

Chromozómy kruhoústých

Petr Ráb

Čtenáři Živy měli možnost seznámit se s názory na systematiku a rozšíření evropských mihulovitých (*Petromyzonidae*) v článcích J. Holčíka (Živa, 1985: 106–107, 184–186), v kterých je k charakterizaci skupiny použito i stručných údajů o cytotaxonomii, tj. o počtu (2n) a tvaru chromozómů. Domnívám se, že nebude nezajímavé přehlédnout v této souvislosti naše současné poznatky o cytotaxonomii a některých zvláštích genetiky buněk, tj. o cytogenetice u recentních kruhoústých — řádu mihulí (*Petromyzoniformes*) a sliznatek (*Myxiniiformes*).

Srovnávací cytotaxonomie obratlovců věnovala vždy zvýšenou pozornost archaickým či evolučně zajímavým a výjimečným skupinám. Kruhoústí, představující jednu ze dvou základních evolučních linií obratlovců, nejsou výjimkou z tohoto pravidla. Již na přelomu tohoto století studovali cytologicky sliznatky druhů *Myxine glutinosa* a *Eptatretus burgeri* G. Retzius (1890) a K. Schreiner s K. E. Schreinerem (1904, 1908) a řádu cytologických zkoumání kruhoústých pomocí klasických metod studia chromozómů uzavírají práce L. A. Chubarevové (1957) u mihule říční (*Lampetra fluviatilis*). Pomocí moderních cytogenetických postupů, tj. za použití kolchicinu a rozvolnění chromozómů z buněk pomocí hypotonního prostředí, studovalo chromozómy kruhoústých více autorů; nejvíce poznatků o chromozómech mihulovitých však podala dvojice australských zoologů — I. C. Potter a E. S. Robinson. Jejich názory a údaje jsou dále stručně rozvečeny.

Chromozómové sady druhů čeledí *Petromyzonidae* (několik rodů s asi 35 druhy v holarktické oblasti) a *Geotriidae* (1 rod s jedním druhem na jižní polokouli) jsou charakterizovány neobyčejně vysokým počtem drobných, tečkovitých elementů — mikrochromozómů. Pouze u několika málo větších elementů je patrná typická podoba chromozómu v metafázi buněčného dělení a lze rozlišit jednotlivé chromatidy i umístění centromery.

Většina chromozómů se zřetelným tvarem je akrocentrických a subtelo-centrických, tedy jednoramenných, a soudí se, že i ostatní chromozómy, jejichž tvar již není možno studovat světelným mikroskopem, jsou akrocentrické. Vyplyvá to ze studia chromozómů mihule potoční (*Lampetra planeri*) pomocí rastrovacího elektronového mikroskopu.

Vedle tvaru chromozómů je obtížné určit i základní charakteristiku chromozómové sady (karyotypu) mihulí — počet chromozómů sady v buňce. Během přípravy preparátů chromozómů může dojít, a také dochází, jak ke ztrátě některých elementů, tak k rozlomení chromozómů na jednotlivé chromatidy a při nepatrné velikosti jejich chromozómů pak nelze odlišit celý chromozóm od jeho části. To je také důvodem, proč je počet chromozómů u mihulí (jak je patrné z tabulky) z metodických důvodů udáván jen v určitém rozmezí. Pro holarktické druhy (čel. *Petromyzonidae*) je nejpravděpodobnější hodnota mezi 164 a 168, pro druh *Geotria australis* z jižní polokoule o něco vyšší, 174–178.

Z čeledi *Mordaciidae* (1 rod s 3 druhy na jižní polokouli) jsou známy počty chromozómů dvou druhů; jejich karyotyp (2n = 76) je tvořen metacentrickými a submetacentrickými chromozómy. Hodnoty 2n této čeledi jsou tedy přibližně poloviční a tato skutečnost může nazna-

čovat diploidně-tetraploidní vztah těchto skupin mihulí, podobně jak je to známo u mnoha skupin vývojově nižších čelistnatých obratlovců. Měření obsahu deoxyribonukleové kyseliny (DNK) však tuto domněnku vyvracejí. Všechny druhy mihulí severní i jižní polokoule, u nichž byla tato měření provedena, mají přibližně stejný obsah DNK. Výjimku tvoří mihule mořská (*Petromyzon marinus*), u níž je obsah DNK přibližně 1,5X vyšší, pokud se ovšem nejedná o chybné stanovení obsahu DNK. Hodnotami 2n = 76 a asi 164–178 — tvoří tedy recentní mihule dvě výrazné skupiny.

Předpokládá se, že karyotyp druhů čeledi *Mordaciidae* vznikl cestou rozsáhlých fúzí drobných akrocentrických chromozómů karyotypu původně podobného chromozómové sadě druhů čeledi *Petromyzonidae*. Tento způsob vzniku je pravděpodobnější než opačná cesta, totiž vznik chromozómových sad s vysokým 2n štěpením dvouramenných elementů na chromozómy jednoramenné.

Současné cytotaxonomické poznatky tak podporují názor na dělení recentních mihulí do tří vývojových skupin, které se dnes hodnotí na úrovni čeledí. Protože rod *Geotria* má některé morfologické znaky shodné jak s rodem *Mordacia*, tak se zástupci holarktické čeledě *Petromyzonidae*, lze předpokládat, že se tyto skupiny oddělily od původní vývojové linie v různou dobu. Úvahy založené na cytotaxonomických poznatcích naznačují, že toto oddělení muselo u čeledě *Mordaciidae* nastat daleko dříve než u čeledě *Geotriidae*.

Současnou představu o evoluci karyotypu mihulí, která zároveň dobře odpovídá i poznatkům morfologickým, zoogeografickým apod., lze potom shrnout takto: z karyotypu podobného chromozómovým sadám současných druhů čeledě *Petromyzonidae* vznikl — cestou centrických fúzí — karyotyp rodu *Mordacia*,

Přehled současných údajů o chromozómech řádu mihulí (*Petromyzoniformes*)

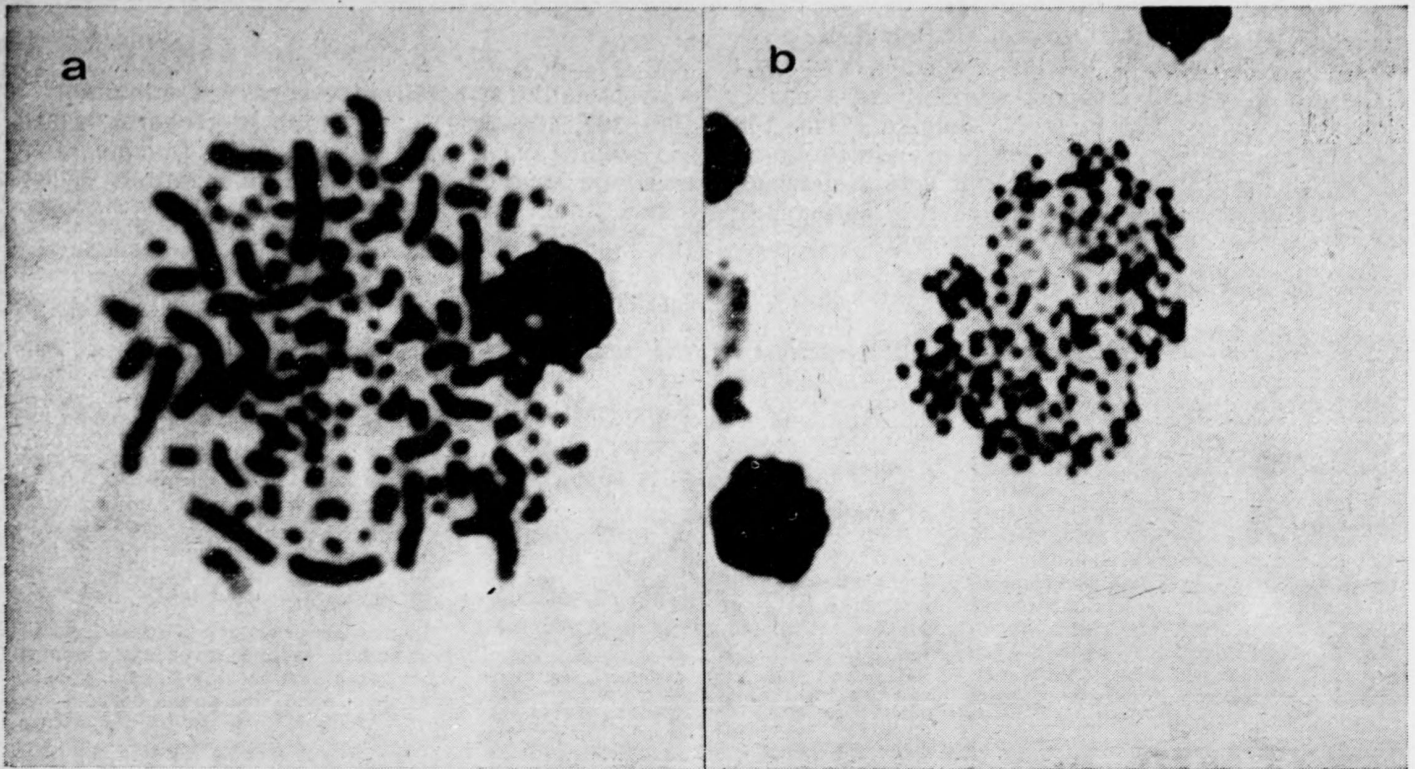
Druh (podle čeledí)	2n	Obsah DNK v % obsahu DNK v lidské bílé krvince
<i>Petromyzonidae</i>		
<i>Ichthyomyzon gagei</i>	164	37,4
<i>I. jossor</i>	164–166	38,4
<i>I. bdellium</i>	?	41,3
<i>Petromyzon marinus</i>	168	60,7
<i>Eudontomyzon mariae</i>	168	—
<i>Lethentheron japonicum</i>	144–162	—
<i>L. reissneri</i>	165–174	—
<i>L. wilderi</i>	164–166	40,0
<i>L. zanandrei</i>	142	—
<i>Lampetra aepytra</i>	164	—
<i>L. fluviatilis</i>	154–164	—
<i>L. planeri</i>	146–164	41,3
<i>Geotriidae</i>		
<i>Geotria australis</i>	174–178	44,0
<i>Mordaciidae</i>		
<i>Mordacia mordax</i>	76	40,7
<i>M. praecox</i>	76	—

Přehled současných údajů o chromozómech řádu sliznatek (*Myxiniiformes*)

Druh (podle čeledí)	2n
<i>Myxiniidae</i>	
<i>Myxine glutinosa</i>	42
<i>Paramyxine atami</i>	36
<i>Eptatretidae</i>	
<i>Eptatretus burgeri</i>	36, 48+
<i>E. okinozeanus</i>	46+
<i>E. stoutii</i>	48+, 52+

+ Křížkem označené údaje nebyly získány moderními cytogenetickými postupy

Chromozomy kruhoústých



Metafázní chromozomy jesetera malého (*Acipenser ruthenus* — a) a mihule potoční (*Lampetra planeri* — b) v přibližně stejném stupni spirality a ve stejném měřítku. Zatímco v chromozómové sadě jesetera jsou vedle mikrochromozómů patrné i makrochromozómy běžného typu, je chromozómová sada mihule tvořena pouze tečkovitými mikrochromozómy. Srovnání chromozómových sad obou druhů názorně ukazuje metodickou obtížnost studia chromozómů mihulí. Foto P. Ráb

kdežto u rodu *Geotria* došlo k nevelkému zvýšení hodnoty $2n$.

Karyotyp mihulí jak počtem chromozómů, tak svým charakterem nemá mezi obratlovci obdoby a je tedy dalším dokladem jejich výjimečného postavení mezi nimi. Nejvyšší počty chromozómů u obratlovců byly zjištěny v řádu *Acipenseriformes* — u jeseterů (rody *Huso*, *Scarpinrhynchus*, některé druhy rodu *Acipenser*) a veslonosů (rod *Polyodon*), kteří mají v sadě 110–120 chromozómů. U některých druhů rodu *Acipenser* (*A. baeri*, *A. güldenstädti*, *A. naccarii*, *A. schrenckii*) je však tento vysoký počet ještě druhotně zvýšen polyploidizací na 230–250. Rovněž karyotyp, tvořený výhradně mikrochromozómy, je velmi zajímavým rysem. U nižších obratlovců se mikrochromozómy vyskytují jako součást karyotypu, tj. současně s makrochromozómy, u nejstarších skupin vyšších ryb: u již zmíněných jeseterů a veslonosů (*Chondrostel*), u kostlínů rodu *Lepistosteus* (*Holostel*) a u chimér (*Holocephali*). Přestože mikrochromozómy nacházíme i u některých dalších skupin obratlovců (u hadů, želv a ptáků), je přítomnost těchto drobných elementů v chromozómových sadách zmíněných skupin ryb považována za primitivní znak. Chromozómy mihulí tak poskytují mimo jiné i zajímavý doklad jedné z cest, kterou se mohl morfologicky utvářet genom obratlovců, tj. postupně zvětšování velikosti jednotlivých chromozómů.

Z uvedeného přehledu je zřejmé, že současné cytotoxonomické poznatky skutečně neumožňují rozlišení mihulí na úrovni nižší, než je čeleď, jak uvádí J.

Holčík. Příčinou tohoto stavu však nemusí být uniformita karyotypu jednotlivých druhů mihulí (i když uniformita karyotypu v různých skupinách obratlovců není vzácným jevem), ale především skutečnost, že charakter karyotypu mihulí při použití běžných současných cytogenetických postupů neumožňuje detailnější zkoumání. Je ovšem nutné si uvědomit, že neustálé zdokonalování cytogenetických metod může v budoucnu vést k podstatnému přehodnocení současných cytotoxonomických poznatků u této skupiny kruhoústých.

Naše znalosti o chromozómech sliznatků (čeledi *Myxinidae* a *Eptatretidae* s 5 rody a více než 30 druhy) jsou dosud velmi omezené. Jejich chromozómy jsou sice poměrně malé, ale v optickém mikroskopu lze studovat jejich tvar. Rovněž počty chromozómů, tj. hodnoty $2n$ (14–52) nevybočují z rozmezí obvyklých pro ostatní obratlovce, třebaže většina starších údajů o jejich počtu chromozómů byla donedávna považována za nepřesné. Pozoruhodné je tudíž zjištění, že hodnoty $2n$ u sliznatků (48–52) uváděné ve starších studiích na základě analýzy buněk gonád a hodnoty $2n$ somatických tkání (36–40), určených pomocí moderních postupů, nejsou nikterak v rozporu. V průběhu nejranějších stadií embryonálního vývoje dochází totiž k eliminaci některých chromozómů v buňkách, které dají vznik všem tělním tkáním s výjimkou tkáně pohlavní. V somatických tkáních je tak přibližně o 20 % menší obsah DNK než v tkáních pohlavních. Tento jev byl sice již dříve popsán u některých nižších živočichů, např. škrkavek (*Ascarida*), buchaneč (*Copepo-*

da) a dvojkřídlého hmyzu (*Diptera*), ale mezi obratlovci jsou sliznatky jedinými, u nichž je tento jev dosud znám. Protože eliminovaná část DNK v somatických tkáních je tvořena určitým typem heterochromatinu (jedné ze skladebných částí chromozómu), je velmi pravděpodobné, že byl objeven model pro obecnější úvahy o funkci a diferenciaci některých struktur genomu obratlovců vůbec.

Přestože dostupné údaje o chromozómech sliznatků, jsou velmi kusé, i když značně zajímavé, lze bezpečně říci, že obě recentní skupiny kruhoústých se cytotoxonomicky zásadně liší. Je to další důkaz, že mihule a sliznatky jsou reliktními představiteli dvou zcela odlišných vývojových linií kruhoústých.

Materiál buněčného jádra, genom, se v průběhu buněčného dělení organizuje do charakteristických útvarů zvaných chromozómy (ch.); jsou složeny ze dvou chromatid, které jsou spojeny v centromere. Podle umístění centromery na ch. se rozlišují jednotlivé typy chromozómů: metacentrický ch. má centromeru umístěnou uprostřed své délky (v metafázi mitotického dělení má přibližně tvar X), akrocentrický ch. má centromeru umístěnou na konci ch. (v metafázi mitotického dělení připomíná písmeno V), ch. submetacentrické a subtelocentrické mají pak centromery umístěné mezi středem a koncem ch. Část chromatidy od centromery ke konci ch. se označuje jako chromozómové raménko; metacentrické a submetacentrické ch. se považují za dvouramenné, akrocentrické a subtelocentrické za jednoramenné. Spojení dvou nehomologních jednoramenných ch. centromerami se označuje jako centrická fúze a vznikne tak jeden ch. dvouramenný; tato chromozómová přestavba se považuje za důležitou součást rozmanitých evolučních změn morfologie genomu. Polyploidizací rozmnožímé zmožení genetické výbavy v násobcích původního počtu ch., tento jev je považován za důležitý evoluční mechanismus i u obratlovců.