

Polyploidie u ryb

Polyploidie (znásobení chromozomových sad) je neobyčejně důležitým evolučním mechanismem nepochybně přispívajícím k obrovské diverzitě současných ryb. Rovněž snadnost, s jakou lze u ryb polyploidní stavy experimentálně vyvolat a s úspěchem využívat v akvakultuře, svědčí o významu tohoto biologického jevu, souvisejícího s evoluční plasticitou rybích genomů. Na druhé straně jen málo jevů v biologii a genetice ryb je spojených s tak neúplnými, zlomkovitými a někdy zkreslenými znalostmi, jako je tomu právě u polyploidie. Tento článek proto chce podat stručný přehled o mechanismech vzniku polyploidie, o kauzálním vztahu mezi hybridizačními událostmi a zvýšením stupně ploidie a uvést příklady využití specifických vlastností polyploidů v akvakultuře.

Evoluční versus biologická ploidie
 Snad největší nedorozumění spojené s termínem polyploidie je nerozlišování mezi biologickou a evoluční úrovní ploidních stupňů; v tomto smyslu je termín polyploidie svým způsobem homonymem označujícím dvě různé věci. Přes početné výjimky u bezobratlých má většina živočichů (*Metazoa*) duplikovanou sadu chromozomů, tedy $2n$, a jsou biologicky diploidní. Tato situace se evolučně vyvinula spolu s mechanismem pohlavního rozmnožování. Vývoj gamet pro pohlavní rozmnožování živočichů se uskutečňuje pomocí

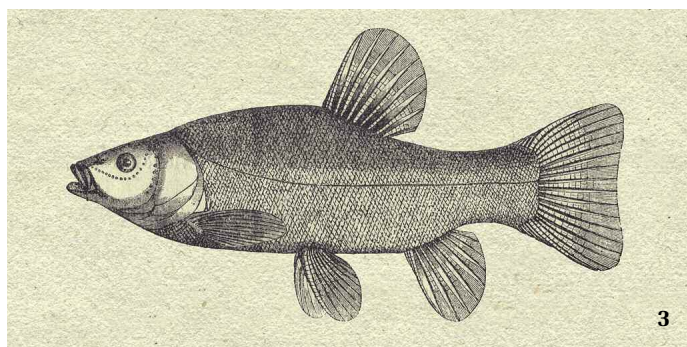
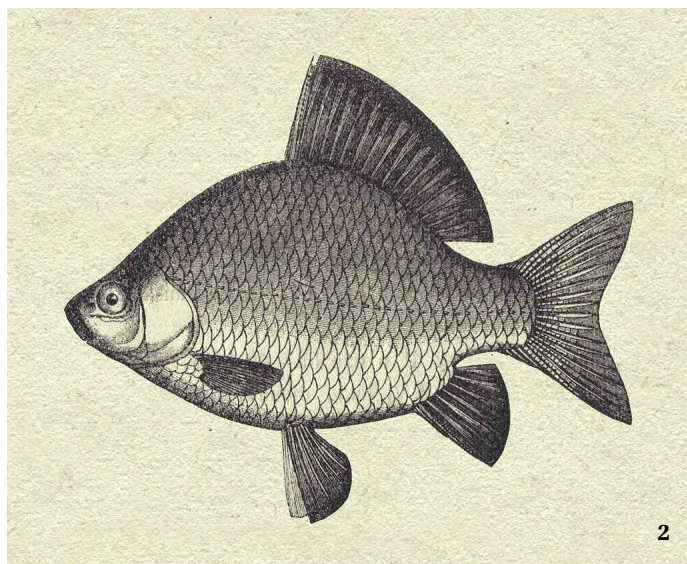
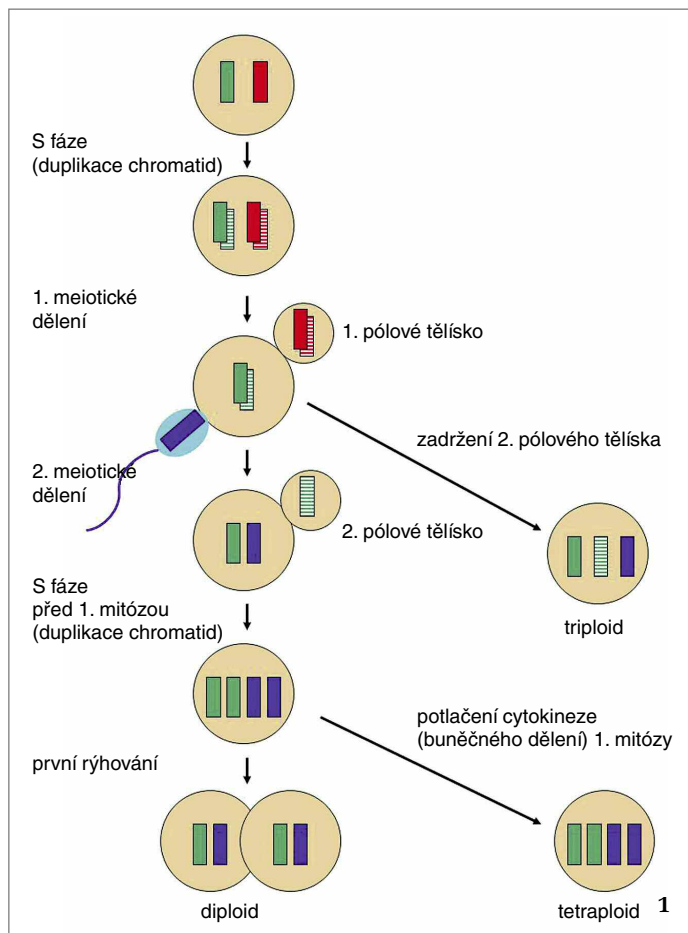
meiotického buněčného dělení (meiózy) zahrnujícího dvě následná jaderná dělení, ale pouze jeden cyklus replikace DNA, což umožňuje segregaci jedné kopie každého homologního chromozomu do každé nové gamety. Přítomnost jedné sady chromozomů v gametě (haploidie, $1n$) a pohlavní rozmnožování zajišťují znovunastolení diploidního stavu celého nového organismu v každé generaci. V tomto smyslu jakýkoli organismus, který vykazuje diploidní/haploidní cykly v každé generaci, je biologicky diploidní, bez ohledu na počet chromozomů a obsah DNA v jádře – jiný-

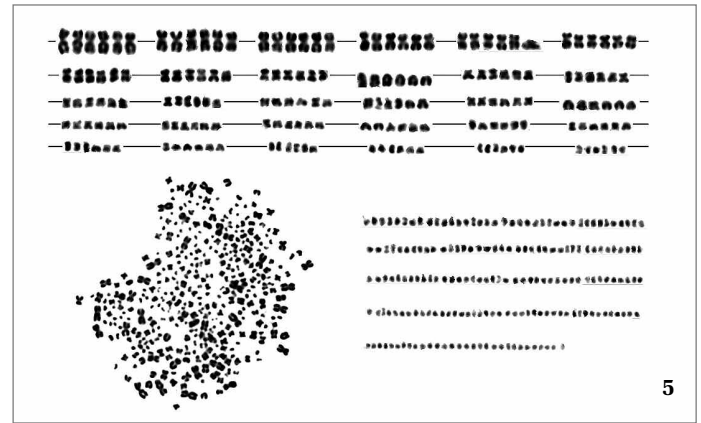
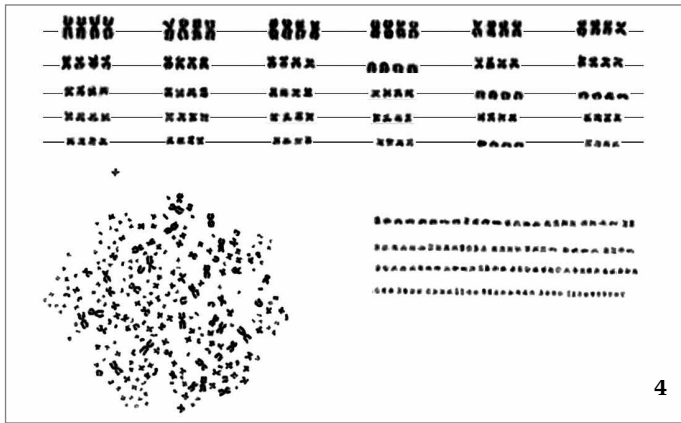
mi slovy bez ohledu na evolučně ploidní stav genomu. Polyploidie představuje úplný troj- či vícenásobek celé chromozomové sady nad haploidní stav a vzniká jako vedlejší efekt jiných procesů biotických nebo abiotických. Spontánní polyploidizační události nebo přesněji jejich výsledky se za určitých podmínek mohou fixovat v evoluci a vést ke vzniku taxonů (druhů, rodů, linií, čeledí atd.) evolučně polyploidního původu, byť se u nich vyskytoval dříve zmíněný diploidní/haploidní cyklus u každé generace a dotyčný organismus byl tak biologicky diploidní. V těchto souvislostech je tedy termín evoluční polyploidie smysluplným jen ve fylogenetickém

1 Vznik (auto)polyploidie u ryb. Oocyty jsou ovulovány v metafázi 2. meiotického dělení. Pokračování meiózy nastává po oplození. Použitím fyzikálního nebo chemického šoku lze zadržet buněčné dělení za vzniku triploidního (při potlačení 2. meiotického dělení) nebo tetraploidního organismu (při potlačení první mitózy). Schéma zobrazuje hypotetický druh s počtem chromozomů $2n = 2$. Každý proužek uvnitř buňky představuje jeden chromozom a překrývající se proužky znázorňují sesterské chromatidy po replikaci DNA před meiózou. Podle: F. Pierrerer a kol. (2009)

2 Mezi karasy (rod *Carassius*) existují populace s přechodem od asexuálního k pohlavnímu rozmnožování spojeným se zvýšenou ploidií. Karas obecný (*C. carassius*) mezi ně nepatří, je ale schopen se křížit s jinými druhy.

3 Indukované triploidní formy lína obecného (*Tinca tinca*) se využívají v akvakulturních chovech.

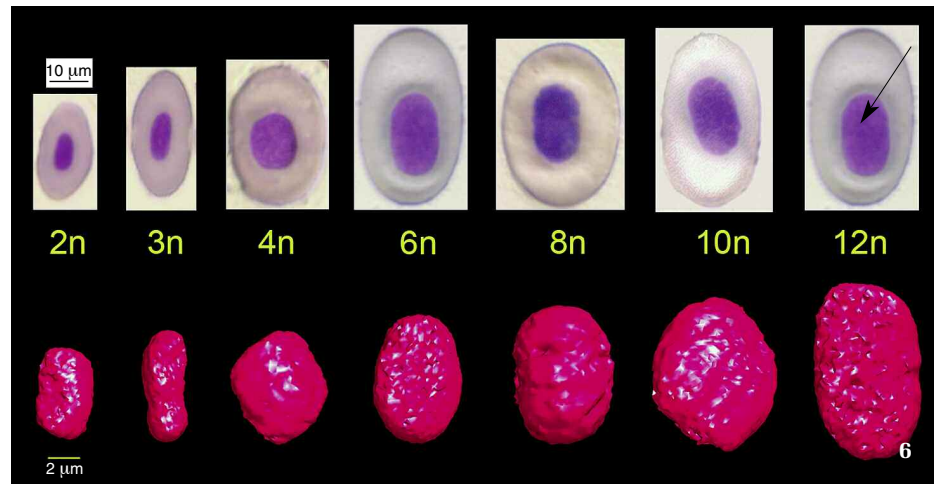




významu: např. aby mohl průkopník cytogenetiky ryb Sajiro Makino ve 30. letech 20. stol. konstatovat, že genom kapra obecného (*Cyprinus carpio*) je evolučně tetraploidního původu ($2n = 100$), musel mít údaje, že existuje řada druhů jiných kaprovitých ryb, jejichž genom je evolučně diploidní ($2n = 48-50$).

Evoluce genomu, biodiverzita ryb a polyploidizace

Dnešní funkční a fylogenetická rozrůzněnost obratlovců, spolu s obrovskou biodiverzitou současných ryb, je kauzálně spojována s několika polyploidizačními událostmi v počátku evolučního vývoje obratlovců. Tyto poznatky přinesla velmi rychle se rozvíjející genomika. Srovnávací genomické analýzy totiž ukázaly, že řada genů, třebaže nefunkčních nebo i s jinou recentní funkcí, je u obratlovců znásobena, opakuje se v několika kopiích a jediným přijatelným vysvětlením tohoto stavu by mohly být právě dávné polyploidizační události. Evoluce genomu obratlovců tedy pravděpodobně mohla být spojena s třemi epizodami celkových duplikací genomu – první při vzniku obratlovců samých, druhá u vzniku čelistnatců (*Gnathostomata*). Tyto události se v literatuře označují jako 2R („two rounds“) hypotéza. Poslední epizoda – 3R hypotéza – potom nastala při vzniku kostnatých ryb (*Teleostei*), tedy v současnosti bezkonkurenčně nejpočetnější skupiny obratlovců, po jejich oddělení od předků dnešních jeseterů (*Acipenser*), veslonosů (*Polyodon*) a také kostlínů (*Lepisosteus*, *Atractosteus*; např. Volf 2005, Froschauer a kol. 2006). Jakkoli jsou tyto hypotézy s rozšiřujícím se čtením genomů dále potvrzovány, ne všichni odborníci s tím bezvýhradně souhlasí. P. C. J. Donoghue a M. A. Purnell (2005) vznášejí závažnou námitku, že genomické údaje byly získány ze současných organismů a že spojití genomové duplikace s objevením překvapivě nových znaků neobstojí tváří v tvář dnes už velmi dobrému geologickému záznamu dokládajícímu evoluci raných obratlovců. Detailní porovnání genových vstavení (tj. výskytu genů ve shodných vazebných či genových skupinách) z přechytných celých genomů člověka (*HSA* – *Homo sapiens*), kura domácího (*GGA* – *Gallus gallus*), dania pruhozaného (*DRE* – *Danio rerio*), čtverzubce zeleného neboli fugu (*TNI* – *Tetraodon nigroviridis*) a halančíka rýžovištního čili medaky (*OLA* – *Oryzias latipes*) umožnilo zrekonstruovat pravděpodobný hypotetický



ký haploidní počet chromozomů u protokaryotypu obratlovců ($n = 11$), čtvernožců ($n = 18$) a také protokaryotypu kostnatých (bez jeseterů; $n = 12$; Kohn a kol. 2006). Tyto hypotetické konstrukce velmi dobře odpovídají poměrům nalezeným ve skutečnosti. Tak např. bahníci (mimo jiné rod *Protopterus*) a řada ocasatých obojživelníků (*Caudata*) mají (stále ještě) počet chromozomů $2n = 36$ a většina kostnatých ryb $2n = 48$, což pak téměř potvrzuje 3R hypotézu.

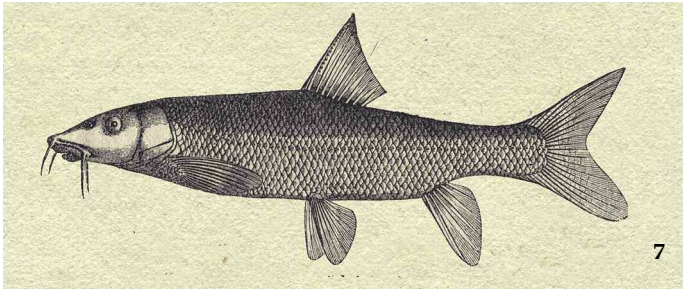
Rozšíření evoluční polyploidie u ryb

Jakkoli je polyploidie u ryb velmi významná jak pro poznání genomu ryb a jeho evoluce, tak pro její praktické využití ve šlechtitelství a v akvakultuře, musíme otevřeně konstatovat, že o skutečném rozšíření polyploidie u ryb mnoho nevíme. Ryby jsou nejvíce diverzifikovanou skupinou obratlovců, zejména s ohledem na dosud stále ještě neznámý počet existujících druhů (dnes již daleko přesahuje 35 tisíc taxonomicky známých), a též s ohledem na počty skutečně existujících fylogenetických linií. Třebaže data o genomech ryb jsou velmi fragmentární, jak ukazují údaje o počtech chromozomů – v rozsahu od $2n = 12$ u štetinozubky černé (*Sigmops bathyphilus*) do $2n = 446$ u osmana tibetského (*Ptychobarbus dipogon*) a obsahu DNA v jádře – od 0,38 pg DNA/1C u některých čtverzubců rodu *Tetraodon* po 132,83 pg DNA/1C u bahníka východoafrického (*Protopterus aethiopicus*). C-hodnota (1C) odpovídá haploidnímu jádru gamety nebo polovině obsahu diploidního jádra somatické buňky v G1 fázi (blíže viz T. R. Gregory 2012). Přestože bylo v poslední době nashromážděno mnoho údajů

o genomech ryb, tato data jsou známa jen pro méně než 10 % zástupců obrovské rybí diverzity. Známé případy evoluční polyploidie u ryb se nepravidelně vyskytují u příčnoústých (*Chondrichthyes*, tedy chimér, žraloků a rejnoků), dále u obou základních evolučních větví ryb, tedy násadoploutvých (neboli nozdratých – *Sarcopterygii*) a nejpočetnější dnes existující skupiny – paprskoploutvých (*Actinopterygii*). U těchto posledních (s výjimkou řádů gavůni – *Atheriniformes* a halančíkovci – *Cyprinodontiformes*) se polyploidie vyskytuje ne výše než u linie *Protacanthopterygii* (štikotvární – *Esociformes* spolu s lososotvárnými – *Salmoniformes*, tedy u pravých koncoústých ryb, u bazálních *Euteleostei*). Zda výše popsaná distribuce evoluční polyploidie u ryb odráží skutečnost, nebo je pouze projevem nedostatku příslušných dat, není dnes známo.

Autopolyploidie a alopolyloidie

V přírodě se vyskytující polyploidie u ryb, jakkoli jde o složitý jev, má dvě základní formy: autopolyploidii (jež znamená multiplikaci – zmnožení celé homospecifické sady chromozomů) a alopolyloidii (zmnožení celé heterospecifické sady chromozomů), a to jak v lichých, tak i v sudých násobcích. K autopolyploidii mohou vést některé poruchy gametogeneze (např. premeiotická endoreduplikace chromozomové sady následovaná dvěma meiotickými děleními, potlačení/selhání prvního nebo druhého meiotického dělení, nebo selhání rozchodu mitotických chromozomů), poruchy procesu oplodnění (polyspermické oplodnění) a stárnutí ovulovaných oocytů, při němž dochází ke změnám v jejich cytoskeletární organizaci (poruchy



4 a 5 Metafázní buňka (vlevo dole) a z ní sestavený karyotyp (nahore a vpravo) jesetera ruského (*Acipenser gueldenstaedti*) ukazuje jedince s normální ploidií odpovídající přibližně 240 chromozomům (obr. 4) a spontánně triploidního jedince s ploidií odpovídající 360 chromozomům (obr. 5).

6 Na sérii jader erytrocytů modelových ryb různé úrovně ploidie je dvojrozměrně (horní řada, jádro označeno šipkou) a trojrozměrně (v dolní řadě) demonstrována pozitivní korelace velikosti genomu s velikostí buněčného jádra, tzv. nukleotypický efekt. V horní řadě 2-D digitalizované obrazy erytrocytů z krevního nátěru obarveného Hemacolem u diploidního (2n) a triploidního (3n) lína obecného, paleotetraploidního (4n) jesetera malého (*Acipenser ruthenus*), hexaploidního (6n) hybrida jeseterů, paleooktaploidního (8n) jesetera sibiřského (*A. baeri*), dekaploidního (10n) hybrida jeseterů a dodekaploidního (12n) jedince jesetera sibiřského. V dolní řadě 3-D rekonstrukce jader erytrocytů těchto jedinců s použitím konfokální mikroskopie Olympus LSM Fluoview. Foto D. Bytyutskyy

7 Parma obecná (*Barbus barbus*).

Západopalearktický rod *Barbus* je příkladem paleotetraploidní formy kaprovitých (*Cyprinidae*).

8 Tetraploidní formy piskoře pruhovaného (*Misgurnus fossilis*) jsou vzácným případem autopolyploidie u ryb. Ukázky (obr. 2, 3, 7 a 8) v kresbách z článku A. Friče České ryby (Živa 1859)

organizace jádra a jadérka, poruchy tvorby cytoskeletárních mikrotubulů) vedoucí od chromozomových aberací u potomstva až k potlačení druhého meiotického dělení, přičemž se neoddělí druhé pólóvé tělísko.

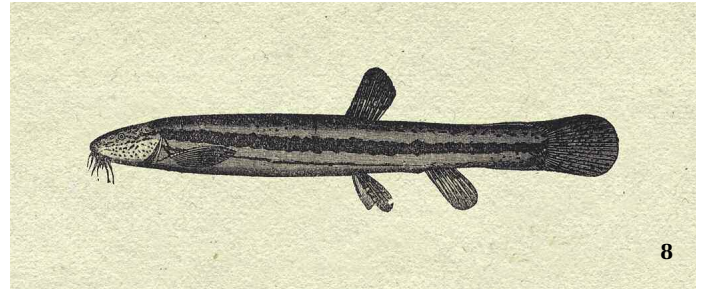
Pokud ke zmnožení chromozomových sad dochází při mezirodové nebo mezidruhové hybridizaci, jde o alopolyplodii, jež má u ryb za následek změnu normálního bisexuálního typu rozmnožování na některý typ rozmnožování asexuálního, nebo někdy unisexuálního (gynogeneze – spermie pouze stimuluje embryonální vývoj, ale její genom se neúčastní vzniku nového jedince; hybridogeneze – oplozením vzniká hybridní organismus, u kterého ale při vzniku pohlavních buněk dojde k premeiotickému vyloučení otcovského genomu; partenogeneze – dělení neoplozeného vajíčka a vznik organismu jsou stimulovány podmínkami prostředí, např. teplotou).

Jestliže k mechanismům působícím autopolyploidní nebo alopolyplodní stavy dochází přirozeně, tj. bez zásahu člověka,

hovoříme o spontánní polyploidii. Spontánní polyploidie je u ryb častým a dobře dokumentovaným jevem (viz Benfey 1989, Ihssen a kol. 1990, Pandian a Koteeswaran 1998 aj.) zejména u druhů s vnějším oplozením, ale může se vyskytnout i u druhů s vnitřním oplozením. Tomu nasvědčuje např. nález triploidního jedince žraloka vouskatého (*Ginglymostoma cirratum*), který byl identifikován pomocí průtokové cytometrie (Kendall a kol. 1994). V zásadě záleží pouze na dostatečné velikosti analyzovaného vzorku dané populace, ať již přírodní nebo v chovu, aby byl takový triploidní jedinec nalezen.

Polyploidie a speciace

Případy prokázané autopolyploidie u ryb jsou poměrně vzácné (lososovití – *Salmonidae*, velká rasa sekavce japonského – *Cobitis biwae*, tetraploidní formy piskoře pruhovaného – *Misgurnus fossilis*, obr. 8, a piskoře dálnovýchodního – *M. anguillicaudatus*, snad bahník Dolloův – *P. dolloii*). Naproti tomu ostatní a početné případy lze jednoznačně přisoudit druhému typu – alopolyplodizaci pocházející z mezidruhové hybridizace, která je následovaná asexuální fází a poté vznikem bisexuálního rozmnožování u nově vzniklého polyploidního druhu. Naskytá se otázka, jakým mechanismem se tvoří vyšší, tetraploidní stupeň, když víme, že prvotním následkem hybridizace je vznik hybridního organismu, který ale v těchto případech produkuje v dospělosti neredukovaná, tedy diploidní vajíčka, z nichž část po stimulaci spermii vytvoří klonálně se množící potomky, ale u části dojde k začlenění genomu spermie, a tedy ke vzniku triploidie (Choleva a kol. 2012). Studie evolučních aspektů dynamiky ukazují, že takové hybridní polyploidní komplexy, jež vznikají jako důsledek nahodilých hybridizačních událostí, jsou v některých případech skutečně slepé vývojové uličky. Jindy však jasně představují přechodná stadia adaptivní despeciace, kde hybridní a navíc polyploidní forma nalezne své místo ve vhodném prostředí a rychlejší klonální reprodukci ve srovnání s formami pohlavními převládne v populaci. V dalším vývoji hybridního asexuálně se množícího komplexu pak může vzniknout nový, tetraploidní druh s pohlavním rozmnožováním prostřednictvím tzv. triploidního mostu (jde tedy o jedince, kteří vznikají splynutím diploidního hybridního vajíčka se spermii dalšího druhu mechanismem „genome addition“ – přidáním genomu). Tato evoluční dráha se uplatnila nejméně ve dvou případech. Velmi komplikovaný reprodukční systém byl popsán u druhového komplexu iberie okulejovité (*Squalius alburnoides*), kde vidíme, že



systém je schopen (vzácně) generovat i tetraploidní samce a samice, které se množí pohlavně (Alves a kol. 2001). Takto s velkou pravděpodobností vzniká nový druh s evolučně tetraploidní úrovní a počíná si dále jako biologicky diploidní, kde haploidní úroveň gamet odpovídá předešlé diploidní úrovni předka.

Jiným příkladem takového přechodu od asexuálního k pohlavnímu rozmnožování spojenému se zvýšenou ploidií jsou zřejmě poměry v mnoha populacích karasů (*Carassius*, blíže na str. 285–288). V tomto teoretickém rámci pak můžeme konstatovat, že ve skutečnosti máme před sebou raná (např. střevle – *Phoxinus*, sekavec), pokročilá (např. jelec – *Squalius*, karas) a terminální (např. parma – *Barbus*, kapr a mnohé další rody evolučně tetraploidních kaprovitých – *Cyprinidae*, pakaprovcovití – *Catostomidae*) stadia takových procesů a rovněž rekurentní, kdy opakovaním dochází k dalšímu zvýšení ploidie (např. u jeseterů, evolučně hexaploidních karasů, palem rodu *Labeobarbus*, chramulí – *Variacorhinus* a zástupců linie „schizothoracine“) až po triploidní derivát evolučně hexaploidní úrovně $2n = 446$ u osmana tibetského, který je patrně dokladem tří takových cyklů. Je tedy více než pravděpodobné, že existuje kauzální vztah mezi hybridizací a zvýšením ploidní úrovně, že jde o poměrně častý jev, k němuž došlo a dochází v evoluci genomu ryb často. Tento předpokládaný mechanismus sám o sobě není překvapivý, protože podobným způsobem vznikají početné alopolyplodní druhy rostlin (např. Krahulec a kol. 2010). Překvapivé je, že se vyskytuje i u jiných obratlovců než u ryb, je však poměrně ojedinělý (např. s polyploidizací spojená hybridogeneze u zelených skokanů rodu *Pelophylax*).

Indukovaná polyploidie

Téměř souběžně s objevováním přírodních polyploidních forem ryb se objevily také pokusy, které ukázaly, že lze polyploidii téměř u všech ryb navodit experimentálně, a to poměrně jednoduchými technikami, a že takto indukovaná polyploidní formy mají vhodné vlastnosti pro široké použití v akvakultuře (přehledová práce F. Piferrera a kol. 2009). Techniky vedoucí k umělému navození polyploidie jsou od 70. let 20. stol. intenzivně studovány a celosvětově využívány k produkci neplodných rychle rostoucích nebo plodných polyploidních ryb, ale též měkkýšů. U ryb se nejčastěji cíleně vyvolává triploidní, méně často pak tetraploidní stav, a to pomocí některého z řady fyzikálních zásahů do vývoje zygoty. Tyto zásahy jsou celosvětově označovány jako fyzikální (tepelní nebo tlakové) šoky. Šok pro indukci

triploidie musí postihnout období druhého meiotického dělení a depolymeraci tubulinových vláken vřeténka zabránit oddělení druhého pólového tělíska. Naproti tomu šok k indukci tetraploidie musí zasáhnout cytokinezi prvního mitotického dělení a depolymeraci tubulinových vláken vřeténka zabránit rozdělení duplikovaných sad chromozomů do dcerých buněk.

Aplikace teplotního šoku (tepla nebo chladu) je provozně jednoduchá jak v laboratorních podmínkách, tak i v praxi. Je potřeba pouze ohřát vodu v lázni termostatem, nebo ji ochladit ledem, tedy dostat se na teplotu o 15–20 °C vyšší nebo nižší, než je fyziologické optimum pro vývoj jiker daného druhu; jikry do ní v určitou dobu přenést, ponechat po stanovenou expoziční dobu a pak vyjmout. K tlakovému šoku je nutná speciální tlaková jednotka, do jejíž uzavíratelné komory se nalijí oplozené jikry s vodou a tlak vody se zvýší na požadovanou hodnotu pomocí napojeného kompresoru, ruční pumpy nebo z připojených lahví s tlakovým plynem. F. Piferrer a kol. (2009) v přehledu o indukci polyploidie a biologii a využití polyploidních ryb a měkkýšů v akvakultuře konstatovali, že přes obrovské rozdíly ve velikosti jiker jednotlivých druhů – od objemu ca 0,5 µl u pelagických jiker mořských druhů ryb po objem jikry ca 180 µl u některých druhů lososovitých, je interval optimálních hodnot hydrostatického tlaku k indukci triploidie překvapivě úzký (58–85 MPa).

Polyploidní ryby v akvakultuře

Hlavními důvody zájmu o výzkum a indukci triploidů pro akvakulturu jsou následující potenciální projevy užitkových vlastností: zvýšený růst triploidů za předpokladu, že sterilita zabrání růstové depresi spojené s pohlavním dozráváním diploidů; snížení sexuálního a teritoriálního chování ryb vedoucí k nižší intenzitě stresu a menšímu plýtvání energií; zvýšené přežití, pokud je reprodukce spojena s vyšší mortalitou diploidů; lepší organoleptická kvalita masa (vybarvení svaloviny, % tuku, % vody v mase aj.), je-li produkt prodáván během nebo po dosažení pohlavní zralosti diploidů a/nebo sterilita při vysazování nepůvodních druhů či nepůvodních populací do volných vod.

Obecně jsou triploidní ryby považovány za sterilní, vzhledem k tomu, že tři sady homologních chromozomů se při gametogenezi nerozcházejí rovnoměrně. Triploidní nemají normální průběh vývoje gonád a jestliže produkují gamety, pak jsou obvykle aneuploidní (s nepřesnou úrovní ploidie). Existuje však řada výjimek (např. reprodukce alopolyploidů v hybridních komplexech – rody sekavec, karas, jelec aj.).

Obvykle platí, že vývoj varlat triploidů u většiny druhů nebývá tolik postižen jako vývoj ovaríí. F. Piferrer a kol. (2009) k tomu uvedli, že u samců nastupuje meióza s vypuknutím dospívání poté, co spermatogonie prošly mnoha cykly mitotického dělení. Ačkoli je tedy mechanismus meiózy rovněž poškozen, varlata triploidních samců se mohou vyvinout do velikosti podobné té u diploidů, včetně plně funkčních buněk produkujících pohlavní hormony. Z obecné hypotézy sterility triploidů vychází vysvětlení jejich lepšího růstu:

diploidi v době pohlavního dospívání spotřebují část energie z přijaté potravy na vývoj gamet, zatímco triploidi většinu této energie stále spotřebovávají na tělesný růst. Ale T. J. Benfey (1999) podotýká, že steroidy gonád mají anabolický efekt, díky čemuž diploidi, kteří dospějí a přežijí reprodukci, mohou poté často vykázat kompenzační růst, což může růstovou výhodu triploidů snížit.

Sterility triploidních ryb, pokud je prokázána, se využívá při vysazování nepůvodních druhů do volných vod tam, kde legislativní aspekty ochrany původní ichtyofauny nepovolují vysazovat jedince schopné rozmnožování. Triploidní východoasijský amur bílý (*Ctenopharyngodon idella*) je tak používán k odstraňování přemnožených porostů vodních rostlin v USA a na Novém Zélandu, triploidní siven americký (*Salvelinus fontinalis*), původní pouze na východě Severní Ameriky, je pro vyšší odolnost proti chladu vysazován do rybářských revírů na pobřeží Tichého oceánu aj. V Izraeli se do vodárenských nádrží umísťuje násada triploidního, a tedy sterilního amura černého (*Mylopharyngodon piceus*) k eliminaci populací měkkýšů.

Dnes se také velmi diskutuje možnost využít sterility triploidů při produkci transgenních ryb (GMO biocontainment – biologická kontrola geneticky modifikovaných organismů), aby se zamezilo potenciálnímu nebezpečí jejich reprodukce při úniku z chovu. Úplná funkční sterilita, tj. nulová produkce spermií, byla zaznamenána u autotriploidních samců některých druhů ryb významných pro akvakulturu, např. u mořčáka evropského (*Dicentrarchus labrax*), kambaly velké (*Psetta maxima*), plattýse Moserova (*Verasper moseri*), pražmana zlatého (*Sparus aurata*) a u sivena alpského (*S. alpinus*). Naproti tomu poznatky o potenciální plodnosti triploidních samců amura bílého, lososa obecného (*Salmo salar*), pstruha duhového (*Oncorhynchus mykiss*), lososa kisuč (*O. kisutch*), parmy jávské (*Barbonymus gonionotus*) a lína obecného (*Tinca tinca*) vedou k závěrům, že triploidie neznamena 100% sterilitu. Na její možné použití k tomuto účelu je nutné pohlížet případ od případu a vyšetřit na sterilitu všechny jedince.

Možnosti indukce triploidů v laboratorním, poloprovozním a provozním měřítku a jejich užitkové vlastnosti (růst, přežití, jačtečná výtěžnost, zbarvení svaloviny, % vody a tuku v mase, složení aminokyselin, mastných kyselin aj.) byly studovány téměř u všech hospodářsky významných druhů sladkovodních ryb od lososovitých, kaprovitých, sumců a sumecků až po ostnoploutvé (viz hlavní přehledové práce na webu Živy). Výsledky jsou však velmi různorodé a ukazují na nižší, stejnou nebo vyšší růstovou schopnost triploidů vůči diploidům stejného původu. Růstová schopnost triploidů je druhově specifická a i v rámci druhu se může lišit (např. vlivem kvality jiker použitých k oplození a indukci triploidie, výsledky chovu v monokultuře versus testování ve společné obsádce apod.).

T. J. Pandian a R. Koteeswaran (1998) kriticky porovnali růst triploidů řady zástupců ryb lososovitých, kaprovitých, sumcovitých (*Siluridae*) a cichlid (*Cichlidae*) ve vztahu k období před a po dosažení

pohlavní dospělosti. Podle jejich výsledků tito triploidi do období pohlavní dospělosti trpí 10–15% růstovou depresí a vysokou juvenilní úmrtností. V období po dosažení pohlavní dospělosti triploidi téměř všech hodnocených druhů rostou o 10–30 % rychleji než jejich diploidní protějšky.

Dalšími faktory ovlivňujícími růst a jiné užitkové vlastnosti triploidů mohou podle F. Piferrera a kol. (2009) být např. mezia vnitrodruhová kompetice během růstového testu, vliv typu šoku použitého k indukci triploidie, a vzhledem k vyšší vnímavosti triploidů vůči chronickému stresu také suboptimální podmínky prostředí (teplota vody, nasycení kyslíkem, hustota obsádky apod.).

Nelze rovněž nezmínit tržní produkci alotriploidů, konkrétně triploidních mezidruhových F1 hybridů pro akvakulturu, a to buď pro jejich vzhled, nebo pro vyšší schopnost přežití, lepší růst a nižší výskyt deformit ve srovnání s diploidními tržními F1 hybridy. K tomuto účelu jsou produkovány např. hybridy pstruha duhového s lososy *O. rhodurus* nebo *O. masou ishikawae*; hybridů sumecků keříčkovce žabího (*Clarias batrachus*) a keříčkovce červenolehého (*C. gariepinus*); lososa kety (*O. keta*) a sivena světloskvrnného (*S. leucomaenis*) nebo pstruha duhového se sivenem světloskvrnným.

Produkce triploidů křížením tetraploidních a diploidních rodičů

Vzhledem k vyšší mortalitě triploidů v embryonálním stadiu, způsobené různými typy fyzikálních šoků používaných k retenci druhého pólového tělíska, různí autoři ověřili hypotézu produkce 100% triploidního potomstva křížením tetraploidních a diploidních rodičů. U pstruha duhového tak D. Chourrout a I. Nakayama (1987) získali triploidní potomstvo s lepší růstovou schopností a procentem přežití, než měli triploidi indukovaní fyzikálními šoky. G. Hörstgen-Schwark a kol. (1997), kteří testovali užitkovost takto získaných triploidů u stejného druhu, konstatovali podobnou výtěžnost jako u diploidních ryb. Problémem je však i odchov tetraploidních rodičů pro jejich vysokou homozygotnost a citlivost vůči vnějším podmínkám. U ryb se tento způsob produkce proto nepoužívá. Uplatňuje se zejména u měkkýšů (produkce triploidních ústřic obrovských – *Crassostrea gigas* křížením tetraploidních mateřských a diploidních otcovských populací).

Z uvedeného vyplývá, že polyploidie u ryb je nejen aktuální téma pro poznání evoluce a biologie ryb, ale představuje i významný nástroj ve šlechtění.

Článek je upravenou verzí kapitoly *Polyploidie a genomové manipulace u ryb autorů M. Flajšhane, P. Rába a O. Linhart* v knize *Genetika a šlechtění ryb (Flajšhans a kol. 2013, str. 278)*, která vznikla s podporou projektu *Jihočeského výzkumného centra akvakultury a biodiverzity hydrocenóz CENAKVA CZ.1.05/2.1.00/01.0024 a grantu GA ČR č. 523/08/0824*.

Seznam použité literatury uvádíme na webu Živy.