Heidenhainovo barvení iron haematoxylinem je cytologická metoda, jež se používá pro barvení chromatinu a chromozomů a poskytuje černo-šedý snímek karyotypu (Avwioro 2011). Haematoxylin se získává z jádra kampeškového dřeva. Tato metoda byla použita pouze u dvou prací společně s barvením Giemsou (viz kapitola 2.6).



**Obrázek 1: Ukázky různých typů barvení použitých u pavoukoců. A)** barvení Giemsou (*Euscorpius neradi*) spermatogoniální metafáze  $2n=48$  (Kovařík et al. 2013); **B)** C proužkování (*Eukoenia spelaea*) hlava šipky ukazuje na velký blok konstitutivního heterochromatinu. Šipky míří na intercalární nebo terminální bloky heterochromatinu u bivalentů (Král et al. 2008); **C)** Stříbření (*Nephilengys cruentata*)  $2n=26$ . Šipky ukazují na 4 oblasti NOR (Araujo et al. 2005); **D)** FISH (*Heterophrynus longicornis*) Diplotene s 33 bivalenty, šipky označují ribosomální klastry ve dvou bivalentech (Paula-Neto et al. 2013); **E)** DAPI a CMA<sub>3</sub> (*Heterophrynus longicornis*) Šipky ukazují na heterochromatiny v pericentromerické oblasti u většiny bivalentů (Paula-Neto et al. 2013)



## 2. Karyotypová variabilita pavoukoců (Arachnida)

Pavoukocí (Arachnida) spadají do podkmene klepítkatci (Chelicerata) kmene členovci (Arthropoda). Jsou v současné chvíli nejčastěji děleni do 11 řádů: roztoči (Acari), krabovci (Amblypygi), pavouci (Araneae), sekáči (Opiliones), štírenky (Palpigrady), štírci (Pseudoscorpiones), roztočovci (Ricinulei), štíři (Scorpions), solifugy (Solifugae), krátkochvosti (Schizomida) a bičnatci (Uropygida). Roztočovci, krátkochvosti, solifugy a bičnatci nemají dosud publikované práce zaměřující se na cytogenetiku, tedy nebudou předmětem mého zkoumání. Dále nebudu z obsahového důvodu rozebírat roztoče. Zaměřím se na z části cytogeneticky prozkoumané řády, a to krabovce, štírenky a mnohem víc karyotypově zmapované štírky, štíry, sekáče a pavouky (viz Tab. 1).

### Tabulka 1: Celkový počet známých rodů (druhů) u jednotlivých řádů pavoukoců a počet rodů respektive druhů, které byly cytogeneticky prozkoumané.

Počty jsou uvedeny na základě publikovaných prací do 10. 8. 2015. Čísla v závorce uvádí celkový počet včetně diplomových prací. Zdroje u následujících řádů:

**Krabovci:** Harvey 2013a, Paula-Neto et al. 2013, Vítková et al. 2005 a diplomové práce od Sember 2010 a Jílková 2013; **Štírenky:** Harvey 2013b a Král et al. 2008; **Štírci:** Harvey 2013c a Šťáhlavský 2015; **Štíři:** Rein 2015 a Schneider et al. 2015; **Sekáči:** Kury 2014 a Tsurusaki et al. 2015; **Pavouci:** World Spider Catalogy 2015 a Araujo et al. 2015a

Řád	Celkový počet rodů	Celkový počet druhů	Cytogeneticky prozkoumané rody	Cytogeneticky prozkoumané druhy
Krabovci	17	184	2(11)	2(23)
Štírenky	6	86	1	2
Štírci	446	3445	25	51
Štíři	210	2213	38	105
Sekáči	706	6565	45	85
Pavouci	3960	45654	291	810

## 2.1. KRABOVCI (AMBLYPYGI)

Krabovci (Amblypygi) je malá skupina pavoukoců obsahující přes 180 druhů, rozdělená do dvou podřádů: Paleoamblypygi a Euamblypygi (Harvey 2013a) a z cytogenetického hlediska málo prostudovaná. V současné chvíli v rámci tohoto řádu existuje pouze jediná podrobná publikovaná práce Paula-Neto et al. 2013 se zaměřením na cytogenetickou charakteristiku, konkrétně na druh brazilského krabovce *Heterophrynus longicornis* (Butler, 1873). V této práci se využívá kombinace konvenčního barvení Giemsou, diferenciální barvení C-proužkováním, stříbřením a dále fluorescenční *in situ* hybridizace s pDm 238 rDNA sondou a DAPI. Byl zjištěn počet chromozomů  $2n=66$  a určena jejich morfologie: 3 submetacentrické, 24 metacentrické, 6 subtelocentrické, bez přítomnosti pohlavních chromozomů. C-proužkování ukázalo přítomnost pericentromerického konstitutivního heterochromatinu na většině chromozomů, podobné výsledky přinesl i FISH a DAPI. Stříbření odhalilo NORy v terminální oblasti dvou metacentrických chromozomů. FISH ukázal, že 4 chromozomy ve spermatocytech zahrnují 45S ribozomální gen. Další druh v tomto řádu, který má popsany počet chromozomů, je *Damon medius* (Herbst, 1797)  $2n=70$  (Vítková et al. 2005). Publikované údaje zatím neumožňují posouzení možných mezidruhových rozdílů, a tudíž není z těchto údajů možné odvodit možnost využití cytogenetických dat v taxonomii tohoto řádu. Na Přírodovědecké fakultě jsou nicméně k dispozici také zatím nepublikované údaje z diplomových prací (Sember 2010; Jílková 2013), které rozšiřují poznatky z této skupiny.

Analýza dalších 16 druhů (Sember 2010) vykazuje velký rozsah v diploidním počtu chromozomů  $2n=24-86$ . Další poznatek z této práce přináší systém pohlavních chromozomů XY/XX zaznamenaného u *Paraphrynus mexicanus* (Bilimek, 1867). Pohlavní systém se podařilo detekovat i u příbuzného druhu *P. aff. mexicanus* (Jílková 2013), jedná se o systém  $XY_1Y_2$ . Jílková (2013) se domnívá, že tento systém pravděpodobně vznikl Robertsonovou translokací mezi akrocentrickým chromozomem X a jedním akrocentrickým autozomem. Jediný rod *Phrynichus* má cytogenetická data u více druhů (4). Jednotlivé druhy se liší diploidním počtem chromozomů až na dvojici *P. deflersi arabicus* Weygoldt, 2003 a *P. dhofarensis* (Weygoldt, Pohl & Polak, 2002) se stejným počtem  $2n=30$ . Přes shodu v  $2n$  se *P. dhofarensis* liší větším počtem metacentrických párů od *P. deflersi arabicus* (Sember 2010).

Krabovci vykazují velký rozptyl v počtu chromozomů ( $2n=24-86$ ), což není ve třídě Arachnida neobvyklé, například štírci mají  $2n=7-143$  (viz kapitola 2.3) nebo štíři mají  $2n=5-175$  (viz kapitola 2.4) Předpokládá se, že je u krabovců původní větší počet chromozomů a karyotypová evoluce vede k redukci v počtu chromozomů fúzemi (Sember 2010). Příklad doložené mezidruhové variability u rodu *Phrynichus* naznačuje, že cytogenetické metody pro taxonomické účely mohou být alespoň u tohoto druhu využitelné. U ostatních rodů je nicméně třeba více cytogenetických dat pro vyvozování podobných závěrů.

## 2.2. ŠTÍRENKY (PALPIGRADI)

Štírenky (Palpigradi) jsou posledním objeveným řádem třídy pavoukoců s prvním popsáním druhem v roce 1885 (Christian et al. 2014) a obsahují něco málo přes 80 druhů rozdělených do dvou čeledí Eukoeneriidae a Prokoeneriidae (Harvey 2013b). Podobně jako u kraboců (viz kapitola 2.1) ani štírenkám se nevěnuje mnoho studií, na jejich cytogenetickou analýzu se zaměřuje pouze jedn publikace.

V současnosti jsou popsány karyotypy dvou druhů *Eukoeneria spelaea* (Peyerimhoff, 1902) a *Eukoeneria mirabilis* (Grassi & Calandruccio, 1885) (Král et al. 2008). Cytogenetická analýza těchto dvou druhů zahrnuje barvení Giemsou, C-proužkování, stříbření a barvení chromomycinem A<sub>3</sub> metylovou zelení, nebo metylovou zelení a DAPI. Zjištěný počet chromozomů byl u *E. spelaea*  $2n=18$  a u *E. mirabilis*  $2n=14$  bez přítomnosti pohlavních chromozomů. C-proužkování odhalilo velký blok konstitutivního heterochromatinu u jednoho bivalentu a pár menších u dalších bivalentů. Barvení chromomycinem A<sub>3</sub> s AgNO<sub>3</sub> prokázalo bohatost GC bází u vzdálené částí bivalentu propojeného s jadérkem. NOR oblasti byly zobrazeny jen v terminální oblasti jednoho chromozomu. Podle autorů by karyotyp *E. mirabilis* mohl být odvozen od *E. spelaea* sérií dvou tandemových fúzí.

Štírenky mají nízký počet ( $2n=14-18$ ) velikostně malých uniformních chromozomů (všechny akrocentrické). Navzdory tomu, že údaje o chromozomech pocházejí zatím pouze ze dvou druhů, zdá se, že rozdílný počet chromozomů může být v rámci této skupiny druhově specifický a cytogenetická data tak mohou napomoci při identifikaci druhů, které jsou morfologicky velmi uniformní. Pro prohloubení znalosti karyotypu u štírenek je potřeba více prací než je v současné době dostupných.

### 2.3. ŠTÍRCI (PSEUDOSCORPIONES)

Štírce (Pseudoscorpiones) představují čtvrtý druhově nejpočetnější řád pavoukoců (Arachnida) s více než 3400 popsány druhy, které se dělí do 2 podřádů a 25 čeledí (Harvey 2013c). Přes značnou druhovou bohatost a v některých případech i vysokou abundanci, patří spíše k méně cytogeneticky prostudovaným řádům pavoukoců. Dosud byly publikované informace o chromozomech 51 druhů z 25 rodů (viz Tab. 1, Obr. 7, přílohy) (Šťáhlavský 2015).

První informace o chromozomech štírců pocházejí ze studií spermatogeneze a histologické preparáty v těchto případech přinášejí pouze základní údaje o počtech chromozomů bez bližších podrobností (Sokolow 1926; Boissin & Manier 1966). Podrobnosti o karyotypech u štírců přinesly až cytogenetické analýzy za použití barvení acetic orceinu (Troiano 1990; 1997) a Giemsy (např. Šťáhlavský et al. 2012b). Jiné cytogenetické techniky a diferenační barvení zatím u štírců buď nepřinesly výsledky, nebo nebyly použity (např. Šťáhlavský & Král 2004).

První podrobnější analýza karyotypu štírců byla provedena v oblasti jihozápadních Alp u rodu *Roncus* z čeledi Neobisiidae za použití acetic orceinu (Troiano 1990). Konkrétně se jednalo o druhy: *Roncus andreinii* Caporiacco, 1925, *Roncus tuberculatus* Gardini, 1991, *Roncus binaghii* Gardini, 1991 a *Roncus ingaunus* Gardini, 1991. V současné chvíli se jedná o nejpodrobněji cytogeneticky zpracovaný rod štírců. Z oblasti Alp, ale i dalších míst Evropy byly totiž později popsány karyotypy dalších osmi druhů (Troiano 1997; Zaragoza & Šťáhlavský 2008; Šťáhlavský et al. 2013). Všechny dosavadní výsledky jasně ukazují, že je velký rozdíl jak v počtu chromozomů, tak i v jejich morfologii. Diploidní počty se pohybují od  $2n=52$  u *Roncus andreinii* s převážně akrocentrickými chromozomy (Troiano 1990), až po  $2n=16$  u *Roncus montsenyensis* s většinou metacentrickými chromozomy (Zaragoza & Šťáhlavský 2008). V rámci tohoto rodu byly navíc zjištěny druhové rozdíly v systému chromozomového určení pohlaví (XY i X0). Systém XY je pravděpodobně odvozený stav způsobený přestavbami mezi původním pohlavním chromozomem X a autozomy (Troiano 1990). U všech ostatních čeledí štírců se totiž vyskytuje pouze systém X0 a předpokládá se, že je pro štírky původní (např. Šťáhlavský et al. 2005; 2006). Variabilita počtu chromozomů u rodu *Roncus* se jeví jako druhově specifická a budoucí širší využití cytogenetických metod u čeledi Neobisiidae by mohlo pomoci k identifikaci druhů s jinak velmi uniformní morfologií. Takovým příkladem může být rozlišení druhu *Roncus montsenyensis* Zaragoza & Šťáhlavský, 2008 od jinak velmi podobného druhu *R. cadinensis* Zaragoza, 2007 na základě znalosti karyotypu (Zaragoza & Šťáhlavský 2008). Bohužel se však jedná o jedinou práci s konkrétním využitím cytogenetických metod v taxonomii štírců.

Dalším rodem, v rámci kterého máme k dispozici větší množství údajů o karyotypech, je rod *Chthonius*, z čeledi Chthoniidae (Šťáhlavský & Král 2004). Oproti rodu *Roncus* byla u rodu *Chthonius* zjištěna v rámci osmi analyzovaných druhů menší variabilita počtu chromozomů  $2n=21-35$ . Z toho navíc 2 druhy podrodu *Chthonius* *Ch. (Ch.) litoralis* Hadži, 1933, *Ch. (Ch.) tenuis* L. Koch, 1873 a 2 druhy podrodu *Ephippiochthonius* *Ch. (E.) fuscimanus* Simon, 1900, *Ch. (E.) tetrachelatus* (Preysslner,

1790) mají dokonce stejné počty chromozomů  $2n=35$  (Šťáhlavský & Král 2004). Nižší variabilita karyotypů se projevuje i tak, že je u některých druhů stejná i morfologie chromozomů, konkrétně *Ch. tenuis* a *Ch. fuscimanus* mají všechny autozomy akrocentrické a relativní velikosti chromozomů se liší jen minimálně (*Ch. tenuis*: 6,96 % - 2,75 %. *Ch. fuscimanus*: 6,56 % - 3,44 %). Oba druhy nicméně patří do různých podrodů a jsou i navzdory téměř stejným karyotypům morfologicky dobře odlišitelné.

Šťáhlavský & Král (2004) předpokládají, že předchůdce samčího karyotypu rodu *Chthonius* měl 17 párů akrocentrických chromozomů, které se velikostně postupně zmenšují, a obsahoval metacentrický pohlavní chromozom X. Dále se domnívají, že ve vývoji došlo k postupné redukci počtu chromozomů díky tandemové a centrální fúzi nebo konverzí akrocentrických chromozomů do dvouramenných. Důkazem může být *Chthonius orthodactylus* (Leach, 1817) a *Chthonius diophtalamus* Daday, 1888, kteří mají  $2n=33$  a ne všechny chromozomy akrocentrické. Vzhledem k těmto zjištěným mezidruhovým rozdílům se dá předpokládat, že i navzdory zjištěné nižší karyotypové variabilitě se počty a morfologie chromozomů může u morfologicky podobných druhů specificky lišit a i v rámci tohoto rodu se mohou cytogenetické charakteristiky využít v taxonomii.

V rámci dalších rodů štírků máme k dispozici údaje o karyotypech většinou nižšího počtu druhů (nejčastěji jen jediný druh). Přesto je zřejmé, že v celém řádu se dá předpokládat možné využití cytogenetických metod v taxonomii. Štírci totiž mají celkově velkou variabilitu chromozomů, ať už se zaměříme na jejich počet (viz Obr. 7, přílohy)  $2n= 7-143$  nebo morfologii (Šťáhlavský et al. 2006; 2012b). Na jedné straně je rod *Olpius* z čeledi Olpiidae, který má dva zástupce se sedmi chromozomy: *Olpium pallipes* (Lucas, 1849) a *Olpium turcicum* Beier, 1949, jejichž chromozomy mají ale odlišnou morfologii. U druhu *O. pallipes* byly navíc zjištěny rozdíly v morfologii chromozomů mezi populací z Řecka s akrocentrickým pohlavním chromozomem X a populací z Portugalska s metacentrickým X (Šťáhlavský et al. 2006). Tuto zjištěnou vnitrodruhovou variabilitu nicméně autoři popisu karyotypů vysvětlují i možnou existencí kryptických druhů a sami doporučují podrobnější analýzu. Na druhé straně s  $2n=143$  je *Cyclatennus* sp. 2 z čeledi Atemnidae. Tyto páry jsou složeny kombinací metacentrických, submetacentrických, subtelocentrických, akrocentrických autozomů a jedním metacentrickým pohlavním chromozomem X. Vysoký počet chromozomů (65-143) se vyskytuje u celé čeledi Atemnidae (Šťáhlavský et al. 2012b). Podobně karyotypové analýzy u čeledi Chernetidae dokládají značnou různorodost v počtech a morfologii chromozomů  $2n=47-74$  (Šťáhlavský et al. 2005; 2009). Dva druhy rodu *Lasiochernes* *L. pilosus* (Ellingsen, 1910) a *L. siculus* Beier, 1961 mají podobný počet chromozomů ( $2n=61$  a  $69$ ), ale vykazují značně odlišné počty jednotlivých morfologických typů chromozomů (Šťáhlavský et al. 2005). U ostatních rodů v čeledi je analyzován pouze jeden druh, k lepšímu porozumění stavby karyotypů a případnému využití cytogenetických metod pro taxonomické účely je třeba více studií, které by se touto otázkou zabývaly.

## 2.4. ŠTÍŘI (SCORPIONES)

Štíři (Scorpiones) jsou rozděleni do 15 (Soleglad & Fet 2003), popřípadě 18 čeledí (Prendini & Wheeler 2005), 210 rodů a přibližně 2213 druhů (Rein 2015), z toho bylo doposud cytogeneticky analyzováno 105 druhů náležících do 11 čeledí (viz Obr. 8, přílohy) (Schneider et al. 2015).

Štíři jsou s ohledem na počet jejich chromozomů velice variabilní. Druh *Tityus bahiensis* (Perty, 1833)  $2n=5$  (Schneider et al., 2009) patří mezi extrémy s jedním z nejnižších počtů chromozomů v celé třídě pavoukoců, druhým extrémem je s nejvyšším počtem chromozomů *Urodacus novaehollandiae* (Peters, 1861) s  $2n=175$  (Shanahan 1989).

Nejprostudovanější a zároveň druhově nejpočetnější čeledi štírů jsou Buthidae, kteří jsou fylogeneticky považováni za hlubokou linii štírů (Soleglad & Fet 2003) s 92 rody a 1050 popsánymi druhy (Rein 2015). Zajímavostí čeledi Buthidae je přítomnost holocentrických chromozomů (Shanahan 1989; Mattos et al. 2013), tedy chromozomů, které nemají lokalizovanou centromeru.

Přestože máme v rámci této čeledi k dispozici informace o chromozomech 20 rodů a 56 druhů (Schneider et al. 2015), pouze u třech rodů jsou analyzovány více než 3 druhy a umožňují tak lepší možnost posouzení cytogenetických dat v taxonomii. Tyto rody nicméně vykazují výrazně odlišnou míru variability. Jedním z lépe prozkoumaných rodů je rod *Androctonus*, u kterého jsou popsány karyotypy 8 druhů, vždy se stejným počtem chromozomů  $2n=24$  (Moustafa et al. 2005; Sadílek et al. 2015). Přestože byly u některých jedinců v rámci různých druhů zjištěny během meiózy multivalenty způsobené reciprokými translokacemi, neměly tyto přestavby vliv na finální karyotyp, a to ani na pozici 18S rDNA klastru (Sadílek et al. 2015). Je to dáno pravděpodobně tím, že holocentrické chromozomy bez specifických sond neumožňují přesnější identifikaci konkrétních chromozomů v karyotypu a mimo první nápadně delší pár chromozomů (který nese 18S rDNA klastr) všechny ostatní chromozomy plynule zmenšují svojí velikost. U tohoto rodu nebyly zjištěny žádné specifické mezidruhové rozdíly mezi karyotypy jednotlivých druhů, a to ani v rámci celého areálu rozšíření tohoto rodu (Sadílek et al. 2015). Karyotypy tak v této chvíli neumožňují zjištění mezidruhových rozdílů a využití v taxonomii rodu.

Podobně uniformní karyotypy mohou být pravděpodobné i u dalších rodů štírů, u kterých ale bylo zatím analyzováno méně druhů, např. dva druhy z rodu *Rophalurus* s  $2n=28$  nebo dva druhy z rodu *Centruroides* s  $2n=26$  (Mattos et al. 2013). Odlišnou situaci reprezentuje rod *Tityus*. V rámci tohoto rodu jsou známy informace o chromozomech 15 druhů. V tomto případě je zjištěná variabilita počtu chromozomů značná, což ale spíše dokládá velkou vnitrodruhovou variabilitu. Zjevné je to zejména u nejlépe prozkoumaného druhu *Tityus bahiensis*, jehož počty chromozomů se pohybují od  $2n=5$  (Piza 1944) až po  $2n=19$  (Piza 1949). Různorodost je vysvětlena díky štěpení větších chromozomů a/nebo fúzí menších chromozomů. Životaschopnost jedinců s takto pozměněnými chromozomy je přisuzována přítomnosti holocentrických chromozomů (Schneider et al. 2009). Poslední analýzy prokázaly, že různé diploidní počty ( $2n=5, 6, 9, 10$ ) mohou pocházet ze stejné lokality a jedná se tak o

skutečně vnitrodruhovou variabilitu. Předcházející studie totiž zahrnovaly různé diploidní počty ( $2n=7-19$ ) (Piza 1947; 1948a; 1948b; 1949) ale z většího počtu populací a tento fakt nebyl tolik zřejmý. Vzhledem k takto vysoké vnitrodruhové variabilitě se využití znalosti karyotypů opět jeví nevyužitelné v taxonomii tohoto rodu. Posledním rodem, v rámci kterého máme informace o chromozomech s větším počtem druhů, je rod *Uroplectes* (Newlands & Martindale 1980). Šest analyzovaných druhů vykazuje určité mezidruhové rozdíly v diploidním počtu chromozomů v rozmezí  $2n=20-48$ , nicméně samotná práce neobsahuje detaily o počtu analyzovaných jedinců a populací, a tak je i u tohoto rodu štirů z čeledi Buthidae využití cytogenetických dat prozatím sporné.

Na rozdíl od čeledi Buthidae ostatní čeledi disponují monocentrickou stavbou chromozomů, ale i u nich se dají najít skupiny s různou, ještě větší variabilitou. Nejvariabilnější skupina patří do čeledi Urodacidae, konkrétně druh *Urodacus novaehollandiae* se zaznamenaným počtem chromozomů  $2n=66-175$  bez přítomnosti pohlavních chromozomů (Shanahan 1989). Variabilita je přisuzována převážně fúzím, ale sama autorka poukazuje na výskyt minimálně dvou výrazně odlišných cytotypů, které by mohli představovat jiné druhy. Výsledky karyotypu byly získány pomocí konvenčního barvení Giemsou. Další použitou cytogenetickou metodou bylo C proužkování, které zobrazilo jeden bod u každého chromozomu v oblasti centromery, tím potvrdilo, že chromozomy rodu *Urodacus* jsou monocentrické. Velký rozptyl v počtu chromozomů  $2n=29-64$  byl popsán i u *U. manicatus* (Thorell, 1876). Variabilita je opět přisuzována fúzím, ale i odlišným populacím z různých oblastí Austrálie. *U. manicatus* disponuje různým složením karyotypu, převážně telocentrickými chromozomy s přítomností alespoň jednoho metacentrického chromozomu. Různorodost karyotypu u *U. manicatus* je přisuzována hybridizací mezi cytotypy v omezené oblasti nebo mezi populačním polymorfismem, kvůli náhodnému driftu nebo selekci (Shanahan 1989). Budoucí cytogenetické práce zaměřené na rod *Urodacus*, s propojením na detailní analýzu vnější morfologie a genetické variability, by mohly ujasnit situaci kolem druhů a využití cytogenetických metod by mohlo být nápomocné taxonomickým účelům.

Další cytogeneticky prozkoumanou čeledí jsou Bothriuridae s 150 popsányými druhy (Rodríguez-Gil et al. 2009) avšak pouze 10 druhů je cytogeneticky analyzováno (Schneider et al. 2015). Jedním z popsáných rodů je *Brachistosternus*, který se dělí do dvou podrodů *Ministernus* a *Brachistosternus*. Počet chromozomů u tohoto rodu je z dosavadních výsledků v rozmezí  $2n=28-46$ . *B. ferrugineus* (Thorell, 1876) z podrodu *Ministernus* a *B. monatus* (Roig-Alsina, 1977) z podrodu *Brachistosternus* mají stejný počet chromozomů  $2n=46$ , i stejnou morfologii chromozomů. Kdežto *B. pentheri* (Mello-Leitão, 1931) z podrodu *Brachistosternus* má dva cytotypy:  $2n=46$  a  $2n=42$  (Rodríguez-Gil et al. 2009). Autor poukazuje na morfologickou uniformitu druhu *B. ferrugineus* i přes jeho široké geografické rozšíření, zatímco u *B. pentheri* jsou morfologické rozdíly v rámci jednotlivých populací. Tyto rozdíly u *B. pentheri* spolu s odlišnými cytotypy by mohly znamenat, že se jedná o jiný poddruh nebo druh. Cytogenetické metody napomohly k rozlišení potenciálního nového druhu u populací *B.*

*pentheri* a lze se domnívat, že i v budoucnu mohou sloužit k taxonomickým účelům u rodu *Brachistosternus*.

Čeď Liochelidae má rozptyl chromozomů  $2n=54-174$  (Yamazaki et al. 2001; Newlands & Cantrell 1985), což patří mezi největší rozptyly v celé třídě pavoukovců (Arachnida). Druh *Liocheles australasiae* (Fabricius, 1775) s  $2n=54-64$  disponuje metacentrickými a telocentrickými chromozomy, které byly zobrazeny pomocí barvení Giemsou. Rozptyl v počtu chromozomů může být dán fúzí nebo štěpením (Yamazaki et al. 2001) nicméně je třeba získat více informací k pochopení stavby karyotypu rodu *Liocheles*. Více druhů je analyzováno z rodu *Hadogenes*. Ještě před karyotypovou analýzou se vědci domnívali, že *H. lawrencei* Newlands, 1972 je synonymem pro *H. tityrus* (Simon, 1888), ale počet chromozomů  $2n=132$  pro *H. lawrencei* a  $2n=168$  pro *H. tityrus* potvrdil, že se jedná o odlišné druhy. Podobná situace je u *H. troglodytes* (Peters, 1861) a *H. gracilis* Hewitt, 1909 morfologicky skoro identické, ale s odlišným počtem chromozomů  $2n=84$  u *H. troglodytes* a  $2n=80$  u *H. gracilis*. Výsledky byly zobrazeny pomocí barvení acetic orceinu (Newlands & Cantrell 1985). Rod *Hadogenes* vykazuje značnou morfologickou uniformnost a karyotypová analýza se zdá být důležitým určovacím klíčem, který napomohl k rozlišení morfologicky totožných druhů.

Poslední více prozkoumanou čeledí štírů jsou Scorpionidae. Ze zatím 299 popsáných druhů (Rein 2015) je cytogeneticky analyzováno 12 druhů (Schneider et al. 2015) převážně z rodu *Heterometrus*. Podobně jako u rodu *Hadogenes* je variabilita v počtu chromozomů značná  $2n=56-112$ . Ovšem u většiny druhů chybí detailnější popis karyotypu. Známa je pouze přítomnost akrocentrických chromozomů u tří druhů z tohoto rodu: *Heterometrus fulvipes*, *H. longimanus*, *H. scaber* (Schneider et al. 2015). Přes rozdílný počet chromozomů u jednotlivých druhů z rodu *Heterometrus*, jsou dostupné informace o této čeledi relativně chudé a bude potřeba více prací, pro lepší analýzu celé čeledi Scorpionidae.

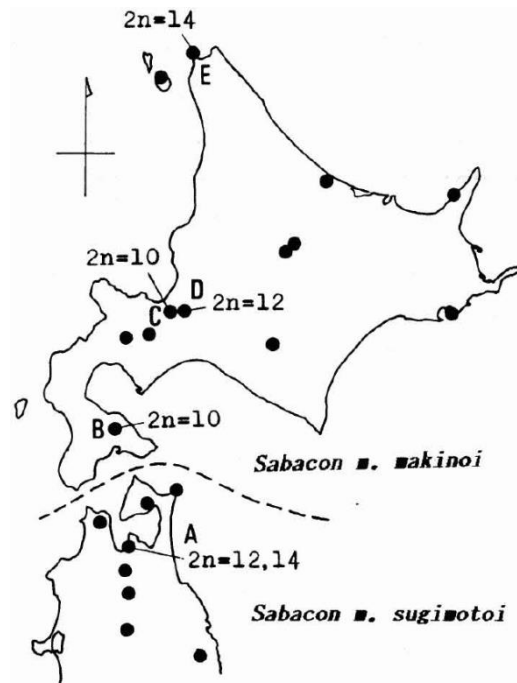


## 2.5. SEKÁČI (OPILIONES)

Sekáči (Opiliones) jsou řádem pavoukoců s celosvětovým rozšířením. Jedná se o třetí nejpočetnější skupinu pavoukoců, u které je počet popsáných druhů v současné chvíli 6565 a ty se tradičně dělí do 4 podřádů: Cyphophthalmi, Eupnoi, Dyspnoi a Laniatores (Kury 2014). Z tohoto počtu jsou k dispozici cytogenetická data u 85 druhů z 15 čeledí (viz Tab. 1) převážně z podřádů Eupnoi. Karyotyp sekáčů je výhradně monocentrický s převahou dvouramenných chromozomů s diploidním počtem od  $2n=10$  až po  $2n=109$  (viz Obr. 9, přílohy). Variabilita karyotypu je v případě *Psathyropus tenuipes* L. Koch, 1878 z čeledi Sclerosomatidae ovlivněná i přítomností B chromozomů (Tsurusaki 2007). Pohlavní systém chromozomů u sekáčů je XY a je rozlišen u 14 druhů převážně z čeledi Sclerosomatidae. Zajímavostí je přítomnost pohlavního systému ZW u *Mitopus mario* z čeledi Phalangiidae který se u žádného jiného pavoukovce nevyskytuje. (Tsurusaki & Cokendolpher 1990).

Přestože mají sekáči velice variabilní karyotypy, možnost posouzení tohoto znaku pro taxonomické účely komplikuje fakt, že pouze 6 čeledí má záznamy o alespoň 3 a více druzích (Tsurusaki et al. 2015). Zaměřím se na čeledi s nejvíce údaji, konkrétně čeled' Sclerosomatidae a Phalangiidae z podřádu Eupnoi, dále Gonyleptidae z podřádu Laniatores a čeledi Nemastomatidae, Sabaconidae a Troglidae z podřádu Dyspnoi.

Z podřádu Dyspnoi je k dispozici nejvíce údajů o karyotypech u rodu *Sabacon* z čeledi Sabaconidae. Celkem byly analyzovány tři druhy tohoto rodu a zjištěný počet chromozomů je  $2n=10-16$ . Zdá se, že karyotypy u tohoto rodu mohou být druhově specifické, jelikož u druhu *S. paradoxus* Simon, 1879 bylo zjištěno  $2n=16$  (Juberthie 1956) a u druhu *S. pygmaeus* Miyosi, 1942  $2n=14$  (Tsurusaki et al. 2015). Zajímavá je i situace u druhu *S. makinoi* Suzuki 1949, u kterého byly zjištěny populace s několika různými karyotypy ( $2n= 10; 12; 14$ ) v závislosti na geografické poloze (Obr. 2) (Tsurusaki 1989). Tsurusaki (1989) předpokládá, že je počet chromozomů  $2n=14$  původní a předcházet redukci chromozomů nejdříve na  $2n=12$  a pak  $2n=10$ . Jako důkaz slouží geografický výskyt karyotypů, kdy  $2n=14$  bylo původně na celé zkoumané oblasti, poté došlo uprostřed areálu k redukci na  $2n=12$  a později ještě jednou na menší oblasti v centru redukce na  $2n=10$ . Porovnáním karyotypů došel Tsurusaki 1989 k výsledku, že redukce je způsobená centrální fúzí dvou akrocentrických chromozomů do jednoho metacentrického chromozomu. Příkladem je populace z japonské oblasti Maruyama kdy je populace s  $2n=10$  složena pouze metacentrickými chromozomy, zatímco populace z Nopporo s  $2n=12$  má dva páry akrocentrických chromozomů. Ovšem sám autor poukazuje na to, že za změnou karyotypu mohou stát jiné mechanismy jako tandemová fúze nebo pericentrická inverze (Tsurusaki 1989). Přes výrazné rozdíly karyotypů a geografické vymezení jednotlivých karyotypových ras nebyly zjištěny žádné výrazné morfologické rozdíly a využití těchto rozdílů v taxonomii tak není zřejmé.



**Obrázek 2: Výskyt různých chromozomových ras druhu *Sabacon makinoi* na ostrovech Hokkaido a severní části Honshu (Tsurusaki 1989).**

Řada skupin z podřádu Dyspnoi je úzce vázána na půdní prostředí. Tyto druhy mají často limitované možnosti šíření a analýzy DNA ukazují, že velmi často skrývají kryptické druhy s výraznou genetickou odlišností (např. Schönhofer & Martens 2010, Schönhofer et al. 2013). Karyologických dat v rámci tohoto podřádu je nicméně málo. V rámci čeledi Nemastomatidae máme k dispozici jen základní počet chromozomů u tří druhů: *Mitastoma chrysomelas* (Hermann, 1804) s  $2n=24$ , *Nemastoma dentigerum* Canestrini, 1873 s  $2n=16$  a *Nemastoma lugubre* (Müller, 1776) také s  $2n=16$  (Tsurusaki 2007). Tyto data naznačují, že u této čeledi se karyotypy liší spíše mezi rody než uvnitř nichž. Naproti tomu u čeledi Trogulidae byly zdokumentovány výrazné mezidruhové rozdíly v rámci rodu *Trogulus* *T. closanicus* Avram, 1971  $2n=26$ , *T. nepaeformis* (Scopoli, 1763)  $2n=20$ , *Trogulus* sp.  $2n=16$  (Tsurusaki et al. 2015). V případě obou čeledí je nicméně zřejmé, že pro pochopení skutečné karyotypové variability a případného využití těchto údajů v taxonomii je potřeba analyzovat další druhy a populace pokud možno v kombinaci s analýzami DNA.

Drásníci (Laniatores) jsou ze všech sekáčů druhově nejbohatším podřádem, v rámci kterého je popsáno již 4198 druhů (Kury 2014) trochu překvapivé proto je, že informace o karyotypech jsou k dispozici pouze u 11 druhů. Nicméně i tak je patrné, že od ostatních sekáčů se tento podřád liší vyššími počty chromozomů ( $2n=25?$ , 40-109) (Tsurusaki et al. 2015). Zhodnocení druhově specifické karyotypové variability umožňuje pouze rod *Goniosoma* (Gonyleptidae). Celkem 9 druhů z čeledi Gonyleptidae má známou stavbu karyotypu s rozpětím chromozomů  $2n=61-109$  (Tsurusaki et al. 2015). Jedním z nich je *Dyscocyrtus pectinifemur* Mello-Leitão, 1937 s počtem chromozomů  $2n=88$ ,

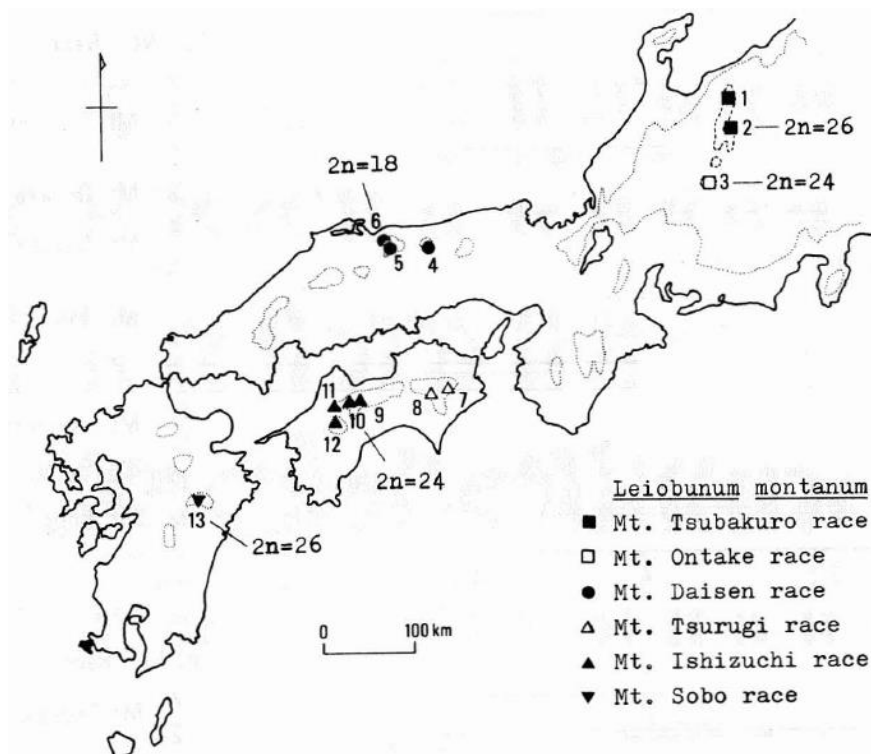
kteře jsou metacentrické a submetacentrické. Přestože *D. pectinifemur* má podobný karyotyp jako některé druhy Gonyleptidae, liší se od rodu *Goniosoma* lokalizací NORu jiného páru a absencí zabarvení sekundární konstrikce stříbřením (Schneider et al. 2008). Stejný počet chromozomů  $2n=88$  se stejnou morfologií mají i embrya dvou druhů *Acutisoma proximum* Mello-Leitão, 1922 a *Goniosoma* aff. *badium* Kollar, 1839 (Oliveira et al. 2006). Druhým zástupcem rodu *Goniosoma* je *G. spelaeum* (Mello-Leitão, 1932) s  $2n=92-109$  složených z metacentrických a submetacentrických chromozomů. Vnitrodruhový rozdíl u *G. spelaeum* je vysvětlen tvorbou multivalentů, které podporují výskyt heterozygotních chromozomů pro sériové translokace. Autor uvádí hypotézu, že nárůst počtu chromozomů u rodu *Goniosoma* je způsoben centrálním štěpením následovaným pericentrickou inverzí (Oliveira et al. 2006). Zbylé druhy z čeledi Gonyleptidae vykazují vnitrodruhovou variabilitu v počtu chromozomů podobně jako *Goniosoma spelaeum* (Oliveira et al. 2000 v Tsurusaki 2007).

U Laniatores bylo použito konvenční barvení Giemsou, které umožnilo pouze zobrazení počtu chromozomů a určení jejich morfologie, dále se využilo stříbření k detekci oblastí NOR, které napomohlo k odlišení jednotlivých druhů (Oliveira et al. 2006, Schneider et al. 2008). Nicméně u Laniatores se zdá být dosavadní využití cytogenetických metod pro taxonomické účely obtížné, převážně kvůli vnitrodruhové variabilitě v počtech chromozomů jednotlivých druhů a dokonce jednotlivých individuí, což autoři považují za artefakt přípravy chromozomových preparátů, při kterých předpokládají ztráty chromozomů.

Posledním a zároveň nejčastěji cytogeneticky studovaným podřádem je Eupnoi, v rámci kterého jsou k dispozici údaje o karyotypech u 58 druhů, převážně z čeledi Phalangiidae a Sclerosomatidae. Rozpětí počtu chromozomů v čeledi Phalangiidae je od  $2n=16$  u *Oligolophus tridens* (C. L. Koch, 1836), po  $2n=36$  u *Rilaena triangularis* (Herbst, 1799) (Tsurusaki et al. 2015). Zajímavostí v čeledi Phalangiidae je typ pohlavních chromozomů Z, W u samice a Z, Z u samce, které bylo popsáno u druhu *Mitopus mario*, jehož karyotyp  $2n=32$  je složen z 26 metacentrických, 4 submetacentrických a metacentrických Z, W pohlavních chromozomů (Tsurusaki & Cokendolpher 1990). Podle Tsurusaki & Cokendolpher 1990 by mohlo Z, W být predominantní pro celou čeleď Phalangiidae, hlavně z důvodu, že u žádného druhu z této čeledi nebyl popsán jiný typ pohlavních chromozomů. V celé čeledi jsou popsány maximálně dva druhy z jednoho rodu a až na rod *Oligolophus* s  $2n=30$  u *O. hansenii* (Kraepelin, 1896) a  $2n=32,16$  u *O. tridens* jsou diploidní počty chromozomů v rámci rodu stejné (Tsurusaki et al. 2015). Díky tomu je obtížné vyvozovat závěry a pro pochopení vývoje karyotypu v jednotlivých rodech bude potřeba více karyotypových analýz.

Vůbec nejvíce údajů o cytogenetice sekáčů pochází z čeledi Sclerosomatidae. Rozpětí počtu chromozomů této čeledi je od  $2n=10$  např. u *Systemocentrus japonicus* Hirst, 1911 (Tsurusaki & Kawato, 2014), až po  $2n=48$  u *Leiobunum globosum* Suzuki, 1953 (Tsurusaki 2007). Podrobněji se zaměřím na rod *Leiobunum*, v rámci kterého existuje nejvíce údajů o karyotypech. Celkem máme data od 22 druhů s  $2n=16-48$ , přičemž nejčastější jsou druhy s  $2n=20$  nebo  $2n=22$ . *Leiobunum montanum* Suzuki, 1953 má podobně jako *Sabacon makinoi* z podřádu Dyspnoi rozdílné karyotypy v závislosti

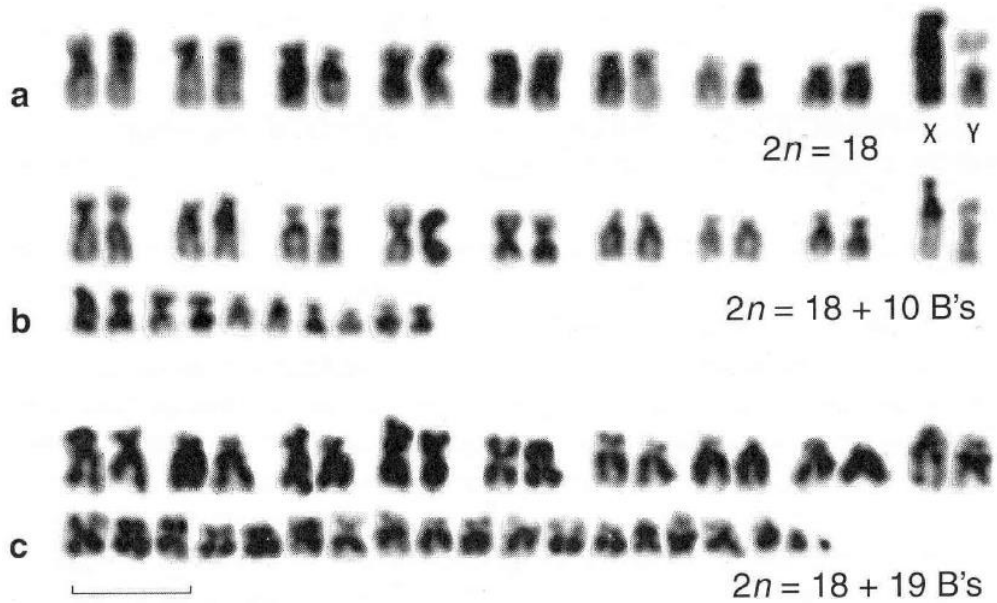
na poloze lokality (viz Obr. 3). Rozptyl počtu chromozomů u *L. montanum* je od  $2n=18$  do  $2n=26$  s tím, že i přes rozdílný počet mají všechny druhy metacentrické nebo submetacentrické chromozomy. Populace z Mt. Ontake a Mt. Daisen se liší od ostatních přítomností metacentrického pohlavního chromozomu X, zatímco ostatní populace mají submetacentrický X, to by podle autora mohlo znamenat výskyt pericentrické inverze X chromozomu (Tsurusaki 1985). Dále autor uvádí jistou korelaci mezi morfologickou odlišností jednotlivých ras s přestavbou chromozomů. Poměrně jiný případ nabízejí druhy *Leiobunum globusum* Suzuki, 1953 a *Leiobunum manubriatum* (Karsch, 1881), které jsou polyploidní, tedy mají více než dvě sady homologních chromozomů. *L. manubriatum* s  $2n=24$  a tetraploidními samicemi  $4n=48$  má podobný karyotyp jako *L. globusum* s tetraploidními  $4n=48$  (Tsurusaki 2007). Z dosavadních výsledků lze vyvodit, že ostatní druhy z rodu disponují převážně metacentrickými nebo submetacentrickými chromozomy. Pohlavní systém chromozomů nejen u rodu *Leiobunum*, ale i u celé čeledi Sclerosomatidae je XY. V rámci druhu *Psathyropus tenuipes* této čeledi byla doložena vnitrodruhová variabilita způsobená přítomností až 19 B chromozomů (viz Obr. 4). Počet B chromozomů se početně liší v rámci populace druhu nebo dokonce mezi buňkami jednotlivce a jejich funkce není dosud pořádně známá (Tsurusaki 2007). Jednou z možností je, že B chromozomy jsou nosiči rDNA u členovců, ale po molekulárně-cytogenetické analýze 5S rDNA u *Psathyropus tenuipes* se zjistilo, že 5S rDNA klastry se nachází na autozomech (Watanabe et al. 2009). B chromozomy jsou téměř celé heterochromatické a během meiosis se chovají



jako univalenti (např. Tsurusaki 1993; Watanabe et al. 2009).

**Obrázek 3: Distribuce a počet chromozomů šesti ras *Leiobunum montanum*.** Lokality: 1, Mt. Shoruma; 2, Mt. Tsubakuro; 3, Mt. Ontake; 4, Tatsumi Pass; 5-6, Mt. Daisen (5, Ninosawa; 6, Natsuyama route); 7, Mt.

Takamaru; 8, Mt. Tsurugi; 9, Mt. Kamegamori; 10, Mt. Ischizuchi; 11, Mt. Saragamine; 12, Odamiyama; 13, Mt. Sobo. Tečkované a přerušované čáry zobrazují spodní limity temperátních opadavých lesů převážně složených z bukových a subalpínských jehličnatých lesů. (Tsurusaki 1985)



**Obrázek 4: Karyotypy japonského sekáče *Psathyropus tenuipes* (Sclerosomatidae).** a) Ostrov Nakajima ve Vnitřním moří; b) Maruyama, Sapporo, Hokkaido; c) Campus Hokkaidské Univerzity, Sapporo. Chromozomy seřazené v druhé řadě u b a c jsou B chromozomy. Měřítko 5  $\mu$ m. (Tsurusaki 1993)

## 2.6. PAVOUCI (ARANEAE)

Pavouci (Araneae) jsou s celkově 45 654 popsánymi druhy řazenými do 114 čeledí (World Spider Catalog 2015) druhým druhově nejbohatším řádem ve třídě pavoukoců. Vzhledem k všeobecně velkému zájmu o tento řád pavoukoců (jsou pro člověka jednou z ekonomicky i medicínálně významných skupin členovců) patří také mezi cytogeneticky nejvíce probádaný řád pavoukoců, u kterého máme k dispozici informace o karyotypech u 810 druhů z 69 čeledí (viz Tab. 1, Obr. 10, přílohy) (Araujo et al. 2015a). Pavouci jsou obecně rozdělováni do dvou podřádů: sklípkoši (Mesothelae) a Opisthothelae, přičemž Opisthothelae se dále dělí na infrařády: sklípkaní (Mygalomorphae) a dvouplicní (Araneomorphae). Tyto skupiny jsou výrazně odlišné, co se druhové bohatosti týče a to se odráží také v počtu karyotypovaných druhů jednotlivých linií.

Počet chromozomů má u pavouků celkově velké rozpětí od  $2n=7$  u *Ariadna lateralis* Karsch, 1881 (Segestriidae) a *Dasumia carpatica* (Kulczyński, 1882) (Dysderidae) (Kořínková & Král 2013), až do  $2n=128$  u *Cycloscomia siamensis* Schwendinger, 2005 (Ctenizidae) (Král et al. 2013). Nicméně takový rozptyl počtu chromozomů není ve třídě pavoukoců neobvyklý (viz např. kapitola 2.4). Na první pohled by se tedy mohlo zdát, že velká variabilita počtu chromozomů musí být využitelná v taxonomii tohoto druhově velmi diverzifikovaného řádu. Navíc se u tohoto řádu, mimo pro pavouky typického systému chromozomového určení pohlaví typu  $X_1X_20$ , vyskytují u některých druhů také odvozené systémy pohlavních chromozomů:  $X0$  (u 105 druhů),  $X_1X_2X_30$  (u 59 druhů),  $X_1X_2Y$  (u 10 druhů), zbylé odvozené systémy se vyskytují u méně než 10 druhů (Araujo et al. 2012). Různé typy pohlavních chromozomů, u jinak příbuzných druhů v rámci jednoho rodu, mohou představovat výraznou reprodukční bariéru a tyto rozdíly tak umožňují identifikovat kryptické druhy. Karyotypová variabilita, i variabilita pohlavních chromozomů jsou nicméně v rámci pavouků u jednotlivých fylogenetických linií různé

Nejméně údajů o karyotypech máme u podřádu sklípkoši (Mesothelae), do které se řadí jediná čeleď Liphistiidae, ze které byl popsán karyotyp jediného druhu *Heptathela kimurai* (Kishida, 1920) ( $2n=80$  a  $\pm 96$ ) (Araujo et al. 2015a), a u této skupiny pavouků tak nelze posoudit mezidruhové rozdíly.

Poměrně málo informací máme k dispozici také o cytogenetice infrařádu sklípkaní (Mygalomorphae), u kterého byly zatím popsány karyotypy celkem 50 druhů. Nicméně pouze čeleď Theraphosidae nabízí větší počet prozkoumaných druhů (17) (Obr. 10, přílohy), z nichž ale většina náleží do odlišných rodů. Jediný rod *Vitalius* má 5 zástupců s analyzovaným karyotypem, z toho 4 mají stejný diploidní počet chromozomů  $2n=48$  a pouze *V. dubius* (Mello-Leitão, 1923) má  $2n=74-81$ . Karyotypy jednotlivých druhů si jsou podobné i morfologicky, přítomností subtelocentrických a akrocentrických chromozomů. Využití cytogenetických metod pro taxonomické účely v čeledi Theraphosidae je momentálně těžko posouditelné a je potřeba více informací o karyotypech více druhů z jednotlivých rodů.

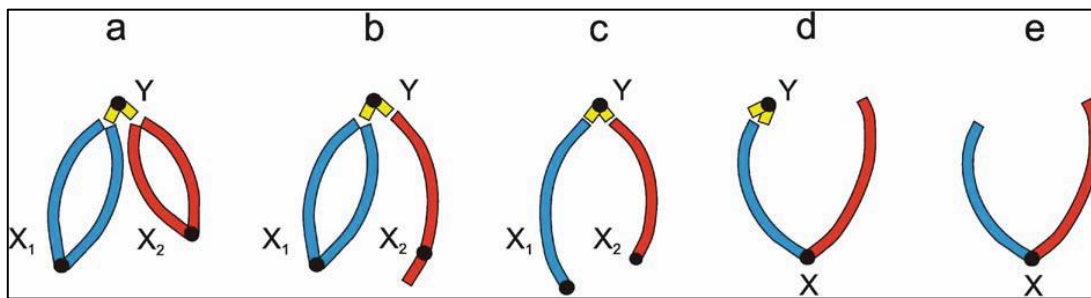
Nejprozkoumanější skupinou pavouků jsou dvouplicní (Araneomorphae), konkrétněji jejich větev Entelegynae, která zahrnuje přes 80 % všech karyotypově popsáných druhů (Araujo et al. 2015a). V rámci skupiny Araneomorphae můžeme porovnat variabilitu zejména dvou hlavních skupin, kterými jsou Haplogynae a Entelegynae.

### Haplogynae

Haplogynae představují druhově méně obsáhlou linií, než jakou jsou Entelegynae. V rámci ní byly popsány karyotypy u 61 druhů (viz Obr. 10, přílohy). Rozpětí počtu chromozomů celé skupiny Haplogynae je poměrně variabilní  $2n=7-40$  (Araujo et al. 2015a), nicméně dosavadní zjištěná variabilita jednotlivých čeledí je často menší. Jako nejvariabilnější se zdá být čeleď Dysderidae, která má  $2n=7-40$ . Předpokládá se, že je to způsobeno přítomností holocentrických chromozomů, které umožňují častější rozpady a fúze chromozomů (Řezáč et al. 2007; 2014). V rámci čeledi je možné posoudit zejména variabilitu rodu *Dysdera*, kde je možno rozlišit pět skupin: „*crocata*“, „*ninnii*“, „*lata*“, „*erythrina*“ a „*longirostris*“. Zajímavým druhem ze skupiny „*crocata*“ je přímo *D. crocata* C. L. Koch, 1838 s mezi populačním polymorfismem počtu chromozomů od  $2n=9$  u populace z Uruguaye,  $2n=11$  z Argentiny a Turecka do  $2n=13$  z Portugalska (Řezáč et al. 2007). Autoři se domnívají, že původní karyotyp *D. crocata* byl  $2n=13$ , jelikož stejný počet má i velice příbuzný druh *D. gammarae* a připouští variantu, že polymorfismus *D. crocata* může být způsoben přítomností kryptického druhu. Odlišná situace je u skupiny *ninnii*, kde byly z *D. ninnii* Canestrini, 1868 vyčleněny dva nové druhy *D. moravica* Řezáč, 2014 a *D. microdonta* Gasparo, 2014 i přes stejný diploidní počet chromozomů  $2n=15$  (Řezáč et al. 2014). Karyotypová analýza rodu *Dysdera* tedy ukazuje na velkou variabilitu karyotypů mezi druhy, ale zjištěná vnitrodruhová variabilita druhu *D. crocata* a naopak uniformní karyotyp některých druhů v čeledi Dysderidae značně komplikují možné přímé použití popisu karyotypů k rozlišení druhů, a tudíž jejich použití v taxonomii. Velmi podobná situace je i u druhé čeledi pavouků s holocentrickými chromozomy, u čeledi Segestriidae. U druhu *Ariadna boesenbergi* Keyserling, 1887 je uváděna vnitrodruhová variabilita ( $2n=8-11$ ) (Diaz et al. 2010) a naopak rod *Segestria* vykazuje uniformní karyotypy u všech tří karyotypovaných druhů (Araujo et al. 2015a).

Vnitrodruhová variabilita, která je zapříčiněna pravděpodobně centrickými fúzemi nebo štěpením (Oliveira et al. 2007), byla popsána i u čeledi Pholcidae s největším počtem karyotypovaných druhů v rámci haplogynních pavouků, konkrétně je udávána u druhu *Crossopriza lyoni* (Blackwall, 1867) ( $2n=23-27$ ). Jedním z mála rodů, u kterého je známý karyotyp u více než dvou druhů, je rod *Mesabolivar*. Konkrétně *M. brasiliensis* (Moenkhaus, 1898) a *M. cyaneotaeniatus* (Keyserling, 1891) s  $2n=17$  a *M. luetus* (Keyserling, 1891) s  $2n=15$ . *M. luetus* se liší od prvního karyotypu nejen diploidním počtem, ale i přítomností čistě metacentrických chromozomů. Druhým rodem s více analyzovanými zástupci je *Pholcus* se známým diploidním počtem chromozomů 4 druhů: *P. crypticolens* Bösenberg & Strand, 1906 ( $2n=24$ ), *P. manueli* Gertsch, 1937 ( $2n=25$ ), *P.*

*phalangioides* (Fuesslin, 1775) ( $2n=25$ ) a *Pholcus sp.* ( $2n=26$ ). *P. crypticolens* a *Pholcus sp.* mají systém pohlavních chromozomů  $X_1X_20$  zatímco *P. manueli*  $X0$  a *P. phalangioides*  $X_1X_2Y$ . Tato různorodost pohlavního systému chromozomů je způsobena pravděpodobně postupnou přeměnou  $X_1X_2Y$  na  $X0$  systém (viz Obr. 5; Král et al. 2006). Přestože *P. phalangioides* a *P. manueli* mají shodný diploidní počet chromozomů, tak se výrazně liší morfologií chromozomů, kdy prvně zmíněný má kombinaci metacentrických až submetacentrických chromozomů zatímco *P. manueli* má akrocentrické a telocentrické chromozomy. Navíc oba druhy mají odlišné pohlavní chromozomy. Takto výrazné rozdíly jednotlivých karyotypů v rámci rodu *Pholcus* nabízí možné využití cytogenetických metod pro rozpoznání jednotlivých druhů. Opačný případ představuje rod *Physocyclus*, u něhož má všech 5 popsaných druhů stejný diploidní počet chromozomů  $2n=15$  (Araujo et al. 2015a).



**Obrázek 5: Předpokládaná přeměna  $X_1X_2Y$  systému na  $X0$  systém u haplogynních pavouků. a) *Spermophora senoculata* ( $X_1X_2Y$ ); b) *Pholcus phalangioides* ( $X_1X_2Y$ ); c) hypotetický  $X_1X_2Y$  systém s akrocentrickými X chromozomy; d) *Diguetia albolineata* ( $XY$ ); e) *Holocnemus caudatus* ( $X0$ ). (Král et al. 2006)**

Poslední více cytogeneticky probádanou čeledí větve Haplogynae jsou Sicariidae. Většina záznamů pochází z rodu *Loxosceles* (9), který má rozpětí počtu chromozomů  $2n=18-23$ . Celkem 5 druhů má stejný diploidní počet 23, ale karyotypy se liší morfologií chromozomů nejen mezidruhově, ale i vnitrodruhově (Araujo et al. 2015a), z tohoto hlediska by použití cytogenetických metod pro taxonomii nebylo příliš vhodné. Nicméně zbylé 4 druhy mají diploidní počty chromozomů odlišné, a proto by stálo za úvahu, zdali je vhodné využít cytogenetické metody pro taxonomické účely u rodu *Loxosceles*.

### Entelegynae

Nejvíce informací o karyotypech pavouků skupiny Entelegynae je shromážděno ve třech nadčeledích (Orbiculariae, Dionycha, Lycosoidea) (viz Obr. 10; 11, přílohy).

Nadčeď Orbiculariae zahrnuje 7 cytogeneticky popsaných čeledí s celkově 155 druhy, u nichž je znám karyotyp. Pohlavní systém chromozomů je u celé nadčeledi zpravidla  $X_1X_20$  s občasným výskytem systému  $X0$  a  $X_1X_2X_30$ . Jednou z čeledí jsou Theridiidae s rozmezím počtu chromozomů  $2n=16-28$ . Ovšem většina analyzovaných druhů disponuje diploidním počtem 22 chromozomů, které jsou převážně akrocentrické (Araujo et al. 2015a). Celkově jsou karyotypy

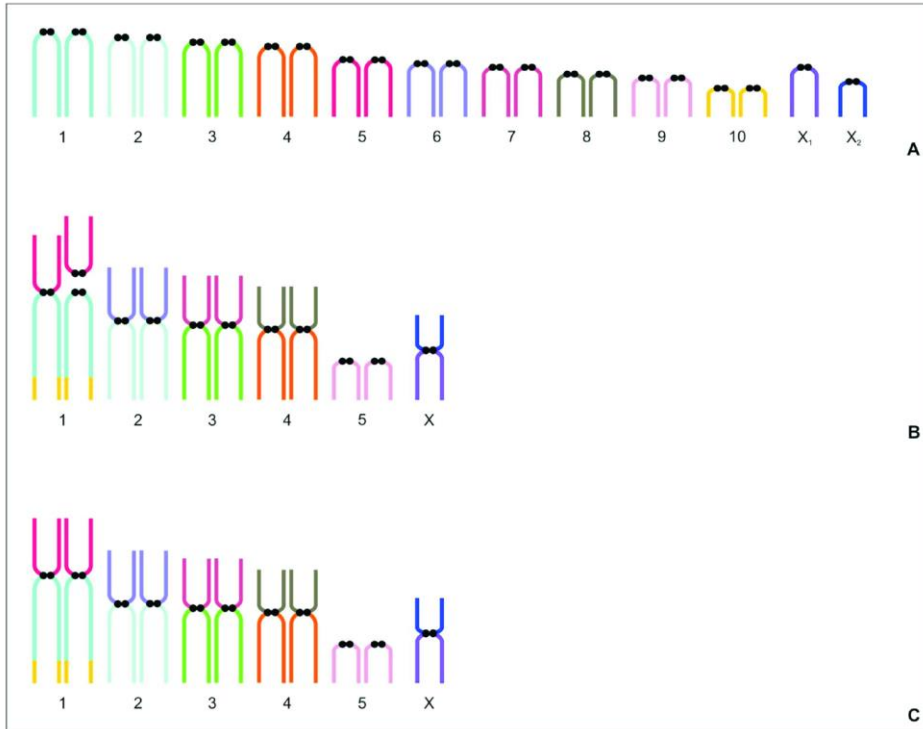


v čeledi Theridiidae vzájemně podobné, málo odlišné a taxonomické využití cytogenetických dat se u této čeledi zdá být nevyužitelné. Značně podobné jsou také karyotypy zástupců čeledi Araneidae, u kterých je sice zjištěno celkové rozpětí chromozomů  $2n=13-49$ , avšak většina druhů (cca 70%) má  $2n=24$  s převážně akrocentrickými nebo občasně telocentrickými chromozomy a Tetragnathidae s nejčastějším karyotypem  $2n=24$ , stejně tak i Lyniphiidae s většinou druhů mající  $2n=24$  nebo  $2n=25$  (Araujo et al. 2015a). Zajímavostí čeledi Lyniphiidae je *Pityohyphantes phrygianus* (C. L. Koch, 1836), který má vlivem předpokládané polyploidizace genomu počet chromozomů  $3n=39$  a  $4n=50$  (Gunnarsson & Andersson 1992). Vzhledem k vysoké uniformitě (až na ojedinělé výjimky) se podobně jako u Theridiidae u výše zmíněných čeledí využití cytogenetických metod pro taxonomii nejeví jako vhodné. Naopak u čeledi Uloboridae jsou zdokumentované specifické karyotypové rozdíly u jednotlivých druhů. U rodu *Uloborus*, jejichž karyotypy byly zobrazeny pomocí barvicích metod Giemsky a Heidenhainovým haematoxylinem, disponuje telocentrickými chromozomy u tří druhů: *U. danolius* Tikader, 1969 s dvěma cytotypy  $2n=10,17$ ; *U. krishnae* Tikader, 1970 s  $2n=19$  a *U. khasiensis* Tikader, 1969 s  $2n=18$ . Jediný *U. plumipes* Lucas, 1846 má akrocentrické chromozomy s  $2n=18$  (Datta & Chatterjee 1983; 1992). Rozdíly v karyotypu se vyskytují i u druhého morfologicky odlišného rodu *Octonoba* z čeledi Uloboridae. *O. sinensis* (Simon, 1880) má kombinaci akrocentrických a telocentrických chromozomů s celkovým počtem  $2n=17$ , zatímco *O. spinosa* Yoshida, 1982 s  $2n=18$  má pouze telocentrické chromozomy a poslední *O. varians* (Bösenberg & Strand, 1906) má 22 akrocentrických chromozomů (Araujo et al. 2015a). Zde je možnost využití cytogenetických metod v taxonomii mnohem průkaznější, než u ostatních čeledí nadčeledi Orbicularia. Každý druh má jiný karyotyp a tím pádem se dají druhově odlišit na základě znalosti složení karyotypu.

Poměrně uniformní karyotypy se vyskytují také v další nadčeledi Dionycha. Rozptýl počtu chromozomů  $2n=14-44$  s celkově 324 karyotypově popsanými druhy je velice podobný nadčeledi Orbicularia (viz Obr. 11, přílohy). Detailněji je z Dionycha popsáno pět čeledí: Gnaphosidae, Sparassidae, Salticidae, Thomisidae a Philodromidae, z toho jsou u třech čeledí zjevné modální počty chromozomů (Gnaphosidae  $2n=22$ , Salticidae  $2n=28$ , Thomisidae  $2n=23$ ; Araujo et al. 2015a). Nepatrně odlišnou situaci představuje čeleď Philodromidae s převahou  $2n=28$  u rodu *Philodromus*. Ovšem rod *Tibelus* s 4 karyotypovanými druhy, nabízí jistou variabilitu v počtech chromozomů s  $2n=24-29$ . *T. macellus* Simon, 1875 a *T. oblongus* (Walckenaer, 1802) mají stejný diploidní počet chromozomů (24), ale s odlišnou morfologií chromozomů. *T. macellus* má chromozomy telocentrické, zatímco *T. oblongus* akrocentrické (Kumbiçak 2014). Zbylé dva druhy z rodu *T. duttoni* (Hentz, 1847) s  $2n=29$  a *T. tenellus* (L. Koch, 1876) s  $2n=28$  mají počet chromozomů rozdílný (Araujo et al. 2015a). V tomto případě mohou cytogenetické metody napomoci k taxonomickému určení jednotlivých druhů, ale i přesto bude potřeba více prací pro lepší pochopení karyotypu rodu *Tibelus*, jak poukazuje také Kumbiçak (2014). Poslední více prozkoumanou čeledí jsou Sparassidae s rozptylem počtu chromozomů  $2n=21-44$ . Nejvíce záznamů (23) je u *Delena cancerides* Walckenaer, 1837 s rozptylem

$2n=22-43$  (Araujo et al. 2015a). Tato značná vnitrodruhová variabilita je způsobena polymorfismem, fúzí a hybridizací chromozomů, která vedla ke vzniku různých karyotypových ras *D. cancerides* (Rowell 1991). Podobný rozptyl se nachází i u 14 zaznamenaných karyotypů přesně neurčených taxonů rodů *Micrommata*  $2n=22-44$  (např. Sharma & Parida 1987), který může být způsoben polymorfismem a fúzí chromozomů. Ostatní rody z čeledi Sparassidae jeví značnou uniformnost karyotypu a ani u této čeledi se nezdají být cytogenetické metody taxonomicky využitelné pro určování druhů či rodů.

Poslední velkou nadčeledí skupiny Entelegynae jsou Lycosoidea s celkově 173 karyotypovanými druhy, kteří mají zjištěný počet chromozomů  $2n=11-30$ . Pohlavní systém chromozomů je u všech čeledí zpravidla  $X_1X_20$  s občasným výskytem  $X_1X_2X_30$ . Jedinou výjimkou je čeleď Oxyopidae, kde převažuje systém X0. Podobně jako u předchozích nadčeledí jsou i karyotypy v této nadčeledi značně uniformní, např. nejpopsanější čeleď Lycosidae má přes 50 druhů (z celkem 120 druhů, u kterých je znám karyotyp) se stejným počtem chromozomů v karyotypu  $2n=28$  i s převážně stejnou morfologií (Araujo et al. 2015a). Rozdílné jsou například karyotypy rodů *Xerolycosa* a *Schizocosa* s  $2n=22$ . Využití cytogenetických metod pro taxonomii jednotlivých druhů v této čeledi by nebylo praktické. Větší variabilitu karyotypu přináší čeleď Trechaleidae s diploidním počtem chromozomů  $2n=20-30$  (Araujo et al. 2015b). Podobně jako v Lycosidae i zde je přítomný běžný karyotyp s  $2n=28$  a pro vyvozování závěrů je třeba více zanalyzovaných karyotypů. Využití cytogenetických metod pro taxonomii je sporné i pro čeleď Oxyopidae, kde má převahu karyotyp  $2n=21$ . Jediným výrazně odlišným druhem je *Oxyopes salticus* Hentz, 1845, u kterého byly zaznamenané tři karyotypy  $2n=11,12$  a  $13$ . Od ostatních se liší přítomností dvouramenných chromozomů buď metacentrických, nebo submetacentrických (Stávale et al. 2011). Tato vzácnější stavba chromozomů v nadčeledi Lycosoidea je způsobena pravděpodobně třemi hlavními fúzemi (viz Obr. 6). Zajímavá je i přítomnost B chromozomů u karyotypu s  $2n=13$ , ovšem bez detailnějšího popisu (Stávale et al. 2011). Ostatní druhy v čeledi disponují již zmíněným karyotypem  $2n=21$  s pár výjimkami  $2n=22, 23$  a obvyklým karyotypem pro celou nadčeleď Lycosoidea  $2n=28$ .



**Obrázek 6: Schématická kresba zobrazující pravděpodobný vývoj různých chromozomových složení u *Oxyopes salticus*.** A) Původní karyotyp s  $2n=20+X_1X_2$  a telocentrickými chromozomy.; B) Karyotyp s  $2n=11+X$  vzniklý centrickou fúzí mezi 14 autozomy a tandemovou fúzí mezi jedním autozomálním párem a dlouho ramenným párem 1. Centrální fúze mezi  $X_1$  a  $X_2$  pohlavními chromozomy přeměnila  $X_1X_2$  pohlavní systém chromozomů na X0 systém. Všimněte si heterozygotního stavu centrické fúze, která zapříčinila vznik dalšího chromozomu z prvního páru.; C) Karyotyp s  $2n=10+X$ , odhalující homozygotní stav centrické fúze prvního páru.; (Stávale et al. 2011)

Karyotyp *O. salticus* byl impregnován koloidním stříbrem (viz kapitola 1), které zobrazilo 6 oblastí organizátoru jadérka (NOR) na dvou autozomech. Podle Stávale et al. 2011 by zobrazení NORů na autozomech mohlo být charakteristické pro entelegynní pavouky. Zatímco u haplogynních pavouků se NOR zobrazuje i na pohlavních chromozomech (Oliveira et al 2007). Ovšem informace o NOR jsou u pavouků spíše vzácné, a je tedy těžké vyvodit detailnější závěry.

Čeľed' Agelenidae zařazená do ostatních amaurobioidů patří mezi nejvíce diverzifikovanou skupinu v Entelegynae (Kráľ 2007) s  $2n=6-52$  (Araujo et al. 2015a). Většina zástupců má karyotyp  $2n=42$  se systémem chromozomového určení pohlaví  $X_1X_20$ , ovšem zaznamenán byl i pohlavní systém chromozomů  $X_1X_2X_30$  u rodu *Tegenaria* a u jednoho zástupce rodu *Agelena*, *A. gautami* Tikader, 1962. *Tegenaria ferruginea* má dokonce pohlavní systém chromozomů u samců  $X_1X_2X_3X_4X_5Y$ . Podle Král 2007 je u rodu *Tegenaria* původní systém  $X_1X_2X_30$  a přídatný  $X_4Y$  u *T. ferruginea* vznikl přestavbou mezi homomorfním párem pohlavních chromozomů a autozomem. Autor použil kromě tradičního barvení Giemsou i C proužkování, které odhalilo, že přítomnost konstitutivního heterochromatinu je u pohlavních chromozomů rodu *Tegenaria* vzácná. Využití

cytogenetických metod pro čeleď Agelenidae může být nápomocné při určování rodu *Tegenaria*, který má od ostatních rodů v čeledi rozdílný pohlavní systém chromozomů.

## Závěr

Ve své práci jsem se zaměřil na zhodnocení karyotypové variability a možné využití cytogenetických metod u vybraných řádů pavoukovců, konkrétně u krabovců, štírenek, štírků, štírů, sekáčů a pavouků. Publikované údaje o karyotypech a jejich možné využití v taxonomii se u jednotlivých řádů dají shrnout následně:

**Krabovci:** Převážně díky diplomovým pracím (Sember 2010, Jílková 2013) jsou k dispozici údaje o karyotypu 23 druhů z 11 rodů (viz Tab. 1) s rozptylem počtu chromozomů  $2n=24-86$ . Nicméně pouze rod *Phrynichus* má dostatečný počet karyotypově popsáných druhů (4), u kterých by mohlo být využití cytogenetických metod pro taxonomii vhodné, jelikož jednotlivé druhy vykazují v karyotypech jistou rozdílnost.

**Štírenky:** Pouze jediná práce se zaměřila na rozbor karyotypu štírenek. Cytogeneticky prozkoumání byli dva druhy z rodu *Eukoenia*, *E. mirabilis* s  $2n=14$  a *E. spelaea* s  $2n=18$ . Rozdílnost diploidního počtu chromozomů může být u rodu *Eukoenia* druhově specifická, což by znamenalo, že využití cytogenetických metod by bylo pro taxonomické účely vhodné, ovšem informací z tohoto řádu však stále není dostatek.

**Štírky:** Celkem bylo cytogeneticky prozkoumáno 51 druhů štírků, a to převážně z rodu *Roncus*. U rodu *Roncus* je značná variabilita počtu chromozomů, která se jeví jako druhově specifická. Právě cytogenetické metody vedly k rozlišení nového druhu *R. montsenyensis* od morfologicky unimorfního druhu *R. cadimensis*. Pro rozlišení jednotlivých druhů u rodu *Roncus* je využití cytogenetických metod vhodné. Díky vysoké variabilitě počtu chromozomů  $2n=7-143$  v celém řádu, se dá předpokládat budoucí využití cytogenetických metod v taxonomii.

**Štíři:** Využití cytogenetických metod pro taxonomické účely není vhodné u druhově nejbohatší čeledi štírů Buthidae, hlavně kvůli přítomnosti holocentrických chromozomů a velké uniformnosti či naopak vnitrodruhové variabilitě. Jinak je tomu u monocentrických štírů např. *Brachistosternus pentheri* (Bothriuridae), u kterého může dojít k rozlišení nového druhu na základě analýzy karyotypu. Dále u rodu *Hadogenes* (Liochelidae), jenž je morfologicky uniformní, došlo k rozlišení nového druhu *H. tityrus*, který byl dříve brán jako synonym k *H. lawrenci*. Podobně nápomocná byla i cytogenetická analýza mezi druhy *H. troglodytes* a *H. gracilis*.

**Sekáči:** Přestože je popsáno přes 6500 druhů sekáčů (viz Tab. 1), pouze 6 čeledí má zkaryotypováno více než 3 druhy. Využití cytogenetických metod pro taxonomické účely by mohlo být vhodné u dvou rodů *Sabacon* (Sabaconidae) a *Trogulus* (Trogulidae). U rodu *Sabacon* je ztížená situace mezi populační variabilitou druhu *S. makinoi*, zatímco u rodu *Trogulus* je třeba více informací o karyotypu jednotlivých druhů. Taxonomické využití cytogenetických metod je komplikované i u druhově nejbohatšího podřádu Laniatores, kvůli nedostatku informací o karyotypech jednotlivých druhů a vnitrodruhové variabilitě čeledi Gonyleptidae.

**Pavouci:** Pavouci jsou z vybraných řádů karyotypově nejprozkoumanější s rozptylem diploidního počtu chromozomů  $2n=7-128$ . Využití cytogenetických metod pro taxonomické účely může být pravděpodobně vhodné u rodu *Pholcus* (Phalangoides) ze skupiny Haplogynae díky rozdílným karyotypům jednotlivých druhů. Ovšem u zbylých druhů z Haplogynae je použití karyotypu k popisu druhů problematické kvůli nedostatku informací o karyotypech jednotlivých rodů nebo relativní uniformnosti karyotypů. Druhově nejbohatší skupina Entelegynae představuje popis 80% všech známých karyotypů pavouků, avšak pouze u tří rodů (*Uloborus*, *Octonoba*, *Tibellus*) se jedná o možném využití cytogenetických metod pro určení druhů na základě rozdílnosti karyotypů. Dále může využití cytogenetických metod napomoci k rozpoznání rodu *Tegenaria* v čeledi Agelenidae díky specifickému pohlavnímu systému chromozomů tohoto rodu. Zbytek rodů Entelegynae je karyotypově velice uniformní, např. čeleď Lycosidae má 50 druhů se stejným diploidním počtem chromozomů  $2n=28$  složenou převážně z akrocentrických chromozomů.

Možnost využití cytogenetických metod v taxonomii pavoukoců je různorodé. Velkým problémem je nedostatek informací o karyotypech v rámci rodů, je tedy obtížné vyvozovat závěry u rodů, kde je popis karyotypu pouze jednoho nebo dvou druhů např. u krabovců a štírenek. Relativně málo prostudované jsou i karyotypy sekáčů, na základě čeho lze říci, že využití cytogenetických metod pro taxonomii sekáčů není příliš významné. Přímé využití cytogenetických metod pro rozlišení druhů je naopak zřejmé u štírků z rodu *Roncus* a dále u rodu *Hadogenes* ze štírů. Variabilita karyotypů obou řádů vykazuje značnou vhodnost k využití cytogenetických metod pro taxonomické účely u vybraných rodů. Několik rodů, u kterých je vhodné rozlišovat druhy pomocí cytogenetické analýzy, se najdou i u pavouků. Nicméně celý řád pavouků je i přes značnou variabilitu v počtu chromozomů uniformní, hlavně i díky tomu, že většina dat pochází ze skupiny Entelegynae. Použití cytogenetických metod pro taxonomii pavouků se musí provádět opatrně a s individuálním přístupem.

## Seznam literatury

\*sekundární citace

**Araujo, D., Cella, D.M. & Brescovit, A.D.** (2005): Cytogenetic analysis of the neotropical spider *Nephilengys cruentata* (Araneomorphae, Tetragnathidae): Standard staining, NORs, C-Bands and base specific fluorochromes. *Brazilian Journal of Biology*, 65 (2): 193-202.

**Araujo, D., Oliveira, E.G., Giroti, A.M., Mattos, V.F., Paula-Neto, E., Brescovit, A.D., Schneider, M.C. & Cella, D.M.** (2015b): Chromosome evolution in lycosoid spiders (Araneomorphae): a scenario based on analysis of seven species of the families Lycosidae, Senoculidae and Trechaleidae. *Journal of Arachnology*, 43: 174-181.

**Araujo, D., Schneider, M.C., Paula-Neto, E. & Cella, D.M.** (2012): Sex chromosomes and meiosis in spiders: a review. V: *Andrew Swan (ed): Meiosis - Molecular Mechanisms and Cytogenetic Diversity*, 87-108.

**Araujo, D., Schneider, M.C., Paula-Neto, E. & Cella, D.M.** (2015a): The spider cytogenetic database. <http://www.arthropodcyto genetics.bio.br/spiderdatabase> . Dostupné 10. 8. 2015

**Avwioro, G.** (2011): Histochemical uses of haematoxylin – a review. *Journal of Physics and Chemistry of Solids*, 1.

**Boissin, L. & Manier, J.F.** (1966): Spermatogenèse d'*Hysterochelifer meridianus* (L. Koch) (Arachnide, Pseudoscorpion, Cheliferidae). I. Étude caryologique. *Bulletin de la Societe Zoologique de France*, 91: 469-476.

**Christian, E., Isaia, M., Paschetta, M. & Brucnker, A.** (2014): Differentiation among cave populations of *Eukoeneria spelaea* species-complex (Arachnida: Palpigradi) in the southwestern Alps. *Zootaxa*, 3794 (1): 052-086.

**Cokendolpher, J.C. & Jones, S.R.** (1991): Karyotype and notes on the male reproductive system and natural history of the harvestman *Vonones sayi* (Simon) (Opiliones, Cosmetidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 93: 86-91.

**Datta, S.N. & Chatterjee, K.** (1983): Chromosome number and sex-determining system in fifty two species of spiders from North-East India. *Chromosome Information Service*, 35: 6-8.

**Datta, S.N. & Chatterjee, K.** (1992): Chromosomes and sex determination in three species of spinner spiders from northeastern India. *Cell and Chromosome Research*, 15(2): 61-69.

**Diaz, M.O., Maynard, R. & Brum-Zorrilla, N.** (2010): Diffuse centromere and chromosome polymorphism in haplogyne spiders of the families Dysderidae and Segestriidae. *Cytogenetic and Genome Research*, 128: 131-138.

- Dolejš, P., Kořínková, T., Musilová, J., Opatová, V., Kubcová, L., Buchar, J. & Král, J.** (2010): Karyotypes of central European spiders of the genera *Arctosa*, *Tricca* and *Xerolycosa* (Araneae: Lycosidae). *European Journal of Entomology*, 108: 1-16.
- Dunlop, J.A.** (2010): Geological history and phylogeny of Chelicerata. *Arthropod Structure & Development*, 39: 124-142.
- Harvey, M.S.** (1992): The Phylogeny and Classification of the Pseudoscorpionida (Chelicerata: Arachnida). *Invertebrate Taxonomy*, 6: 1373-435.
- Harvey, M.S.** (2013a): Whip spiders of the World, version 1.0. Western Australian Museum, Perth. <http://museum.wa.gov.au/catalogues-beta/whip-spiders>. Dostupné 10. 8. 2015
- Harvey, M.S.** (2013b): Palpigrades of the World, version 1.0. Western Australian Museum, Perth. <http://museum.wa.gov.au/catalogues-beta/palpigrades>. Dostupné 10. 8. 2015
- Harvey, M.S.** (2013c): Pseudoscorpions of the World, version 3.0. Western Australian Museum, Perth. <http://museum.wa.gov.au/catalogues-beta/pseudoscorpions/>. Dostupné 10. 8. 2015
- Howell, W.M. & Black, D.A.** (1980): Controlled silver-staining of nucleolus organizer regions with a protective colloidal developer: a 1-step method. *Experientia*, 36: 1014-1015.
- Jílková, K.** (2013): Evoluce vybraných karyotypových znaků u tetrapulmonálních pavoukoců. Diplomová práce. Univerzita Karlova v Praze. Přírodovědecká fakulta.
- Jocque, R. & Dippenaar-Schoeman, A.S.** (2006): Spider families of the World. *Royal Museum for Central Africa*, 50-55.
- Juberthie, C.** (1956): Nombres chromosomiques chez les Sironidae, Troglidae, Ischyropsalidae, Phalangiidae (Opiliones). *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences, Paris*, 242: 2860-2862.
- Kořínková, T. & Král, J.** (2013): Karyotypes, sex chromosomes, and meiotic division in spiders. V: *Nentwig W. (ed): Spider Ecophysiology, Springer, Berlin-Heidelberg*, 159-171.
- Kovařík, F., Plíšková, J. & Šťáhlavský, F.** (2013): *Euscorpiops neradi* sp. n. from Thailand (Scorpiones: Euscorpiidae: Scorpiopinae). *Occasional Publications in Scorpiology*, 158.
- Kovařík, F., Šťáhlavský, F., Kořínková, T., Král, J. & van Ende, T.** (2009): *Tityus ythieri* Lourenço, 2007 is a synonym of *Tityus magnimanus* Pocock, 1897 (Scorpiones: Buthidae): a combined approach using



morphology, hybridization experiments, chromosomes and mitochondrial DNA. *Occasional Publications in Scorpiology*, 77.

**Král, J.** (2007): Evolution of multiple sex chromosomes in the spider genus *Malthonica* (Araneae: Agelenidae) indicates unique structure of the spider sex chromosome systems. *Chromosome Research*, 15: 863-879.

**Král, J., Kořínková, T., Krkavcová, L., Musilová, J., Forman, M., Herrera, I.M.A., Haddad, C.R., Vítková, M., Henriques, S., Vargas, J.G.P. & Hedin, M.** (2013): Evolution of karyotype sex chromosomes, and meiosis in mygalomorph spiders (Araneae: Mygalomorphae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 109 (2): 377-408.

**Král, J., Kováč, E., Šťáhlavský, F., Lonský, P. & Euptáčík P.** (2008): The first karyotype study in palpigrades, a primitive order of arachnids (Arachnida: Palpigradi). *Genetica*, 134: 79-87.

**Král, J., Musilová, J., Šťáhlavský, F., Řezáč, M., Zübeyde, A., Edwards, R.L., Coyle, F.A. & Almerje, C.R.** (2006): Evolution of the karyotype and sex chromosome system in basal clades of araneomorph spiders (Araneae: Araneomorphae). *Chromosome Research*, 14: 859-880.

**Kumbičak, Z.** (2014): Cytogenetic characterization of ten araneomorph spiders (Araneae): karyotypes and meiotic features. *Biologia (Bratislava)*, 69(4): 1299-1302.

**Kury, A.B.** (2014): Classification of Opiliones. Museu Nacional/UFRJ website. <http://www.museunacional.ufrj.br/mndi/Aracnologia/opiliones.html>. Dostupné 10. 8. 2015

**La Cour, L.** (1941): Acetic-orcein: a new stain-fixative for chromosomes. *Stain Technology*, 16: 169-174.

**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: 121-136.

**Moustafa, M.A., Alaa, A.M., Sarhan, M.H. & Yaseen, A.E.** (2005): Chromosomal Studies on Four Egyptian Scorpion Species of Genus *Androctonus* (Family: Buthidae). *Cytologia*, 70(2): 161-165.

**Newlands, G. & Cantrell, A.C.** (1985): A re-appraisal of the rock scorpions (Scorpionidae: *Hadogenes*). *Koedoe*, 28: 35-45.

**Newlands, G. & Martindale, C.B.** (1980): The buthid scorpion fauna of Zimbabwe-Rhodesia with checklists and keys to the genera and species, distributions and medical importance (Arachnida: Scorpiones). *South African Institute for Medical Research*, 67: 51-77.

**Oliveira, R.M., Jesus, A.C., Brescovit, A.D. & Cella, D.M.** (2007): Chromosomes of *Crossopriza lyoni* (Blackwall 1867), intraindividual numerical chromosome variation in *Physocyclus globosus* (Taczanowski 1874), and the distribution pattern of NORs (Araneomorphae, Haplogynae, Pholcidae). *Journal of Arachnology*, 35: 293-306.

**Oliveira, R.M., Zacaro, A.A., Gnaspini, P. & Cella, D.M.** (2006): Cytogenetics of three Brazilian *Goniosoma* species: A new record for diploid number in Laniatores (Opiliones, Gonyleptidae, Goniosomatinae). *Journal of Arachnology*, 34: 435-443.

\***Oliveira, R.M., Zacaro, A.A., Gnaspini, P. & Pinto da Rocha, R.** (2000): Mitotic and meiotic chromosomes of three harvestmen species *Goniosomas spelaeum*, *Neosadocus* sp. and *Pseudopachylis* sp. (Arachnida, Opiliones, Laniatores), using standard and silver staining. *Genetics and Molecular Biology*, 23: 41.

**Parthasarathy, M.D. & Goodnight, C.J.** (1958): The chromosomal patterns of some Opiliones (Arachnida). *Transactions of the American Microscopical Society*, 77: 353-364.

**Paula-Neto, E., Araujo, D., Carvalho, L.S., Cella, D.M. & Schneider, M.C.** (2013): Chromosomal characteristics of a Brazilian whip spider (Amblypygi) and evolutionary relationships with other arachnid orders. *Genetics and Molecular Research*, 12 (3): 3726-3734.

**Piza, S. T.** (1944): A case of spontaneous end-to-end permanent union of two non-homologous chromosomes in the Brazilian scorpion *Tityus bahiensis* accompanied by irregularities in pairing. *Revista de Agricultura*, 19: 133-147.

**Piza, S. T.** (1947): Uma raça cromossômica natural de *Tityus bahiensis* (Scorpiones-Buthidae). *An Esc Super Agric Luiz de Queiroz*, 62: 183-192.

**Piza, S. T.** (1948a): Uma nova raça cromossômica natural de *Tityus bahiensis* (Scorpiones, Buthidae). *Revista de Agricultura*, 24: 181-186.

**Piza, S. T.** (1948b): Variações cromossômicas do *Tityus bahiensis* de São Joaquim. *Revista de Agricultura*, 24: 187-194.

**Piza, S. T.** (1949): “Ouro Preto”, nova e interessante raça cromossômica de *Tityus bahiensis* (Scorpiones – Buthidae). *Scientia Genetica*, 3: 147-159.

**Prendini, L. & Wheeler, W.C.** (2005): Scorpion higher phylogeny and classification, taxonomic anarchy, and standards for peer review in online publishing. *Cladistics*, 21: 446-494.

**Rein, J.O.** (2015): The Scorpion Files. Trondheim: Norwegian University of Science and Technology. <http://www.ntnu.no/ub/scorpion-files/>. Dostupné 10. 8. 2015

**Rodríguez-Gil, S.G., Ojanguren-Affilastro, A.A., Barral, M.L., Scioscia, C.L. & Mola, L.M.** (2009): Cytogenetics of three species of scorpions of the genus *Brachistosternus* from Argentina (Scorpiones: Bothriuridae). *Journal of Arachnology*, 37: 331-337.

**Řezáč, M. Gasparo, F., Král, J. & Heneberg, P.** (2014): Integrative taxonomy and evolutionary history of newly revealed spider *Dysdera ninii* complex (Araneae: Dysderidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 172: 451-474.

**Řezáč, M., Král, J. & Pekár, S.** (2007): The spider genus *Dysdera* (Araneae, Dysderidae) in Central Europe: revision and natural history. *Journal of Arachnology*, 35: 432-462.

**Sadilek, D., Nguyen, P., Koç, H., Kovařík, F., Yagmur, E.A. & Šťáhlavský, F.** (2015): Molecular cytogenetics of *Androctonus* scorpions: an oasis of calm in the tubrulent karyotype evolution of the diverse family Buthidae. *Biological Journal of the Linnean Society*, 115: 69-76.

**Sember, A.** (2010): Analýza karyotypu u vybraných bičovců řádů Amblypygi a Uropygi. Diplomová práce. Univerzita Karlova v Praze. Přírodovědecká fakulta.

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

**Sharma, N. & Parida, B.B.** (1987): Study of chromosomes in spiders from Orissa. *Pranikee*, 8: 71-76.

**Schneider, M.C., Mattos, V.F. & Cella, D.M.** (2015): The scorpion cytogenetic database. <http://www.arthropodacytogenetics.bio.br/scorpionsdatabase/index.html>. Dostupné 10. 8. 2015

**Schneider, M.C., Zacaro, A.A., Gnaspini, P. & Cella, D.M.** (2008): Conventional and ultrastructural analyses of the chromosomes of *Discocyrtus pectinifemur* (Opiliones, Laniatores, Gonyleptidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 47: 203-207.

**Schneider, M.C., 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: 883-898.

**Schönhöfer, A.L., Karaman, I.M. & Martens, J.** (2013): Revision of the genus *Trogulus* Latreille: The morphologically divergent *Trogulus torosus* species-group of the Balkan Peninsula (Opiliones: Dyspnoi: Troglidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 167: 360-388.

- Schönhöfer, A.L. & Martens, J.** (2010): Hidden Mediterranean diversity: Assessing species taxa by molecular phylogeny within the opilionid family Trogludae (Arachnida, Opiliones). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 54(1): 59-75.
- Sokolow, I.** (1926): Untersuchungen über die Spermatogenese bei Arachniden. II: Über die Spermatogenese der Pseudoscorpione. *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie*, 3: 615-681.
- Soleglad, M. E. & Fet, V.** (2003): High-level systematics and phylogeny of the extant scorpions (Scorpiones: Orthosterni). *Euscorpius*, 11: 1–175.
- Stávale, L.M., Schneider, M.C., Brescovit, A.D. & Cella, D.M.** (2011): Chromosomal characteristics and karyotype evolution of Oxyopidae spiders (Araneae, Entelegynae). *Genetics and Molecular Research*, 10(2): 752-763.
- Šťáhlavský, F.** (2015): The pseudoscorpion cytogenetic database. [www.arthropodcytogenetics.bio.br/pseudoscorpiondatabase](http://www.arthropodcytogenetics.bio.br/pseudoscorpiondatabase). Dostupné 10. 8. 2015
- Šťáhlavský, F., Boyer, S.L., Harvey, M.S. & Giribet Gonzalo** (2012a): First cytogenetic study of member of the harvestman family Pettalidae (Opiliones: Cyphophthalmi). *Australian Journal of Entomology*, 51: 299-302.
- Šťáhlavský, F., Henderickx, H. & Král, J.** (2005): Karyotype study on pseudoscorpions of the genus *Lasiochernes* Beier (Pseudoscorpiones: Chernetidae). *Folia Biologica (Krakow)*, 53: 69-74.
- Šťáhlavský, F., Christophoryová, J. & Henderickx, H.** (2013): A karyological study of four European species of *Roncus* (Pseudoscorpiones: Neobisiidae). *European Journal of Entomology*, 110 (3): 393-399.
- Šťáhlavský, F. & Král, J.** (2004): Karyotype analysis and achiasmatic meiosis in pseudoscorpions of the family Chthoniidae (Arachnida: Pseudoscorpiones). *Hereditas*, 140: 49-60.
- Šťáhlavský, F., Král, J., Harvey, M.S. & Haddad, C.R.** (2006): A karyotype study on the pseudoscorpion families Geogarypidae, Garypinidae and Olpiidae (Arachnida: Pseudoscorpiones). *European Journal of Entomology*, 103: 277-289.
- Šťáhlavský, F., Král, J., Harvey, M.S. & Haddad, C.R.** (2012b): The first cytogenetic characterization of Atemnids: Pseudoscorpions with the highest chromosome numbers (Arachnida: Pseudoscorpiones). *Cytogenetic and Genome Research*, 137: 22-30.
- Šťáhlavský, F., Zeh, J., Zeh, D. & Král, J.** (2009): Karyotypes of the neotropical pseudoscorpions *Semeiochernes armiger* and *Cordylochernes scorpioides* (Pseudoscorpiones: Chernetidae). *Journal of Arachnology*, 37: 87-91.

**Tijo, J.H. & Levan, A.** (1956): The chromosome number of man. *Hereditas*, 42: 1-6.

**Tree of Life Web Project** (2006): Araneae. Spiders. Version 07 December 2006 (temporary). <http://tolweb.org/Araneae/2546/> in The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>. Dostupné 10. 8. 2015

**Troiano, G.** (1990): Karyotype and male meiosis of four species of *Roncus* L. Koch, 1873 (Pseudoscorpionida, Neobisiidae). *Bollettino di Zoologia*, 54: 1-9.

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

**Tsurusaki, N.** (1985): Geographic variation of chromosomes and external morphology in the *montanum*-subgroup of the *Leiobunum curvipalpe*-group (Arachnida, Opiliones, Phalangiidae) with special reference to its presumable process of riation. *Zoological Science*, 2: 767-783.

**Tsurusaki, N.** (1989): Geographic variation of chromosomes in *Sabacon makinoi* Suzuki (Arachnida, Opiliones, Sabaconidae). *Bulletin of the Biogeographical Society of Japan*, 44: 111-116.

**Tsurusaki, N.** (1993): Geographic variaton of the number of B-chromosomes in *Metagagrella tenuipes* (Opiliones, Phalangiidae, Gagrellinae). *Memoirs of the Queensland Museum*, 33(2): 659-665.

**Tsurusaki, N.** (2007): Harvestmen: The Biology of Opiliones. *Cytogenetics*, Chapter 6: 266-279.

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

**Tsurusaki, N. & Kawato, S.** (2014): Highly conserved karyotypes of *Systemocentrus japonicus* and *Paraumbogrella pumilio* (Opiliones: Sclerosomatidae: Gagrellinae) support their close relationship. *Acta Arachnologica*, 63: 15-21.

**Tsurusaki, N., Svojanovská, H., Schöenhofer, A. & Šťáhlavský, F.** (2015): The harvestmen cytogenetic database. <http://www.arthropodcytogenetics.bio.br/harvestmendatabase>. Dostupné 10.8.2015

**Vítková, M., Král, J., Traut, W., Zrzavý, J. & Marec, F.** (2005): The evolutionary origin of insect telomeric repeats, (TTAGG)<sub>n</sub>. *Chromosome Research*, 13: 145-156.

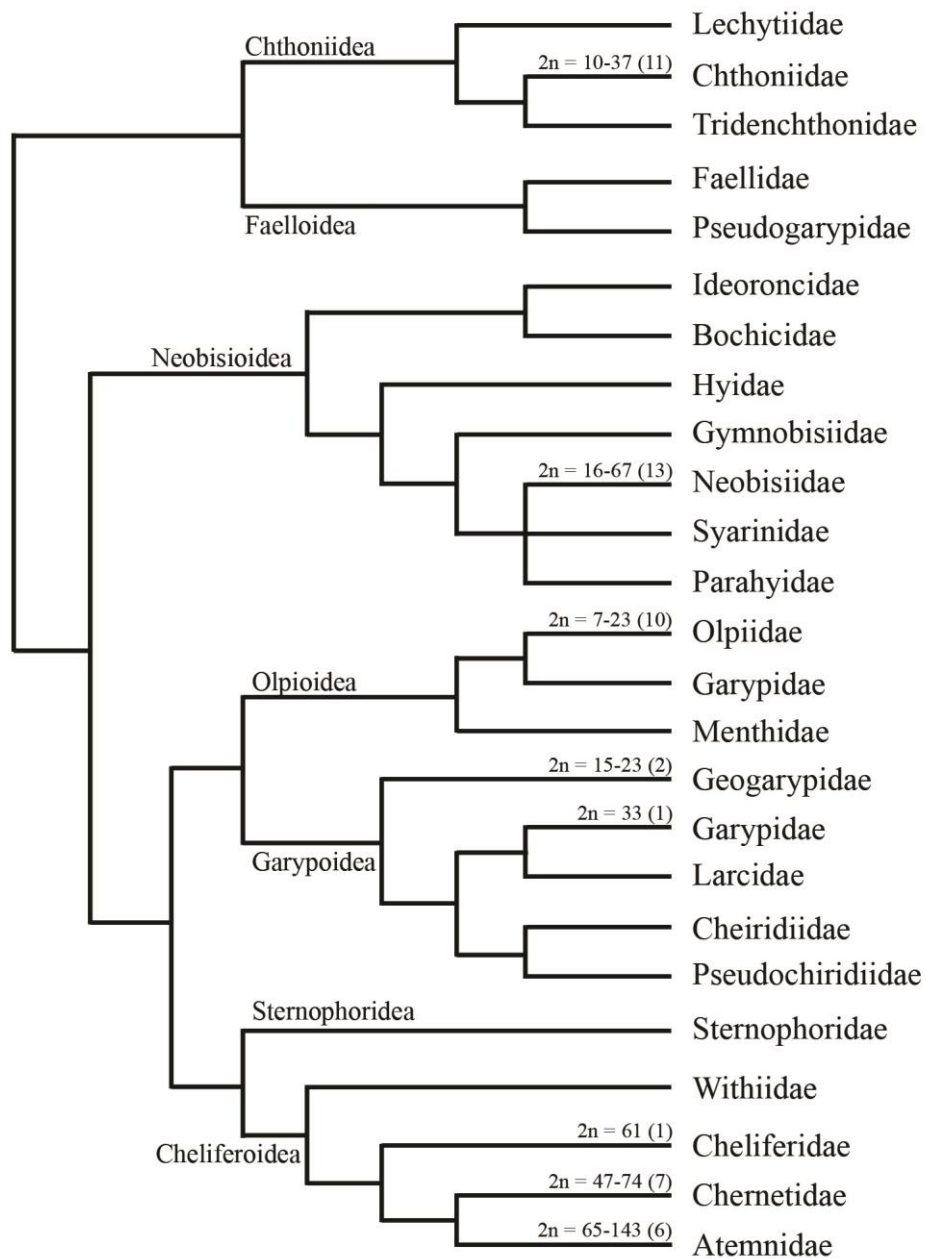
**Watanabe, M., Tsurusaki, N. & Kubota, S.** (2009): Molecular cytogenetic characterization of 5S ribosomal DNA in the harvestman *Psathyropus tenuipes* (Arachnida: Opiliones). *Chromosome Science*, 12: 51-53.

**World Spider Catalog** (2015): World spider catalog. Natural History Museum Bern, <http://www.wsc.nmbe.ch/>, verze 16.5. Dostupné 10. 8. 2015

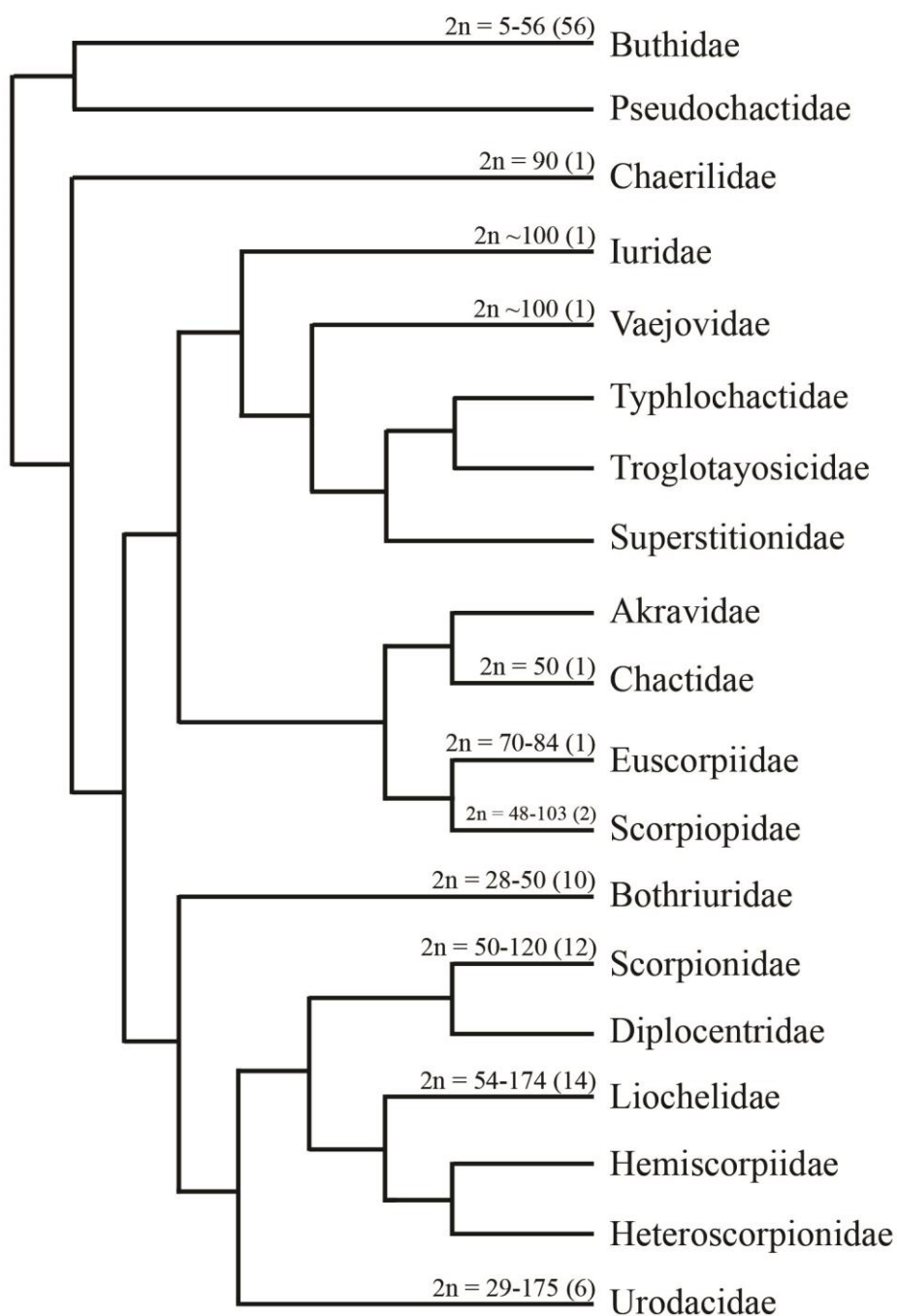
**Yamazaki, K., Yahata, H., Kobayashi N. & Makioka, T.** (2001): Egg maturation and parthenogenetic recovery of diploidy in the scorpion *Liocheles australasiae* (Fabricius) (Scorpions, Ischnuridae). *Journal of Morphology*, 247: 39-50.

**Zaragoza, J.A. & Šťáhlavský, F.** (2008): A new *Roncus* species (Pseudoscorpiones: Neobisiidae) from Montseny Natural Park (Catalonia, Spain), with remarks on karyology. *Zootaxa*, 1693: 27-40.

## Přílohy

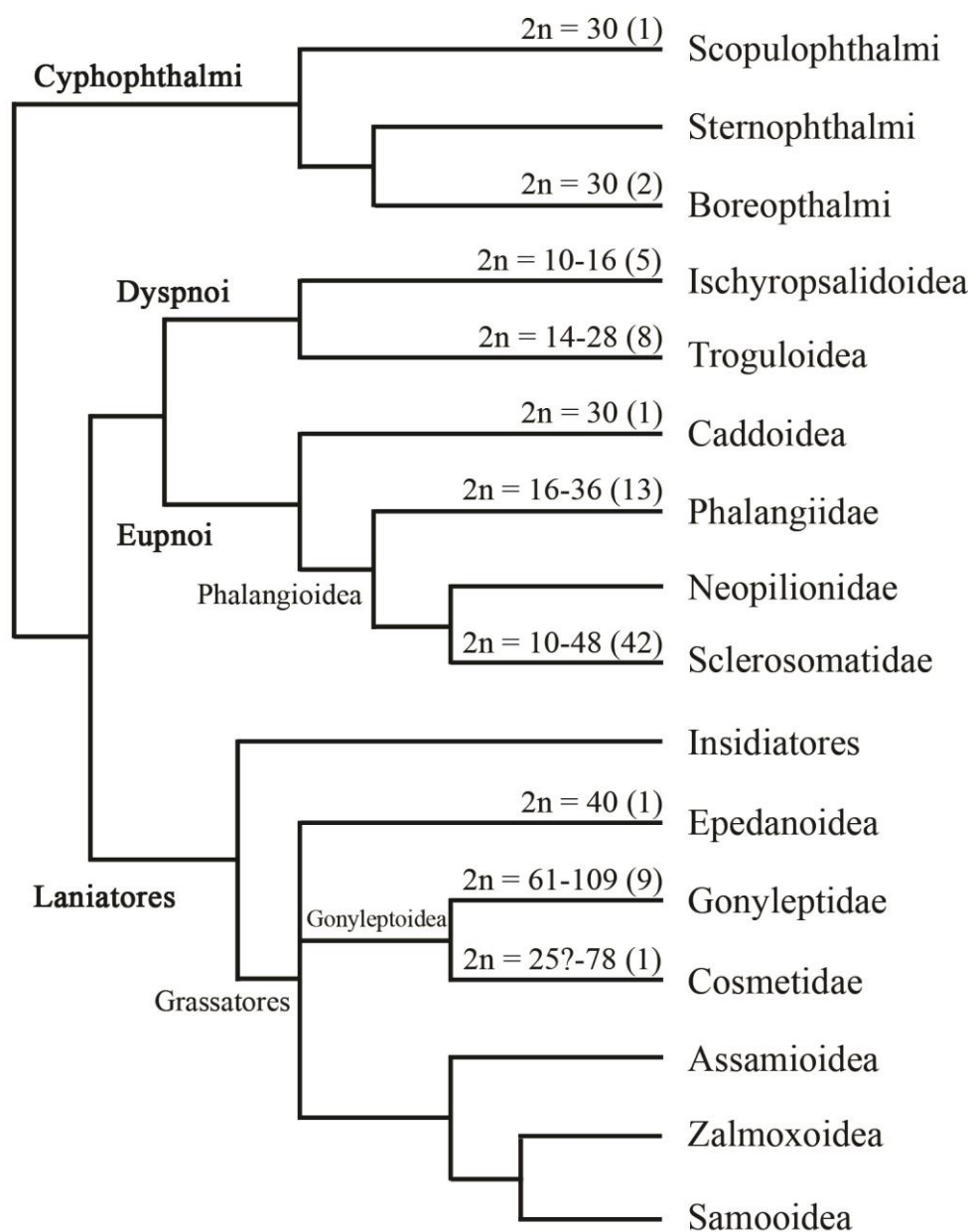


**Obrázek 7: Kladogram znázorňující příbuzenské vztahy štírků s diploidním počtem chromozomů u jednotlivých čeledí.** Kladogram převzat od Harvey 1992 a doplněn diploidním počtem chromozomů ze Šťáhlavský et al. 2015 (v závorce počet karyotypově popsáních druhů).

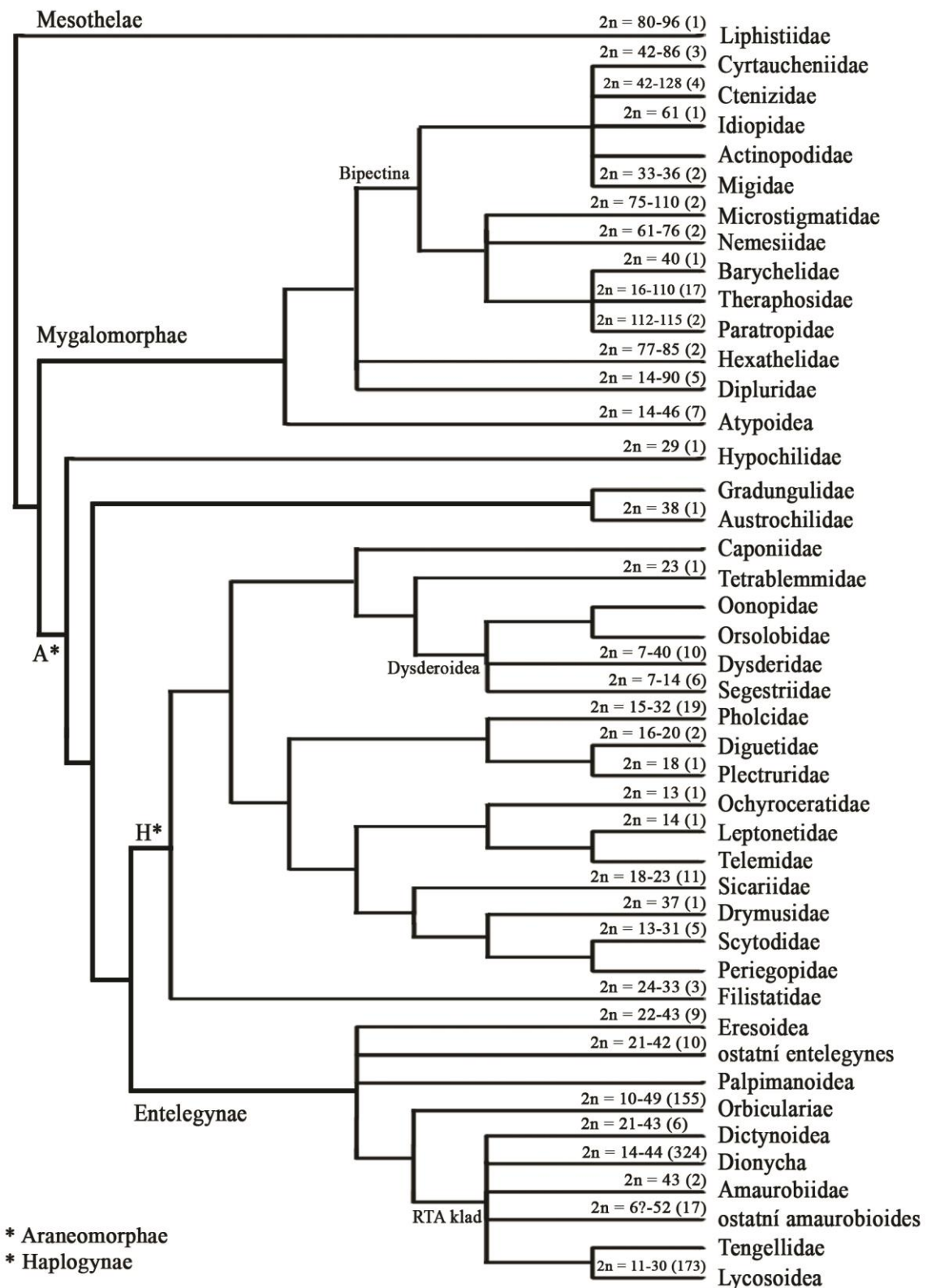


**Obrázek 8: Kladogram znázorňující příbuzenské vztahy štirů s diploidním počtem chromozomů u jednotlivých čeledí.** Kladogram převzat od Prendini & Wheeler 2005 a doplněn diploidním počtem chromozomů ze Schneider et al. 2015 (v závorce počet karyotypově popsanych druhů).

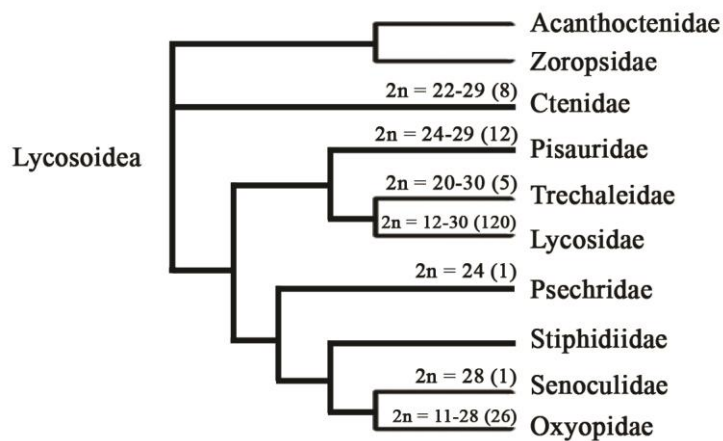
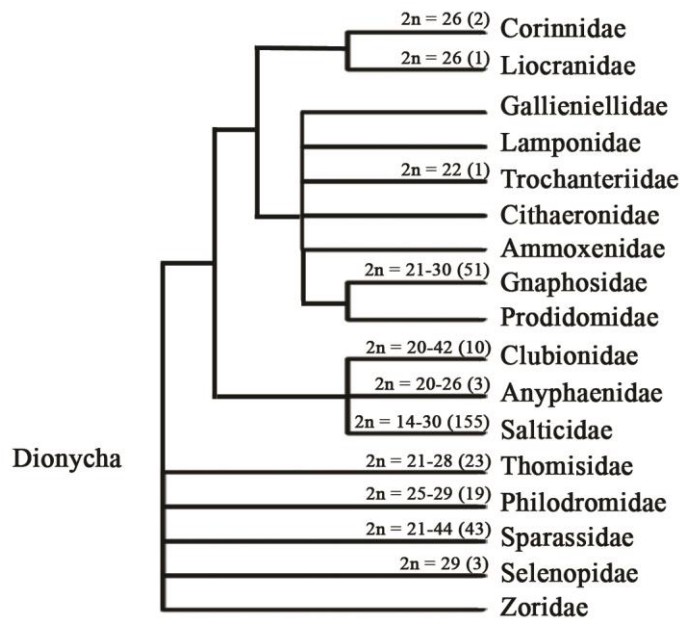




**Obrázek 9: Kladogram znázorňující příbuzenské vztahy sekáčů s diploidním počtem chromozomů u jednotlivých čeledí.** Kladogram převzat od Šťáhlavský et al. 2012a a doplněn diploidním počtem chromozomů z Tsurusaki et al. 2015 (v závorce počet karyotypově popsaných druhů).



**Obrázek 10: Kladogram znázorňující příbuzenské vztahy pavouků s diploidním počtem chromozomů u jednotlivých čeledí.** Kladogram sestaven podle Jocque & Dippenaar-Schoeman 2006; Tree of Life Web Project 2006 a doplněn diploidním počtem chromozomů z Araujo et al. 2015 (v závorce počet karyotypově popsáních druhů).



**Obrázek 11:** Kladogram znázorňující příbuzenské vztahy v nadčeledi *Lycosoidea* a *Dionycha* s diploidním počtem chromozomů u jednotlivých čeledí. Kladogram sestaven podle Jocque & Dippenaar-Schoeman 2006; Tree of Life Web Project 2006 a doplněn diploidním počtem chromozomů z Araujo et al. 2015 (v závorce počet karyotypově popsáných druhů).