

# ความหลากหลายของโครโมโซมในปลาหนังน้ำจืด ของประเทศไทย

## Chromosome Diversity in Fresh water Catfishes of Thailand

วีระยุทธ สุภิวงศ์

Weerayuth Supiwong

### บทคัดย่อ

ประเทศไทยมีความหลากหลายชนิดของอันดับปลาหนังน้ำจืดสูง โดยมีรายงานไว้ 120 ชนิด ใน 10 วงศ์ มีรายงานการศึกษาพันธุศาสตร์เซลล์ 42 ชนิด จาก 5 วงศ์ เป็นกลุ่มปลาที่มีความหลากหลายของโครโมโซมมาก มีโครโมโซมดิพลอยด์ผันแปรตั้งแต่ 40 ถึง 106 แห่ง วงศ์ปลาสังกะวาดเป็นวงศ์ที่มีความผันแปรน้อยสุด วงศ์ปลากด ปลาแขยง และวงศ์ปลาเนื้ออ่อน เป็นวงศ์ที่มีคาริโอไทป์หลากหลายมากที่สุด และมีความผันแปรภายในชนิดเดียวกันสูงมาก การเปลี่ยนแปลงของโครโมโซมในปลาอันดับนี้จะเกี่ยวข้องกับ 4 กระบวนการ ได้แก่ การหักและต่อสลับใหม่ แบบมิเซนโทเมียร์ร่วมด้วย การเชื่อมรวมกันของโครโมโซม การหักของชิ้นส่วนของโครโมโซม และการเพิ่มโครโมโซมเป็นชุด ปัจจัยที่ส่งผลให้เกิดการเปลี่ยนแปลงของโครโมโซมในปลาหนังน้ำจืดของประเทศไทยในระดับที่สูง ได้แก่ การเคลื่อนย้ายของยีนระหว่างประชากรในระดับที่ต่ำ เนื่องจากปลาส่วนใหญ่มีขนาดของประชากรเล็ก มีการแพร่กระจายพันธุ์ในวงแคบ และการมีสิ่งกีดขวางทางภูมิศาสตร์ องค์ความรู้เกี่ยวกับพันธุศาสตร์เซลล์ของปลาหนังน้ำจืดในประเทศไทยสามารถนำไปประยุกต์ใช้ในด้านอนุกรมวิธาน การศึกษาวิวัฒนาการ การปรับปรุงพันธุ์เพื่อการค้า ด้านการอนุรักษ์ การศึกษาทางด้านพิษวิทยา และการศึกษาพันธุศาสตร์ขั้นสูงในปลากลุ่มนี้และชนิดอื่นๆ ในอนาคต

**คำสำคัญ :** ความหลากหลายของโครโมโซมปลาหนังน้ำจืด

## Abstract

With 120 species of 10 families recorded, Thailand is one of the freshwater catfish species diversity centers of the world. Up to the present, Forty-two species of five families have been cytogenetically studied. They show various chromosomal diversity and variation forms. The diploid chromosome number ( $2n$ ) range varies from 40 to 106 chromosomes. The family Pangasiidae has the least chromosome variation while the family Bagridae and Siluridae have the highest in karyotypic diversity and intra-specific chromosome variation. Four processes relate to chromosome rearrangement in this order during chromosome evolution including; pericentric inversions, centric fusions, centric fissions and polyploidy. The factor which seems to have played an important role in the higher chromosome rearrangement in Thai freshwater catfishes is the low level of gene flow resulting from the small population, narrow species distribution and geographic barrier in most species. The knowledge gained can provide useful cytogenetic information for further study on taxonomy, chromosome evolution, breeding, conservation and higher genetics in these fishes and other species.

**Keywords :** chromosome diversity, freshwater catfish

## บทนำ

ประเทศไทยมีความหลากหลายชนิดของปลาน้ำจืดมากที่สุดแห่งหนึ่งของโลก โดยเฉพาะอันดับปลาหนังน้ำจืด (Order Siluriformes) ที่มีรายงานไว้ถึง 10 วงศ์ (Family) 120 ชนิด (Species) กลุ่มปลาหนังจัดเป็นปลาไม่มีเกล็ดที่มีความสำคัญเป็นอาหารโปรตีนที่มีคุณค่าทางโภชนาการสูง ย่อยง่าย และมีรสชาติอร่อย โดยปลาดุก (*Clarias spp.*) เป็นปลาที่มีมูลค่าทางการตลาดเป็นอันดับหนึ่งของประเทศไทย นอกจากนี้ปลาหนังน้ำจืดอีกหลายชนิดเป็นปลาเศรษฐกิจที่สำคัญของประเทศไทย ได้แก่ ปลากตเหลือง (*Hemibagrus filamentus*) ปลากตแก้ว (*H. wyckioides*) ปลาเนื้ออ่อน (*Phalacroglanis bleekeri*) ปลาชะโอน (*Ompok bimaculatus*) ปลาบึก (*Pangasianodon gigas*) ปลาเทโพ (*Pangasius larnaudii*) และปลาสาวย (*Pangasianodon hypophthalmus*) ปลาน้ำจืดบางชนิดหายากและมีราคาแพง ตัวอย่างเช่น ปลาเคี้ยวขาว (*Wallago attu*) ปลาคางเปื่อน (*Belodontichthys dinema*) ปลากตหม้อ (*H. wyckii*) และปลาบางชนิดนิยมเลี้ยงเป็นปลาสวยงาม ตัวอย่างเช่น ปลาแขยงหิน (*Pseudomystus siamensis*) ปลาก้างพระร่วง (*Kryptopterus bicirrhus*) ปลาผี (*K. macrocephalus*) ปลาดุกมูน (*Bagrichthys macropterus*) ดังนั้นกลุ่มปลาน้ำจืดจึงมีความสำคัญต่อการเพาะ

เลี้ยง การประมง และในเชิงเศรษฐกิจในระดับชาติ ในปัจจุบันนี้การเปลี่ยนแปลงของสภาพแวดล้อม รวมทั้งการใช้ประโยชน์จากทรัพยากรปลาน้ำจืดที่มากเกินไป ขาดการวางแผนการจัดการที่เหมาะสม ขาดองค์ความรู้พื้นฐานเกี่ยวกับปลา และขาดการศึกษาชีววิทยาด้านต่างๆ รวมทั้งการศึกษาด้านพันธุกรรมของปลาส่วนใหญ่ของประเทศไทยยังมีข้อมูลที่น้อยมาก อีกทั้งปลาน้ำจืดบางชนิดมีจำนวนลดน้อยลงในธรรมชาติ มีสถานภาพเสี่ยงใกล้สูญพันธุ์ เช่น ปลาเคี้ยวดำ (*W. leerii*) ปลาบางชนิดถูกคุกคามในพื้นที่อาศัยตามธรรมชาติ เช่น ปลาดุกด่าน (*C. batrachus*) ปลาดุกอูย (*C. macrocephalus*) และปลาบึก เพราะฉะนั้นจึงจำเป็นต้องมีการศึกษาเกี่ยวกับชีววิทยาพื้นฐานเกี่ยวกับปลาน้ำจืดให้ครอบคลุมทุกชนิด โดยเฉพาะการศึกษาที่เกี่ยวข้องกับพันธุกรรมของปลา

พันธุศาสตร์เซลล์ (Cytogenetics) เป็นสาขาวิชาทางด้านพันธุศาสตร์ (Genetics) ที่ศึกษาเกี่ยวกับโครโมโซม (Chromosome) ซึ่งเป็นหน่วยโครงสร้างที่เป็นที่อยู่ของหน่วยพันธุกรรมหรือยีน (Gene) ทำหน้าที่กำหนด ควบคุม และถ่ายทอดลักษณะต่างๆ ของสิ่งมีชีวิต จากชั่วรุ่นหนึ่งไปสู่อีกชั่วรุ่นหนึ่ง การกลาย (Mutation) ของโครโมโซมย่อมส่งผลต่อลักษณะของสิ่งมีชีวิต และกระบวนการวิวัฒนาการของสิ่งมีชีวิต การศึกษาพันธุศาสตร์เซลล์จะมุ่งเน้นเพื่อ

ทราบถึงจำนวน รูปร่าง ขนาด โครงสร้าง แถบสีบนโครโมโซม และพฤติกรรมของโครโมโซมในระยะต่างๆ งานทางด้านนี้เป็นอีกหนึ่งองค์ความรู้พื้นฐานที่มีความสำคัญในปัจจุบัน เนื่องจากเป็นความรู้ที่สามารถนำไปประยุกต์ใช้ร่วมกับหลายสาขาวิชา ได้แก่ การศึกษาทางด้านอนุกรมวิธาน (Taxonomy) โดยเฉพาะในกรณีของปลาที่มีลักษณะทางสัณฐานคล้ายคลึงกันมาก ข้อมูลทางด้านพันธุศาสตร์เซลล์จะเป็นเครื่องมือหนึ่งที่จะช่วยสนับสนุนด้านอนุกรมวิธานของปลาให้ถูกต้องมากยิ่งขึ้น การเปลี่ยนแปลงของโครโมโซมที่เกิดขึ้นกับปลาชนิดที่มีความใกล้เคียงในลำดับขั้นของการจัดจำแนก จะมีรูปแบบและลักษณะของโครโมโซมที่คล้ายคลึงกัน การที่มีข้อมูลพื้นฐานทางด้านโครโมโซมเพียงพอ จะทำให้เราสามารถอธิบายรูปแบบวิวัฒนาการของปลาหนังน้ำจืดในแต่ละกลุ่มได้ถูกต้อง นอกจากนี้ยังมีความสำคัญต่อการปรับปรุงพันธุ์ปลา โดยใช้วิธีการเหนี่ยวนำปลาให้มีจำนวนโครโมโซมเพิ่มขึ้นเป็นชุด (Polyploidy) เพื่อให้มีผลผลิตที่สูงกว่าปลาทั่วไป ในการการสร้าสายพันธุ์ปลาใหม่ๆ จากการผสมพันธุ์ข้ามชนิด (Interspecific hybridization) หรือข้ามสกุล (Intergeneric hybridization) การคัดเลือกพ่อแม่พันธุ์ ควรที่จะต้องมีการตรวจสอบความใกล้เคียงชิดทางพันธุกรรม การตรวจสอบโครโมโซมก็เป็นวิธีการหนึ่งที่ใช้ตรวจสอบพ่อแม่พันธุ์ดังกล่าว นอกจากนี้ความรู้ทาง

พันธุศาสตร์เซลล์ยังมีความสำคัญต่อการศึกษาทางด้านพิษวิทยาที่มีผลกระทบต่อสิ่งแวดล้อม และระบบนิเวศทางน้ำ โดยการตรวจสอบความผิดปกติของโครโมโซมในปลาที่อาศัยอยู่ในแหล่งน้ำนั้นๆ

พันธุศาสตร์เซลล์ และความหลากหลายของจำนวนโครโมโซมของปลาหนังน้ำจืดไทย

จากการตรวจสอบเอกสารพบว่าในปัจจุบัน มีรายงานการศึกษาพันธุศาสตร์เซลล์ของปลาหนังน้ำจืดในประเทศไทยจำนวน 42 ชนิด ใน 5 วงศ์ (ตารางที่ 1) ได้แก่ วงศ์ปลากดปลาแขยง (Bagridae) วงศ์ปลาดุก (Clariidae) วงศ์ปลาสิงกะวาด (Pangasiidae) วงศ์ปลาเนื้ออ่อน (Siluridae) และวงศ์ปลาแค้ (Sisoridae) คิดเป็นร้อยละ 35 ของปลาหนังน้ำจืดในประเทศไทย จำนวนโครโมโซมดิพลอยด์ (Diploid number;  $2n$ ) มีความแตกต่างผันแปรอย่างมาก โดยมีโครโมโซมดิพลอยด์น้อยสุด 40 แท่ง ในปลาลิ้นแมว (*Silurichthys phaiosoma*) และปลาชะโอนหิน (*S. schneideri*) จนมีโครโมโซมดิพลอยด์มากที่สุด 106 แท่ง ในปลาดุกด้านจากจังหวัดสกลนคร ซึ่งโครโมโซมมีขนาดเล็กมาก (คล้ายจุด) และคาดว่าเกิดจากการเพิ่มชุดของโครโมโซมเป็น 4 ชุด ( $4n$ , Tetraploid) มีรายละเอียดในแต่ละวงศ์ดังนี้

1. วงศ์ปลากดปลาแขยง มีรายงานการศึกษา 14 ชนิดจาก 27 ชนิด

พบว่ามิโครโมโซมดิพลอยด์ระหว่าง 50-80 แห่ง มีโครโมโซมพื้นฐาน (Fundamental number; NF) หรือจำนวนแขนของโครโมโซมระหว่าง 84-128 ปลาส่วนใหญ่มีจำนวนโครโมโซมดิพลอยด์เท่ากับ 56 แห่ง ปลาวงศ์นี้มีความหลากหลายของโครโมโซมค่อนข้างมาก ตัวอย่างเช่น ปลาเขยงหินมีโครโมโซมดิพลอยด์เท่ากับ 50 แห่ง (NF=96) (ภาพที่ 1ค.) ปลากรดดำมีโครโมโซมดิพลอยด์เท่ากับ 62 แห่ง (NF=112) (ภาพที่ 2จ.) และปลาเขยงธง (*M. bocourti*) มีโครโมโซมดิพลอยด์ เท่ากับ 54 แห่ง (NF=106) (ภาพที่ 2ฉ.) นอกจากนี้ยังพบว่าความแตกต่างของประชากรปลาเมื่อผลต่อโครโมโซมดิพลอยด์ตัวอย่างเช่น ปลากรดเหลือง (*H. nemurus*) ในประเทศไทยมีจำนวนโครโมโซมดิพลอยด์เท่ากับ 58 แห่ง (NF=114) ส่วนปลากดเหลืองในประเทศอินเดียมีโครโมโซมดิพลอยด์เท่ากับ 56 แห่ง (NF=102) และปลากดดำจากจังหวัดนครพนมมีโครโมโซมดิพลอยด์เท่ากับ 54 แห่ง (NF=84) แตกต่างจากจังหวัดหนองคายมีโครโมโซมดิพลอยด์เท่ากับ 62 แห่ง (NF=114)

2. วงศ์ปลาตุ๊กมีรายงานการศึกษา 4 ชนิดจาก 10 ชนิด ซึ่งรวมถึงปลาตุ๊กยักษ์ (*C. gariepinus*) ที่นำเข้ามาเลี้ยงในประเทศไทย แต่ละชนิดมีโครโมโซมดิพลอยด์และโครโมโซมพื้นฐานที่แตกต่างกัน โดยมีโครโมโซมดิพลอยด์ตั้งแต่ 50-106 แห่ง (NF=58-126) ตัวอย่างเช่น ปลาตุ๊กด้านมี

โครโมโซมดิพลอยด์เท่ากับ 106 แห่ง (NF=136) (ภาพที่ 1ก.) และปลาตุ๊กอุยมีโครโมโซมดิพลอยด์เท่ากับ 54 แห่ง (NF=98) ในเพศผู้ และ 97 ในเพศเมีย) (ภาพที่ 1ข.) ในปลาตุ๊กด้านพบความแตกต่างอย่างมากของโครโมโซมระหว่างประชากร โดยในประเทศไทยมีโครโมโซมดิพลอยด์ มากกว่าประชากรจากประเทศอินเดีย 2 เท่า ซึ่งมีสมมุติฐานว่าเกิดจากการเพิ่มชุดโครโมโซมเป็น 4 ชุดปลาตุ๊กด้านในประเทศไทยยังพบว่าประชากรจากแหล่งอาศัยต่างกันก็มีความแตกต่างของโครโมโซมดิพลอยด์ ได้แก่ ประชากรจากจังหวัดขอนแก่นมีโครโมโซมดิพลอยด์เท่ากับ 100 แห่ง (NF=110) แตกต่างจากจังหวัดสกลนครมีโครโมโซมดิพลอยด์เท่ากับ 106 แห่ง (NF=126) ซึ่งสอดคล้องกับรายงานในประเทศอินเดีย ที่พบว่าทางฝั่งตะวันตกมีโครโมโซมดิพลอยด์เท่ากับ 50 แห่ง (NF=96) แตกต่างจากส่วนอื่นของประเทศที่มีโครโมโซมดิพลอยด์เท่ากับ 52 แห่ง (NF=58) นอกจากนี้รายงานการศึกษาในประเทศศรีลังกาพบว่าปลาตุ๊กด้านมีโครโมโซมดิพลอยด์เท่ากับ 54 แห่ง (NF=74)

3. วงศ์ปลาสังกะวาด มีรายงานการศึกษา 8 ชนิดจาก 15 ชนิด ปลาวงศ์มีโครโมโซมดิพลอยด์เท่ากันหมด คือ 60 แห่ง แต่จำนวนโครโมโซมพื้นฐานแตกต่างกัน ตั้งแต่ 96-118 แห่ง ตัวอย่างเช่น ปลาสังกะวาดเหลือง (*P. macronema*) จาก

จังหวัดนครพนม มีโครโมโซมดิพลอยด์เท่ากับ 60 แห่ง (NF=118) (ภาพที่ 2ข.) ปลาทรายหนู (*Helicophagus leptorhynchus*) มีโครโมโซมดิพลอยด์เท่ากับ 60 แห่ง (NF=96) (ภาพที่ 2ง.)

4. วงศ์ปลาเนื้ออ่อน มีรายงานการศึกษา 13 ชนิดจาก 28 ชนิด มีโครโมโซมดิพลอยด์ ที่หลากหลายตั้งแต่ 40-92 แห่ง (NF=54-116) ตัวอย่างเช่นปลาเค้าขาวมีโครโมโซมดิพลอยด์ เท่ากับ 88 แห่ง (NF=102) (ภาพที่ 1ฉ.) ปลาปักโก้ (*Micro-nemamoorei*) มีโครโมโซมดิพลอยด์ เท่ากับ 78 แห่ง (NF=102) (ภาพที่ 2ก.) ปลาน้ำเงิน (*Phalacronotusapogon*) มีโครโมโซมดิพลอยด์ เท่ากับ 64 แห่ง (NF=108) (ภาพที่ 2 ค.) พบปลา 2 ชนิดที่มีความแตกต่างของโครโมโซมระหว่างประชากร ได้แก่ปลาชะโอนจากประเทศไทย มีโครโมโซมดิพลอยด์ เท่ากับ 50 แห่ง (NF=88) แตกต่างจากประเทศอินเดียมีโครโมโซมดิพลอยด์ในเพศเมียเท่ากับ 42 แห่ง (NF=72) และในเพศผู้เท่ากับ 41 แห่ง (NF=70) ปลาเค้าขาวจากประเทศไทยมีโครโมโซมดิพลอยด์ เท่ากับ 88 แห่ง (NF=110) แตกต่างจากประเทศอินเดีย ที่มีโครโมโซมดิพลอยด์เท่ากับ 86 แห่ง (NF=106 หรือ 116)

5. วงศ์ปลาแค้ มีรายงานการศึกษา 4 ชนิดจาก 19 ชนิดมีโครโมโซมดิพลอยด์ ตั้งแต่ 56-62 แห่ง แต่ส่วนใหญ่เท่ากับ 56

แห่ง (NF=84-102) ตัวอย่างเช่นปลาแค้ง (*Bagarius suchus*) มีโครโมโซมดิพลอยด์เท่ากับ 56 แห่ง (NF=92) (ภาพที่ 1ง.) ปลาแค้ว (*B. bagarius*) มีโครโมโซมดิพลอยด์เท่ากับ 56 แห่ง (NF=102) (ภาพที่ 1จ.)

### ระบบโครโมโซมเพศในปลาหนึ่งน้ำจืดของประเทศไทย

ในปลาน้ำจืดมีรายงานระบบของโครโมโซมเพศ 8 ระบบ โดย 4 ระบบแรกเพศผู้ มีโครโมโซมเพศที่แตกต่างกัน ได้แก่ XX/XY, XX/XO, X1X1X2X2/X1X2Y และ XX/XY1Y2 ส่วนอีก 4 ระบบเพศเมียมีโครโมโซมเพศที่แตกต่างกัน ได้แก่ ZZ/ZW, ZZ/ZO, Z1Z1Z2Z2/Z1Z2W และ ZZ/ZW1W2 แต่ในรายงานส่วนใหญ่ที่พบว่ามีโครโมโซมเพศจะเป็นปลาน้ำจืดในเขตโลกใหม่ (ทวีปอเมริกา) ซึ่งคิดเป็นร้อยละ 98 สำหรับปลาหนึ่งน้ำจืดในประเทศไทยมีรายงานโครโมโซมเพศเพียง 4 ชนิดจาก 2 วงศ์ คือ วงศ์ปลาดุก และวงศ์ปลาสังกะวาด ซึ่งมีระบบโครโมโซมเพศ 2 ระบบ คือ XX/XY และ ZZ/ZW ดังนี้

ระบบ XX/XY (เพศเมีย XX และเพศผู้ XY) มีรายงานการศึกษาพบในปลาดุก ด้าน บางประชากรของประเทศไทยส่วนใหญ่ในประเทศอินเดีย ไม่มีรายงานพบโครโมโซมเพศ ปลาดุกอูยมีรายงานบางประชากรที่มีโครโมโซมเพศระบบ XX/XY แต่ในหลายรายงาน มีโครโมโซมเพศระบบ ZZ/ZW (เพศผู้ ZZ และเพศเมีย ZW) จึงจำเป็นต้อง

มีการศึกษาเพิ่มเติมอีกในหลายประชากรของประเทศไทย และปลาบึก (วงศ์ปลาสังกะวาด) มีรายงานพบโครโมโซมเพศระบบ XX/XY ในประชากรจากจังหวัดเชียงใหม่

ระบบ ZZ/ZW มีรายงานพบในปลา 2 ชนิดในวงศ์ปลาตุ๊ก คือปลาตุ๊กอูยและปลาตุ๊กยักษ์ที่เป็นปลาต่างประเทศนำเข้ามาเลี้ยงสำหรับรายงานการศึกษาจากต่างประเทศพบว่า มีชนิดของโครโมโซมเพศที่ต่างกักัน(มีโครโมโซมดิพลอยด์เท่ากัน) โดยปลาตุ๊กยักษ์ในประเทศอิสราเอลมีโครโมโซม Z เป็นชนิดเทโลเซนทริก (Telocentric) และโครโมโซม W เป็นชนิดซับเมทาเซนทริก (Submetacentric) ส่วนในประเทศอียิปต์มีโครโมโซม Z เป็นชนิดซับเมทาเซนทริก และโครโมโซม W เป็นชนิดเทโลเซนทริก

นอกจากนี้โครโมโซมเพศระบบ XX/XY ยังพบได้ในปลาชะโอน (วงศ์ปลาเนื้ออ่อน)จากประชากรของประเทศอินเดีย แต่ในประเทศไทยยังไม่พบรายงานการศึกษาโดยปลาชะโอนจากเมืองฮายานา และอินเดียตะวันตกเพศผู้มีโครโมโซมดิพลอยด์เท่ากับ 41 แห่ง (NF=70) แต่เพศเมียมีโครโมโซมดิพลอยด์เท่ากับ 42 แห่ง (NF=72) โดยโครโมโซมของเพศเมียที่เพิ่มมาจากเพศผู้เป็นโครโมโซมชนิดเมทาเซนทริก (Metacentric)

จากรายงานการศึกษาที่มีมาก่อนหน้านี้พบว่าปลาหนังน้ำจืดของไทยมีโครโมโซมเพศเพียง 4 ชนิดเท่านั้นแสดงให้เห็น

เห็นว่าปลาหนังน้ำจืดของประเทศไทยกำลังอยู่ในขั้นของการพัฒนาโครโมโซมเพศที่จะทำให้มีลักษณะรูปร่างของโครโมโซมเพศที่แตกต่างกันระหว่างปลาเพศผู้และเพศเมียนอกจากนี้ความแตกต่างของโครโมโซมเพศดังกล่าวอาจจะไม่สามารถตรวจสอบได้จากการศึกษาพันธุศาสตร์เซลล์ในระดับพื้นฐาน จำเป็นต้องมีการตรวจสอบด้วยวิธีการทางพันธุศาสตร์เซลล์ระดับโมเลกุล (Molecular cytogenetics) เนื่องจากความสามารถที่จะทำการตรวจสอบในระดับตำแหน่งของยีนที่เกี่ยวข้องกับการควบคุมความเป็นเพศผู้หรือเพศเมีย

### สาเหตุของความผันแปรของโครโมโซมในปลาหนังน้ำจืดของประเทศไทย

ความผันแปรของโครโมโซมในปลาหนังน้ำจืดเป็นผลมาจากการจัดเรียงตัวใหม่ของโครโมโซมในกระบวนการวิวัฒนาการ ในปี ค.ศ. 2000 แกลเลทติ (Galetti) และคณะได้เสนอสมมุติฐานว่าบรรพบุรุษของปลาหนังที่อาศัยอยู่ในน้ำจืดปัจจุบันนี้มีวิวัฒนาการมาจากวงศ์ปลากระดูกทะเล (Arridae) ที่มีโครโมโซมดิพลอยด์ระหว่าง 54-58 แห่ง (NF มากกว่า 80) สำหรับวิวัฒนาการของโครโมโซมในปลาน้ำจืด มีรายงานไว้ในปลาบางกลุ่มตัวอย่างเช่น ในวงศ์ปลาช่อน (Channidae) มีวิวัฒนาการของโครโมโซม โดยผ่านกระบวนการเชื่อมรวมกันตรงเซนโทรเมียร์ (Centric fusion)

เป็นผลทำให้เกิดการลดจำนวนโครโมโซม-ดิพลอยด์ลง กระบวนการหักและต่อสลับใหม่แบบมีเซนโทรเมียร์ร่วมด้วย (Pericentric inversion) โครโมโซมดิพลอยด์ไม่ลดลง แต่เป็นผลทำให้รูปร่างของโครโมโซมเปลี่ยนแปลงไป และกระบวนการเพิ่มชุดของโครโมโซม เป็นผลทำให้มีการเพิ่มจำนวนโครโมโซมเป็นชุดดังที่พบได้ในปลา ก้าง (Channagachua)

ปลาน้ำจืดมีคาริโอไทป์ (Karyotype) ที่มีความหลากหลายมากกว่าปลาทะเล เนื่องจากมีสิ่งกีดขวางทางภูมิศาสตร์ระหว่างประชากรสูงมากกว่าการกีดขวางส่งผลทำให้เกิดการเคลื่อนย้ายของยีน (Gene flow) ได้ต่ำซึ่งเป็นไปตามโมเดลพันธุศาสตร์ประชากรดั้งเดิมตามทฤษฎีของแลนเด (Lande) ค.ศ. 1979 ที่พบว่ามีความสัมพันธ์กันอย่างมาก ระหว่างการไม่มีสิ่งขวางกั้นทางภูมิศาสตร์จากสภาพแวดล้อมของแหล่งอาศัยส่งผลทำให้มีการเปลี่ยนแปลงของโครโมโซมน้อยในทางตรงกันข้ามสำหรับกลุ่มปลาที่ถูกจำกัดการแพร่กระจายตัว ร่วมกับการที่มีสภาพแวดล้อมทางน้ำที่มีความแตกต่างกันมากพบว่าจะมีการเปลี่ยนแปลงของโครโมโซมสูงมาก ซึ่งรวมถึงการพัฒนาเปลี่ยนแปลงในระดับประชากรด้วยจากสมมุติฐานดังกล่าวข้างต้นส่งผลทำให้ปลาหนังก้างมีคาริโอไทป์ที่หลากหลายทั้งระหว่างชนิด และภายในชนิดเดียวกันแต่ต่างประชากร จากการศึกษาพบว่ากลไกการ

จัดเรียงตัวใหม่ของโครโมโซมที่ทำให้เกิดความผันแปรของโครโมโซมปลาในหนังก้างจืดของประเทศไทย จะเกี่ยวข้องกับกระบวนการที่สำคัญ 4 กระบวนการได้แก่ 1) การหักและต่อสลับใหม่แบบมีเซนโทรเมียร์ร่วมด้วย 2) การเชื่อมรวมกันของโครโมโซม 3) การหักของชิ้นส่วนของโครโมโซม และ 4) การเพิ่มโครโมโซมเป็นชุด

ในปี ค.ศ. 1986 ชาร์มา (Sharma) และไตรพาที(Tripathi) ได้เสนอโครโมโซมดิพลอยด์ต้นแบบในวงศ์ปลาแคดปลาแขยง คือ  $2n=56\pm 2$  กลไกการจัดเรียงตัวใหม่ที่มีบทบาทสำคัญต่อวิวัฒนาการของโครโมโซมในสกุลปลาแขยง (Mystus) คือการเชื่อมรวมและการแตกหักแบบโรเบิร์ตโซเนียน (Robertsonian fusion และ fission) ซึ่งทั้งสองกระบวนการนี้น่าจะมีบทบาทในสายวิวัฒนาการของโครโมโซมในปลาสกุลอื่นๆ ของวงศ์นี้ด้วย นอกจากนี้กระบวนการหักและต่อสลับใหม่แบบมีเซนโทรเมียร์ร่วมด้วย ก็เป็นกระบวนการที่สำคัญที่ทำให้เกิดความแตกต่างของชนิดโครโมโซมในปลาวงศ์นี้ด้วย ปัจจัยสำคัญที่เหนี่ยวนำกระบวนการวิวัฒนาการของโครโมโซม จนทำให้มีความแตกต่างผันแปรสูงในปลาวงศ์นี้ คาดว่าเนื่องจากข้อจำกัดของแหล่งน้ำที่อยู่อาศัยที่ไม่ได้เชื่อมติดต่อกันทั้งหมด ส่งผลทำให้ประชากรปลาถูกแยกออกจากกัน นอกจากนี้ยังพบว่าปลาในวงศ์ปลาแคดปลาแขยงนี้มีเพียงไม่กี่ชนิด ที่มีการแพร่กระจายในทุก



พื้นที่ของประเทศไทย ข้อจำกัดดังกล่าวมีผลต่อการเคลื่อนย้ายของยีน (Gene flow) ระหว่างประชากร และทำให้แต่ละประชากรต่างวิวัฒนาการแยกตัวไปได้อย่างอิสระ อันนำไปสู่ความผันแปรของโครโมโซมในปลาวงศ์นี้

วงศ์ปลาตุ๊กเป็นอีกวงศ์หนึ่งที่มีความน่าสนใจแม้จะมีรายงานการศึกษาเพียงไม่กี่ชนิด แต่พบว่ามีความผันแปรของโครโมโซมสูงมาก กลไกในการวิวัฒนาการของโครโมโซมในปลาวงศ์นี้ เกี่ยวข้องกับกระบวนการเพิ่มโครโมโซมเป็นชุดร่วมกับกระบวนการอื่นๆ คาร์ิโอไทป์ของปลาตุ๊กด้านในประเทศไทยมีโครโมโซมดิพลอยด์อยู่ระหว่าง 100-106 แท่ง คาดว่ามีวิวัฒนาการมาจากบรรพบุรุษร่วมกับปลาตุ๊กด้านจากอินเดีย ( $2n=50-54$ ) โดยผ่านการเพิ่มโครโมโซมเป็นชุด ซึ่งกลไกดังกล่าวเกิดขึ้นเองตามธรรมชาติ ปัจจัยที่เหนี่ยวนำทำให้เกิด ได้แก่ สภาพของอากาศที่เย็น และการเปลี่ยนแปลงอุณหภูมิอย่างรวดเร็ว ข้อได้เปรียบของปลาที่เกิดจากการเพิ่มชุดโครโมโซม คือ จะเพิ่มความสามารถในการมีชีวิตรอด เพิ่มการปรับตัวต่อสิ่งแวดล้อมใหม่ และเพิ่มความสำเร็จในการสืบพันธุ์ จึงคาดว่าเป็นสาเหตุที่ทำให้ในประเทศไทยไม่พบปลาตุ๊กด้านที่มีโครโมโซมดิพลอยด์เท่ากับ 50-54 แท่ง สำหรับในปลาตุ๊กอยู่และปลาตุ๊กยักษ์ มีโครโมโซมเพศที่มีรูปร่างแตกต่างระหว่างเพศผู้และเพศเมีย และมี

ความแตกต่างผันแปรของโครโมโซมในแต่ละประชากร คาดว่าเป็นผลมาจากการจัดเรียงตัวใหม่ของโครโมโซม โดยผ่านกระบวนการหักและต่อสลับใหม่แบบมีเซนโทรเมียร์ร่วมด้วย

วงศ์ปลาสังกะวาดเป็นวงศ์ที่มีการอนุรักษ์ (Conserved) โครโมโซมดิพลอยด์สูงกว่าปลาวงศ์อื่นๆ เนื่องจากปลาทุกชนิดในวงศ์นี้มีโครโมโซมดิพลอยด์เท่ากับ 60 แท่ง แต่มีจำนวนโครโมโซมพื้นฐานแตกต่างกันในปลาแต่ละชนิด กลไกการจัดเรียงตัวใหม่ของโครโมโซมในปลาวงศ์นี้ เกี่ยวข้องกับการหักและต่อสลับใหม่แบบมีเซนโทรเมียร์ร่วมด้วย ทำให้ปลาแต่ละชนิดมีชนิดและจำนวนโครโมโซมที่แตกต่างกัน แต่มีโครโมโซมดิพลอยด์ที่ไม่เปลี่ยนแปลง

วงศ์ปลาเนื้ออ่อนเป็นวงศ์ที่มีความหลากหลายของโครโมโซมสูงมาก เนื่องจากปลาในวงศ์นี้อาศัยอยู่ในแหล่งน้ำที่หลากหลายตั้งแต่ลำธารเล็กๆ บนภูเขา แม่น้ำสายหลัก คลอง หนอง บึง ตลอดจนพื้นที่ชุ่มน้ำที่เรียกว่า “พรุ” ในบางชนิดเป็นชนิดพันธุ์เฉพาะถิ่น (Endemic) ของประเทศไทย จึงทำให้ในหลายๆ ชนิดของปลาวงศ์นี้มีการแพร่กระจายตัวที่แคบ มีประชากรขนาดเล็ก และแหล่งน้ำที่อาศัยก็เป็นสิ่งขวางกั้นทางภูมิศาสตร์ ปัจจัยดังกล่าวมีอิทธิพลต่อการจัดเรียงตัวใหม่ของโครโมโซมค่อนข้างสูง กระบวนการที่เกี่ยวข้องในระหว่างการพัฒนาการของโครโมโซมของปลาในวงศ์นี้

ได้แก่ การหักและต่อสลับใหม่แบบมี เซนโทรเมียร์ร่วมด้วย การเชื่อมรวมกันของ โครโมโซม และการหักของชิ้นส่วนของ โครโมโซม

จากภาพที่ 1 และ 2 เป็นตัวอย่าง อันดับปลาหนังน้ำจืดในประเทศไทย 12 ชนิด ที่กลุ่มของผู้เขียนได้ทำการศึกษา โครโมโซม (กำลังอยู่ในช่วงการเตรียม ต้นฉบับเพื่อการตีพิมพ์) มี 2 ชนิด ที่ยังไม่มี ข้อมูลการศึกษาโครโมโซมมาก่อนหน้านี้ คือ ปลาปักเป้า และปลาสวายหนู และมีอีก 1 ชนิด ที่มีโครโมโซมดิพลอยด์แตกต่างจากรายงานก่อนหน้านี้นี้ คือ ปลาตุ๊กตาด้านที่มี โครโมโซมดิพลอยด์มากที่สุด ( $2n=106$ ) โดย เป็นตัวอย่างปลาจากกลุ่มน้ำสงคราม จังหวัด สกลนคร จึงถือว่าเป็นรายงานของการค้น พบใหม่ ในขณะที่รายงานก่อนหน้านี้นี้เป็น ประชากรปลาจากจังหวัดขอนแก่น ( $2n=100$ ) วิวัฒนาการของโครโมโซมปลาตุ๊กตาด้าน ที่พบว่าในแต่ละประชากรมีความแตกต่าง

กัน คาดว่ามีสาเหตุมาจากเป็นปลาที่ถูก คุกคามในแหล่งที่อยู่อาศัยตามธรรมชาติ (ถูกล่าเพื่อเป็นอาหาร) ทำให้มีประชากรมี ขนาดเล็กลง ทำให้มีผลต่อวิวัฒนาการ ของโครโมโซมทั้งจำนวนและรูปร่างของ โครโมโซม ในกรณีที่มีการศึกษาในหลาย ประชากรให้ครอบคลุมทั่วทั้งประเทศไทย เราอาจที่จะพบรูปแบบของคาริโอไทป์ใหม่ๆ เช่น  $2n=102$ ,  $2n=104$  ซึ่งจะทำให้เราเข้าใจ กลไกการวิวัฒนาการของปลาตุ๊กตาด้านใน ประเทศไทยมากขึ้น สำหรับในปลาชนิดพันธุ์ อื่นๆ ได้แก่ ปลาตุ๊กตอยุย ปลาแขยงหิน ปลา แค้นงู ปลาแก้ว ปลาเคี้ยวขาว ปลาสังกะวาด เหลือง ปลากดดำ และปลาแขยงธง แม้จะมี โครโมโซมดิพลอยด์เท่ากับรายงานที่ผ่านมา แต่พบว่ามีจำนวนโครโมโซมพื้นฐานและ ชนิดของโครโมโซมที่มีความแตกต่างกัน ที่เป็นผลมาจากความผันแปรทางพันธุกรรม ระหว่างประชากรที่แตกต่างกัน ดังที่ได้ อธิบายมาก่อนหน้านี้

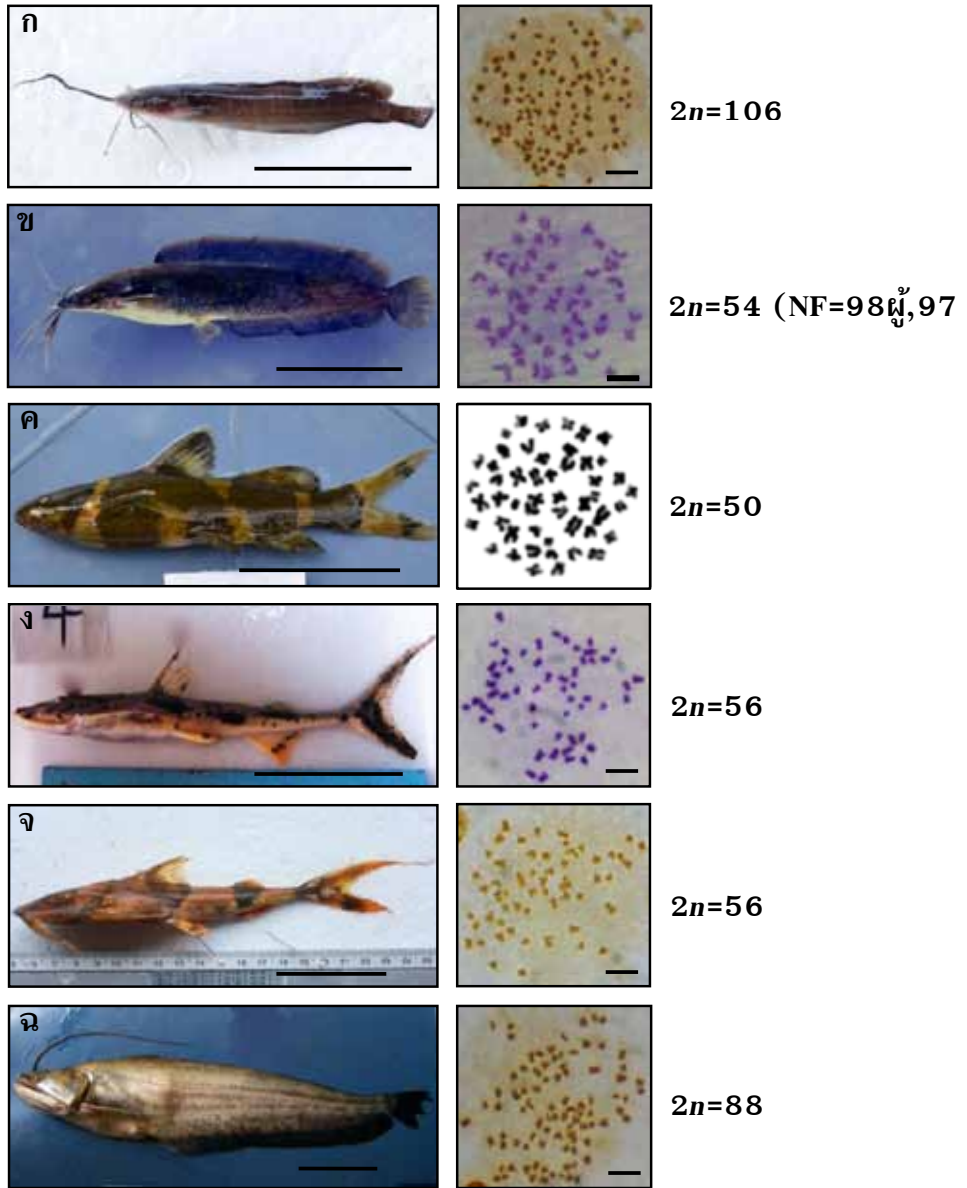
ตารางที่ 1 ลักษณะของคาร์ิโอไทป์ในอันดับปลาหนังน้ำจืดของประเทศไทย

วงศ์	ชื่อภาษาไทย	ชื่อวิทยาศาสตร์	2n	NF	สูตรคาร์ิโอไทป์	เพศ	แหล่งตัวอย่าง
ปลากด (Bagridae)	ดุกมูลครีบสูง	<i>Bagrithy macracanthus</i>	50	92	20m+14sm+8st+8t	-	หนองคาย
			50	94	16m+26sm+2st+6t	-	นครพนม
	ดุกมุล	<i>B. macropterus</i>	50	90	22m+18sm+10t	-	นนทบุรี
	แขยงเขา	<i>Batasio havmolleri</i>	80	128	32m+14sm+2st+32t	-	ภาคใต้
กตเหลือง		<i>Hemibagrus nemurus</i>	58	114	28m+8sm+20st+2t	-	ลพบุรี
			56	100	20m+14sm+10st+12t	-	อินเดีย (แจมมู)
			56	102	32m+14sm+10t	-	อินเดีย (แอสซั่ม)
			54	84	16m+14sm+24t	-	นครพนม
กตดำ		<i>H. wyckii</i>	62	114	34m+10sm+8st+10t	-	หนองคาย
			58	98	24m+10sm+6st+18t	-	หนองคาย
กตแก้ว		<i>H. wyckioides</i>	58	98	24m+10sm+6st+18t	-	หนองคาย
แขยงแถบขาว		<i>Mystus albolineatus</i>	56	102	28m+6sm+12st+10t	-	อยุธยา
แขยงข้างลาย		<i>M. atrifasciatus</i>	54	92	30m+8sm+16t	-	นครพนม
			54	98	30m+10sm+4st+10t	-	กาญจนบุรี
			50	92	28m+14sm+8t	-	อยุธยา
แขยงธง		<i>M. bocourti</i>	56	104	24m+18sm+6st+8t	-	หนองคาย
แขยงหางจุด		<i>M. castaneus</i>	54	100	22m+18sm+6st+8t	-	ตราด
แขยงใบข้าว		<i>M. singaringan</i>	56	104	24m+14sm+10st+8t	-	นครสวรรค์
แขยงนวล		<i>M. wolffii</i>	58	100	26m+10sm+6st+16t	-	ตาก
แขยงหิน		<i>Pseudomystus siamensis</i>	50	96	20m+16sm+10st+4t	-	หนองคาย
กตหัวเสียม		<i>Sperata acicularis</i>	56	100	30m+14sm+12t	-	แม่ฮ่องสอน
ปลาดุก (Clariidae)	ดุกด้าน	<i>Clarias batrachus</i>	100	110	4m+4sm+2st+90t	-	ขอนแก่น
			100	110	4m+6sm+78t+12mc	XX	ประเทศไทย
			100	111	4m+7sm+77t+12mc	XY	ประเทศไทย
			106	126	6m+6sm+8a+86t	-	สกลนคร
			52	58	6m/sm+46st/t	-	อินเดีย
			50	88	16m+8sm+14st+12t	-	อินเดีย

		50	96	18m+20sm+8st+4t	-	อินเดียตะวันตก	
		54	74	11m+7sm+2st+34t	-	ศรีลังกา	
ดุกยักษ์	<i>C. gariepinus</i>	56	96	16m+14sm+10a+16t	ZW	ไทย	
		56	102	20m+16sm+10a+10t	-	อินเดีย	
		เพศเมีย	56	89	8m+25sm+23t	ZW	อิสราเอล
		เพศผู้	56	88	8m+24sm+24t	ZZ	อิสราเอล
		เพศเมีย	56	87	14m+17sm+25t	ZW	อียิปต์
เพศผู้	56	88	14m+18sm+24t	ZZ	อียิปต์		
ดุกลำพัน	<i>C. nieuhofii</i>	66	102	18m+10sm+8st+30t	-	กระบี่	
ดุกอุย	<i>C. macrocephalus</i>	54	100	30m+12sm+4st+8t	-	นครสวรรค์	
		54	104	24m+20sm+6st+4t	XX/XY	ประเทศไทย	
		54	97	17m+18sm+8st+11t	ZW	พะเยา	
		เพศเมีย	54	97	21m+12sm+10a+11t	ZW	ขอนแก่น
		เพศผู้	54	98	22m+12sm+10a+10t	ZZ	ขอนแก่น
		54	98	22m+18sm+4st+10t	-	ศรีลังกา	
สวายหนู	<i>Helicophagus leptorhynchus</i>	60	96	8m+12sm+16a+24t	-	มหาสารคาม	
บึก	<i>Pangasianodon gigas</i>	60	112	32m+8sm+12st+8t	-	หนองคาย	
		60	110	10m+26sm+14st+10t	XX/XY	เชียงใหม่	
สวาย	<i>P. hypophthalmus</i>	60	96	20m+12sm+4st+24t	-	นครสวรรค์	
เผาะ	<i>Pangasius conchophilus</i>	60	106	18m+18sm+10st+14t	-	นครพนม	
เทโพ	<i>P. larnaudii</i>	60	108	24m+20sm+4st+12t	-	นครสวรรค์	
สังกะวาดเหลืออง	<i>P. macronema</i>	60	102	20m+10sm+12st+18t	-	กาญจนบุรี	
		60	118	26m+16sm+16a+2t	-	นครพนม	
เทพา	<i>P. sanitwongsei</i>	60	104	20m+6sm+18st+16t	-	หนองคาย	
สังกะวาดทองคม	<i>Pseudolais pleurotaenia</i>	60	96	22m+8sm+6st+24t	-	นครพนม	
คางเป็นอน	<i>Belodontichthys dinema</i>	62	100	20m+10sm+8st+24t	-	นครพนม	
ก้างพระร่วง	<i>Kryptopterus bichirris</i>	64	98	20m+10sm+4st+30t	-	ภาคใต้	

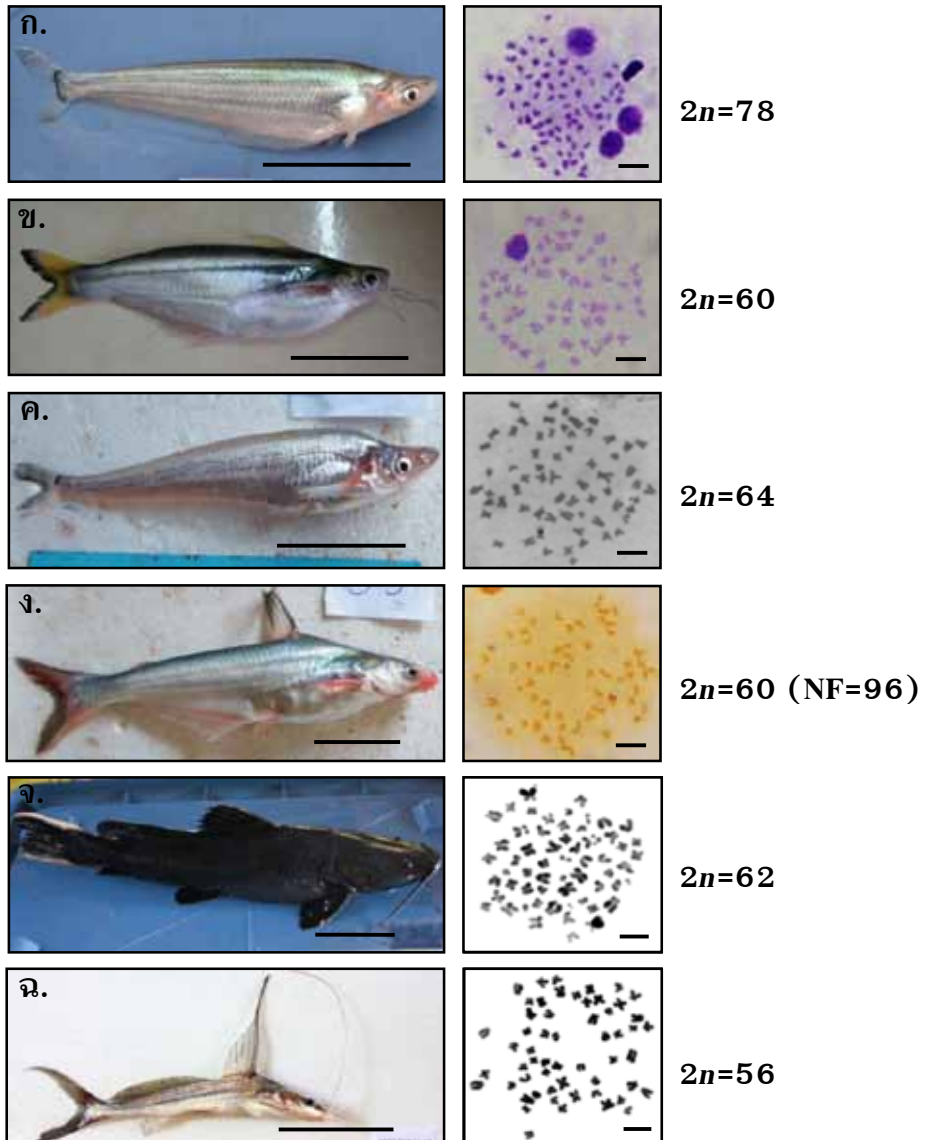
เนื้ออ่อน	<i>K. cryptopterus</i>	92	110	8m+10a+74t	-	อุทัยธานี	
ผี	<i>K. macrocephalus</i>	62	98	24m+12sm+26t	-	นราธิวาส	
ปีกโก้	<i>Micronema moorei</i>	78	102	6m+8sm+10st+54t	-	สิงห์บุรี	
ชะโอน	<i>Ompok bimaculatus</i>	50	88	34m+2sm+2st+12t	-	อยุธยา	
	เพตเม็ย	42	72	18m+12sm+12t	XX	อินเดีย(ฮายานา)	
	เพตผู้	41	70	17m+12sm+12t	XY	อินเดีย (ฮายานา)	
		42	72	6m+24sm+12t		อินเดีย ตะวันตก	
		41	70	5m+24sm+12t		อินเดีย ตะวันตก	
ชะโอนพรุ	<i>O. fumidus</i>	60	84	20m+2sm+2st+36t	-	นราธิวาส	
น้ำเงิน	<i>Phalacronotus apogon</i>	64	108	18m+20sm+6a+20t	-	มหาสารคาม	
แดง	<i>P. bleekeri</i>	64	90	20m+6sm+2st+36t	-	หนองคาย	
ลิ่นแมว	<i>Silurichthys phaiosoma</i>	40	54	2m+4sm+8st+26t	-	นราธิวาส	
ชะโอนหิน	<i>S. schneideri</i>	40	54	6m+4sm+4st+26t	-	ตราด	
เค้าขาว	<i>Wallago attu</i>	88	110	16m+2sm+4st+66t	-	หนองคาย	
		86	106	12m+6sm+2st+66t	-	อินเดีย(ฮายานา)	
		86	116	10m+12sm+8st+56t	-	อินเดีย (แจมมู)	
เค้าดำ	<i>W. leerii</i>	56	86	26m+4sm+26t	-	อยุธยา	
ปลาแค้ (Sisoridae)	แค้วัว	<i>Bagarius bagarius</i>	56	84	16m+10sm+2st+28t	-	นครพนม
			56	102	18m+12sm+16a+10t	-	มหาสารคาม
	แค้งู	<i>B. suchus</i>	56	92	16m+16sm+4st+20t	-	นครสวรรค์
	แค้ควาย	<i>B. yarrelli</i>	56	96	14m+20sm+6st+16t	-	นครสวรรค์
	แค้ติดหินสาม	<i>Glyptothorax</i>	62	92	16m+12sm+2st+32t		ภาคใต้
	แถบ	<i>trilineatus</i>					

หมายเหตุ : 2n = โครโมโซมดิพลอยด์, NF = โครโมโซมพื้นฐาน, m = โครโมโซมเมทาเซนทริก, sm = โครโมโซมซับเมทาเซนทริก, a = โครโมโซมอะโครเซนทริก, st = โครโมโซมซับเทโลเซนทริก, t = โครโมโซมเทโลเซนทริก และ mc = โครโมโซมขนาดเล็กคล้ายจุด



ภาพที่ 1 ปลาหนังและเมทาเฟสโครโมโซมของปลาดุกต๋าน (ก.) ปลาดุกอูย (ข.) ปลาแขยงหิน (ค.) ปลาค้าง (ง.) ปลาแค้ว (จ.) และปลาเค้าขาว (ฉ.) สเกลบาร์ภาพปลา 5 ซม. และเมทาเฟสโครโมโซม 5 ไมโครเมตร  
ที่มา : วีระยุทธ สุภังค์ (อยู่ระหว่างการตีพิมพ์)

*Cytologia*,74(3): 317-322.



ภาพที่ 2 ปลาหนังและเมทาเฟสโครโมโซมของปลาปึกไก่ (ก.) ปลาสังกะวาดเหลือง (ข.) ปลาน้ำเงิน (ค.) ปลาสร้อยหมู (ง.) ปลากรดดำ (จ.) และปลาแขยงธง (ฉ.) สเกลบาร์ภาพปลา 5 ซม. และเมทาเฟสโครโมโซม 5 ไมโครเมตร  
ที่มา : วีระยุทธ สุภิวงค์ (อยู่ระหว่างการตีพิมพ์)

## สรุป

อันดับปลาหนังน้ำจืดของประเทศไทย มีรายงานโครโมโซมเพียง 42 ชนิดจาก 5 วงศ์ เป็นกลุ่มปลาที่มีความหลากหลายของโครโมโซมและความผันแปรภายในชนิดเดียวกันสูง แต่ยังมีปลาถึง 78 ชนิด และอีก 5 วงศ์ที่ยังไม่มีรายงานการศึกษา ดังนั้นจึงจำเป็นต้องมีการศึกษาเกี่ยวกับพันธุศาสตร์เซลล์อย่างเร่งด่วน เพื่อให้เกิดองค์ความรู้ที่มีความสำคัญต่อการศึกษา การวางแผน การจัดการความหลากหลายทางชีวภาพที่เหมาะสมและยั่งยืนต่อไปในอนาคต

## เอกสารอ้างอิง

- เกรียงไกร สีตะพันธุ์. (2552). ความหลากหลายของโครโมโซมในปลาน้ำจืดของประเทศไทย. *วารสารวิทยาศาสตร์มช*, 37(1), 1-12.
- ขวลิต วิทยานนท์. (2548). *คู่มือปลาน้ำจืด*. (พิมพ์ครั้งที่ 2). กรุงเทพฯ: สำนักพิมพ์สารคดี.
- อมรา คัมภีรานนท์. (2546). *พันธุศาสตร์เซลล์*. (พิมพ์ครั้งที่ 2). กรุงเทพฯ: มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์.
- อลงกลด แทนออมทอง. (2554). *พันธุศาสตร์เซลล์*. ขอนแก่น: มหาวิทยาลัยขอนแก่น.
- Arai, R. (2011). *Fish karyotype a checklist*. Japan: Springer.
- Ferraris, C.J. (2007). Checklist of catfishes, recent and fossil (Osteichthyes: Siluriformes), and catalogue of siluriform primary types. *Zootaxa*, 141, 1-628.
- Galetti Jr.P.M., Aguilar, C.T. & Molina. W. F. (2000). An overview of marine fish cytogenetics. *Hydrobiologia*, 420, 55-62.
- Lande, R. (1979). Effective deme sizes during long-term evolution estimated from rates of chromosomal rearrangement. *Evolution*, 33, 234-251.
- Leggatt, R. A. & Iwama, G. K. (2003). Occurrence of polyploidy in the fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 13, 237-246.
- Sharma, O. P. and Tripathi, N. K. (1986). Karyotypic diversity in genus *Mystus* (Bagridae: Pisces). *Cytologia*, 51, 1-9.
- Supiwong, W., Jearanaipreame, P. & Tanomtong, A. (2009). A new report of karyotype in the chevron snakehead fish, *Channa striata* (Channidae, Pisces) from Northeast Thailand.