

Karyologische Entwicklungen in der Klasse Reptilia

Autor(en): **Sachsse, Walter**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Jahrbuch der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft. Wissenschaftlicher und administrativer Teil = Annuaire de la Société Helvétique des Sciences Naturelles. Partie scientifique et administrative**

Band (Jahr): **160 (1980)**

PDF erstellt am: **17.09.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-90830>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Karyologische Entwicklungen in der Klasse Reptilia

Walter Sachsse

Die sogenannten Kriechtiere besitzen im Gegensatz zu anderen Tierklassen gerade kaum Merkmale, die sie verbinden und gleichzeitig gegen andere absetzen, wie zum Beispiel Federn oder Milch. Als Reptilien werden die ältesten noch lebenden Amnioten, überwiegend wechselwarm, mit beschuppter, oft verdickter Haut zusammengefasst. Im Baum der Evolution sind sie mindestens seit der Trias vorhanden, die einen nur noch in Resten lebenden Fossilien, die anderen mit noch stärker artenbildender Verästelung, so dass sie insgesamt heute doch mehr Arten besitzen als die Säuger (Carroll, 1969, Gorman, 1973, Webb und Elgood, 1979). Sie sind also so fragmentarisch in den rezenten Gruppen (die auch keine verwandtschaftlichen Verbindungen zu den niederen oder den höheren Formen mehr erkennen lassen), dass man sie schwer als in sich geschlossene Klasse bezeichnen kann. Im Gegensatz dazu haben sich im Karyotyp überraschenderweise eine Reihe von Übereinstimmungen erwiesen (Morescalchi, 1970; Olmo et al., 1980). Das provozierte Fragen, nämlich ob das Zufall ist, oder ob wir die wesentlichen strukturellen Unterschiede des Genoms noch nicht aufdecken konnten, oder ob überhaupt – genetisch ketzerisch – von der Physiologie her konvergente Beeinflussungen des äusseren Aspekts des Chromosomensatzes eingetreten sind. Heute sieht es zum Beispiel noch wie ein Witz aus, dass viele Fledermäuse aus der relativ einheitlichen Kerngrösse der Säuger herausfallen und mit etwa halb soviel Chromatin ziemlich genau im Bereich der Vögel liegen.

Die Krokodile mit 21 Arten, die einzige noch lebende Brückenechse und unter den Schildkröten die knapp 50 Halswenderarten der südlichen Halbkugel sind mehr oder minder Relikte aus der Trias. Zu dieser Zeit sind aber auch schon die Gruppen ursprünglich entstanden, die dann seit dem Tertiär noch

einmal – für Reptilien! – eine in fast alle ökologischen Nischen über die Erde ausstrahlende Artbildung erfahren haben, nämlich die Halsberger-Schildkröten mit 180 Arten, die Echsen mit rund 3000 und die Schlangen mit rund 2500 (Pianka, 1977; Webb et al., 1979).

Die einer genetischen Untersuchung vorauszuschickenden Fortpflanzungsstrategien sind noch weitgehend unbekannt, es gibt bei den Reptilien keine domestizierenden Arten wie in den anderen Klassen. Erste Versuche mit Schildkröten, Krokodilen und Echsen bewegen sich noch überwiegend im Methodisch-empirischen (Sachsse, 1975; Sachsse u. Schmidt, 1976) (Cole und Townsend, 1977). Aufgrund des sehr langsamen Generationszyklus wird aber niemals die Züchtbarkeit wie bei anderen Tieren erreicht werden. – Die Meeresschildkröten sind diejenigen, die mit hohen Eizahlen, – oft fast synchron produziert – natürlich nicht absolut den Amphibien vergleichbar – um ihr Überleben kämpfen. Dies beruht auf der zwingend terrestrischen Eiablage, die nicht, wie zum Beispiel bei den stammesgeschichtlich jungen Seeschlangen (Hydrophiidae), durch Viviparie umgangen werden konnte (Abb.1). – Auch embryologisch gibt es aufgrund der sehr frühen Abspaltungen im Wirbeltierstamm nur wenig Ansatzpunkte, Verwandtschaftsbeziehungen herzustellen, zum Beispiel den zwischen Krokodilen und Vögeln (Walker, 1972). Embryonen von Reptilien zeigen schon in relativ frühen Stadien (s. Abb.2 von der Suppenschildkröte, *Chelonia mydas*) ihren ganz spezifischen Bauplan. Zum Kern, dem Karyon, nun 3 Fragen:

1. Welche Grösse, also was ergibt die quantitative DNS-Bestimmung?
2. Wie ist das Chromosomenkomplement strukturell aufgebaut?

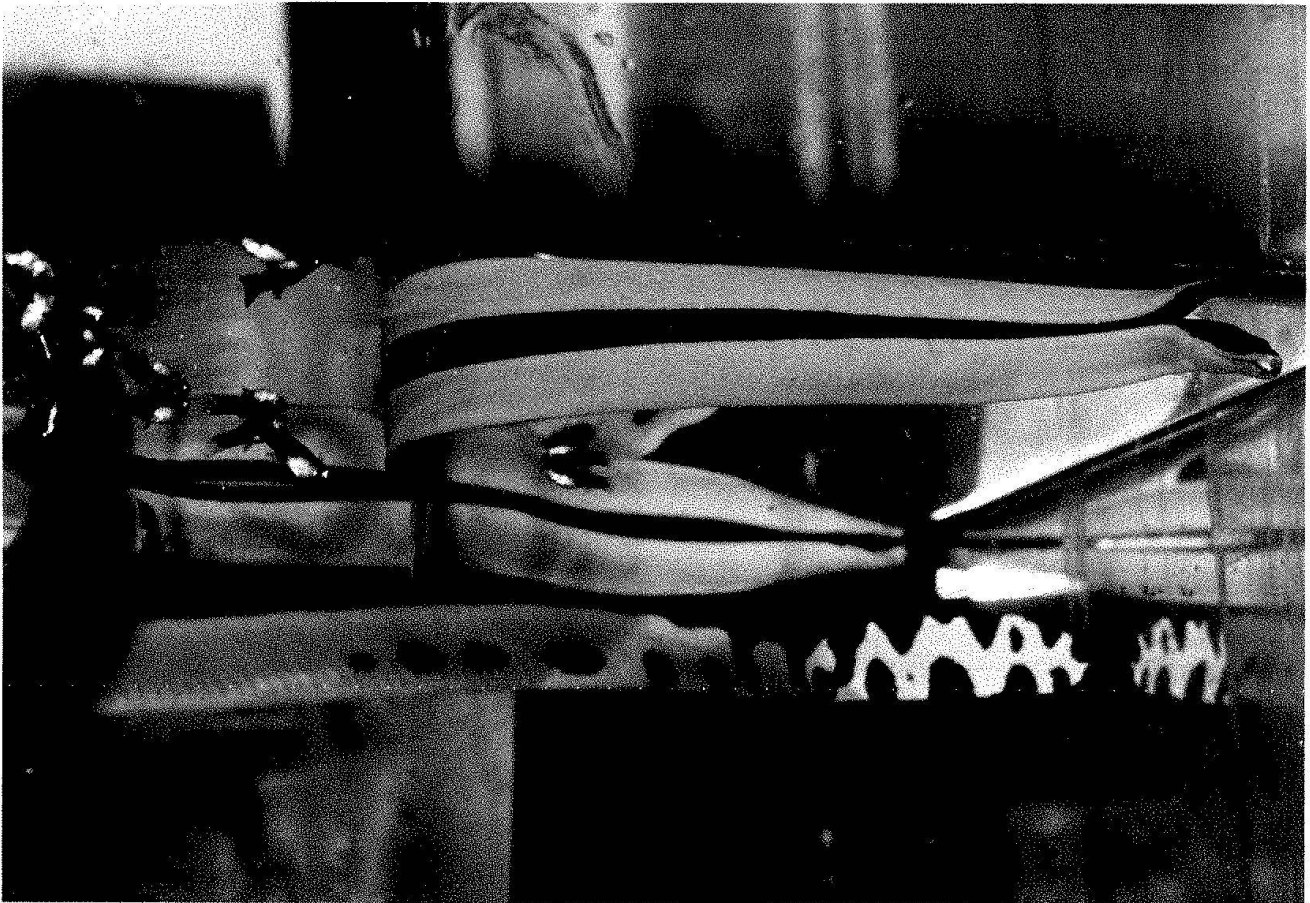


Abb. 1. Pelamis platurus, pelagisch lebende, giftige Seeschlange.

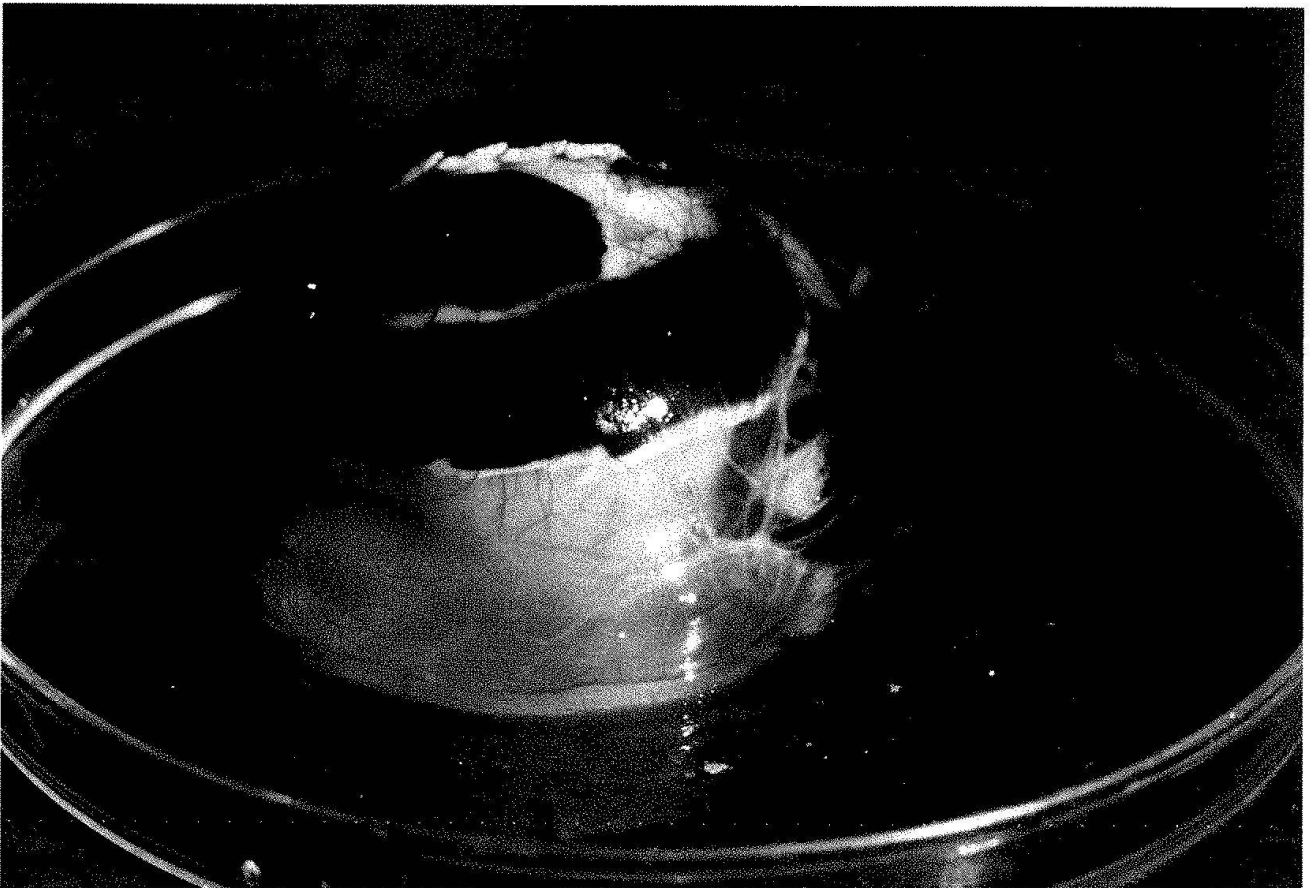


Abb. 2. Chelonia mydas, Embryo der Suppenschildkröte.

3. Was für Funktionen ausser der Vererbung sind an die Chromosomen gebunden, was ist da heute schon ablesbar?

In der Entwicklung der Kerngrösse zeichnen sich stets 2 Trends ab: zunächst der Zuegewinn an Material während der Höherentwicklung innerhalb des Organismenreiches (Ohno, 1970), dann aber bei der Spezialisierung innerhalb bestehender, grösserer Gruppen eine parallellaufende Reduktion des Chromatins. Hinegardner (1968) hat das in grossem Umfang für die Knochenfische, Bachmann (1972) für die Vögel gezeigt. Die Position der Reptilien im Organismenreich aufgrund ihrer Kerngrösse ist am besten aus Abb. 3 zu ersehen. Neuere Befunde als 1975 haben die dort dargestellte Bandbreite für Reptilien erweitert, zum Beispiel im Vergleich zu den sehr eng beieinander liegenden Vögeln, bei denen sich der höchste zum niedrigsten Wert wie 1,3:1 verhält, bei den Säugern wie 1:2. Die Reptilien liegen zwar mit ihrer Kerngrösse (2 c jeweils) nach der derzeitigen Kenntnis zwischen 2 und 11 pg/Kern, aber doch unvergleichlich enger beieinander und niedriger als die meisten aquatilen Vertebraten. Diese Beobachtung ist so

auffallend, dass man wiederum geneigt ist, nach einer Korrelation zur Physiologie, zum Zellstoffwechsel zu suchen.

Die interspezifische Variation ist bei den Reptilien sehr niedrig innerhalb der Familien, ebenso noch innerhalb der Ordnungen; die noch höchsten Unterschiede zeigen die Schildkröten, die, gemeinsam mit der Brückenechse (*Sphenodon punctatus*) überhaupt am meisten DNS besitzen. Hinweisende Korrelationen zwischen phylogenetischer Stellung und DNS-Gehalt sind bisher nicht zu erkennen, wahrscheinlich deswegen, weil sich das Chromatin in den einzelnen Gruppen auf verschiedene Art und Weise entwickelt hat. In der Hauptsache gehen die Unterschiede zulasten der Fraktionen repetitiver DNS-Sequenzen, so dass die eigentliche Erbmaterie relativ unangetastet bleibt (Olmo et al., 1980). Dies ist in ähnlicher Weise bei den erdgeschichtlich im Vergleich zu den Säugern schon älteren und stärker spezialisierten Vögeln der Fall (Bachmann, 1972).

Aus diesem Grunde des Verhältnisses «wichtiger zu unwichtiger DNS» – was zur Chromosomenstruktur nun überleitet – ist es immer von grossem Interesse, für vergleichende

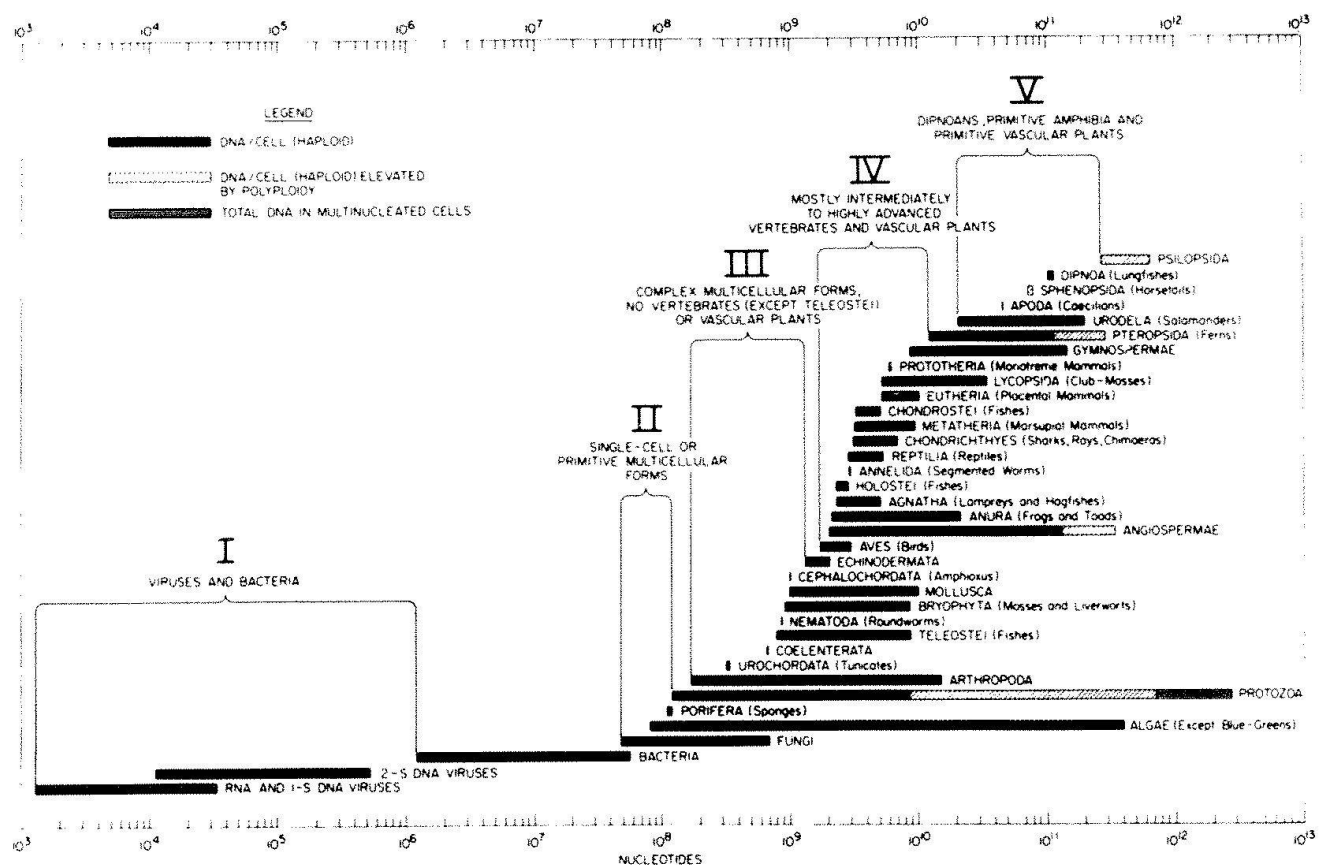


Abb. 3. DNS-Mengen im Organismenreich (aus: John, B. and Lewis, K. R.: Chromosome Hierarchy, S. 24, 1975).

Untersuchungen zur Evolution die DNS quantitativ zu bestimmen. Viel älter sind aber die Versuche der Darstellung des Chromosomensatzes, auch bei den Reptilien; erwähnt seien Matthey (1931), Risley (1936) und Makino und Momma (1949) hier, sowie schliesslich die Übersicht von Matthey «The Chromosomes of the Vertebrates» (1951). Die entscheidenden methodischen Verbesserungen kamen aber Ende der 50er Jahre; erst seither können Zählbarkeit und strukturelle Darstellung als zuverlässig gelten. Hsu und Benirschke geben nun einen Chromosomen-Atlas heraus, dessen erste Reptilien enthaltende Folge 1971 erschien.

Cohen und Gans haben 1970 alle 21 lebenden Krokodil-Arten karyotypiert und fanden $2n$ 30–42 Chromosomen, als Fundamentalzahl (= freie Arme) aber nur 56–62, also eine viel geringere Streubreite, so dass sich das Hauptgewicht der Diskussion auf die zentrischen Fusionen und Fissionen legt; die Verfasser präsentieren einen «karyologischen Stammbaum» der Krokodile mit Translokations- und Inversions-Schritten zwischen den einzelnen Arten, wobei die gesamte Darstellung noch auf konventioneller Färbung beruht. – Ebenso wenig wie hier sind bei der Brückenechse, $2n = 36$, typische von den Makrochromosomen scharf abgesetzte Mikrochromosomen zu erkennen (Wylie et al., 1968). Bei den Chromosomen-Darstellungen fiel als erstes die ausgeprägte Einförmigkeit auf (Übersicht bei M. Schmidt, 1976), die einige Untersucher vielleicht verleitete, sie nicht interspezifisch, sondern gleich mit anderen Ordnungen und Klassen zu vergleichen (Takagi und Sasaki, 1974). Diese relativ äusserlichen Ähnlichkeiten konnten aber mit Entschiedenheit widerlegt werden, sobald die Bandierungsmethoden zur Verfügung standen (Stock und Mengden, 1975). Die meisten Schildkröten haben diploid zwischen 50 und 56 Chromosomen, wobei es innerhalb von Gattungen und auch Familien meistens kaum Unterschiede gibt; es liegt also wie bei den Vögeln ein sehr konservativer Karyotyp vor. Um so frappierender war der Befund, dass bei den altertümlichen südamerikanischen Podocnemis, zu den schon genannten Halswendern gehörig, $2n$ nur 26–28 beträgt (Ayres et al., 1969, Killebrew, 1975). Dabei ist, was die Bauplanunterschiede anbetrifft, der entscheidende Punkt beim Einziehen des

Halses (was die beiden Unterordnungen unterscheidet) gleichermassen der 8. Halswirbel. Gravierende Unterschiede bestehen also kaum. – Methodisch stossen die genannten Bandierungen, die ja (seit 1970) einen ersten Schritt in die Chromosomenstruktur ausmachen, immer noch auf zunehmende Schwierigkeiten, je weiter man sich in der Phylogenie von den Säugern entfernt; vielleicht ist dies durch andere Kondensationsmuster des Chromatins bedingt. Weiter ist zur cytogenetischen Technik zu sagen, dass zum Beispiel Schildkröten-Gewebe verschiedenster Organherkunft unter variierenden Kulturbedingungen bereits nach ganz wenigen Passagen Karyotypveränderungen zeigen (Kurrle, 1977; Huang und Clark, 1967). – Meiosestudien bei Schildkröten (Bickham, 1970) stehen bisher noch zu solitär im wissenschaftlichen Raum, um Rückschlüsse zu ziehen.

Die Schlangen bieten karyologisch – wie auch in der Morphologie und Physiologie – ein sehr einheitliches Bild mit einem relativ kleinen Kerninhalt und einer abgesetzten Aufteilung in Makro- und Mikrochromosomen, ähnlich den Vögeln, so dass hier öfters eine Verwandtschaft gefordert worden ist (Becak et al., 1964; Becak und Becak, 1969). Hierzu passt auch die Entdeckung des ZW-Geschlechtsbestimmungsmechanismus (Kobel, 1962; Becak et al., 1962) mit einem Z, das etwa 10% des haploiden Genoms ausmacht, wohl unverändert seit 180 Millionen Jahren. Bezüglich der morphologischen Erkennbarkeit der Gonosomen zeichnet sich von primitiven Schlangen wie zum Beispiel Boidae bis zu hochspezialisierten, zum Beispiel Viperidae eine Entwicklung ab. Durch Translokationen sind bei einzelnen Arten und deren Lokalformen multiple Gonosomen, vergleichbar Ereignissen in der Säuger-evolution, aufgetreten, zum Beispiel beim indischen Krait (*Bungarus fasciatus*) $Z_1Z_1Z_2Z_2\delta$, $Z_1Z_2W\eta$ und $ZZ\delta$, $ZW_1W_2\eta$ (Singh et al., 1970). Nachdem beim Säuger Weibchen das 2. X-Chromosom aus Gründen der Dosiskompensation inaktiviert wird (Ohno, 1967) hat man naturgemäss auch bei ZW-geschlechtsbestimmten Tieren nach Z-Inaktivierungen gesucht, aber keine Dosiskompensation (auch mangels Markergenen) finden können, sondern man ist ganz im Gegenteil darauf gestossen, dass das W-Chromosom asynchron repliziert wird

und die Funktion der Nukleolus-Organisation übernimmt (Ray-Chaudhuri et al., 1971). Untersuchungen der Satelliten III-DNS bei Schlangen haben eine Konzentration auf dem W nachweisen können, die bei Arten ganz verschiedener Familien der Serpentes konserviert worden ist (Singh et al., 1976; Singh et al., 1979). – Bei den Vögeln werden die weitgehend heterochromatischen Mikrochromosomen, die 30–42% des Karyotyps ausmachen, als Nukleolus-Organisatoren betrachtet (Ray-Chaudhuri, 1973).

Sehr viel uneinheitlicher sind die Echsen, sowohl in der Diversifikation der Physiologie als auch in der des Karyotyps. Daher wurden schon polyphyletische Entstehungsweisen für einzelne Charaktere vermutet, zum Beispiel eben für die Gonosomen, wo man dann auch sowohl ZW als auch XY gefunden hat (zum Beispiel Hall, 1965; Gorman und Atkins, 1968; Bhatnagar und Yoniss, 1976). Gänzlich überholt sind jedenfalls die früheren, (bis etwa 1960!) wissenschaftlichen Ansichten, als man Reptilien und Vögel als Sauropsiden zusammen nahm und ihnen noch im Beginn der neuen Cytogenetik die Hälfte der DNS-Menge der Säuger und die ZW-Geschlechtsbestimmung vereinheitlichend zuschrieb (zum Beispiel Oguma, 1937; zahlreiche alte Lehrbücher). Bei den bisher untersuchten Echsen hat man keineswegs so häufig erkennbare Heterosomen gefunden wie bei den Schlangen (zum Beispiel Dallai und Talluri, 1969 bei Skinken; Cole und Lowe, 1967). Am häufigsten findet man in der so heterogenen Unterordnung Sauria aber ähnlich den Schlangen, wenn auch nicht so ausgeprägt, einen Karyotyp mit Makro- und Mikrochromosomen; ähnlich verhält es sich bei den nun extra gestellten Doppelschleichen (*Amphisbaenia*) (Huang et al., 1967).

Zur Verkleinerung des Karyotyps – auffällig bei den Schuppenkriechtieren und den Vögeln zum Beispiel – mit wachsender Spezialisierung hat Bachmann (1972) in einem Diagramm gezeigt, dass innerhalb der einzelnen grösseren Gruppen die Zahl rezenter Arten sich umgekehrt proportional zur Genomgrösse verhält; man kann also zur Spezialisierung auch noch Artbildung hinzusetzen. Die Verkleinerung des Genoms bei konservativer Einheitlichkeit innerhalb ganzer Klassen steht im Kontrast zu neueren Be-

rechnungen, dass den chromosomalen Umstrukturierungen doch eine grössere (vielleicht grösser als die der Mutationen?) Rolle in der Evolution zukommt (Wilson et al., 1974). Da sich die wesentlichen Schwankungen und Umstrukturierungen im Karyotyp der genannten Gruppen auch noch im heterochromatischen Bereich abspielen, wird man zu der Frage hingeleitet, ob diese Tiere bald am Ende ihrer Entwicklungsmöglichkeiten angelangt sind?

Ein interessanter Zusammenhang, in den die Chromosomen ausser der Weitergabe des Erbmaterials einbezogen sind, berührt die bei den Echsen in ganz verschiedenen Familien nachgewiesene Parthenogenese. Für ein natürliches Vorkommen dieses Phänomens handelt es sich hier wohl um die höchste Evolutionsstufe; bei Vögeln beobachtete man sie hin und wieder als vitalitätsmindernde Abnormität erblich bei einzelnen, stark domestizierten Rassen, wie zum Beispiel der Pute *Beltsville small white* und dem Huhn *dark cornish* (Olsen, 1975) – in Natur bei Reptilien hat Darevskij das Phänomen bei den kaukasischen Felseidechsen, *Lacerta saxicola* entdeckt und zahlreiche anhängende Fragen bearbeitet (Darevskij, 1958; Uzzell und Darevskij, 1974). In den meisten Fällen hat sich zeigen lassen, dass die «nur ♀♀-Population», die oft extreme ökologische Nischen dicht besiedeln, aus der Hybridisierung von zwei bisexuellen, also normalen Arten entstehen. Uzzell hat allgemein für die bei Fischen, Amphibien und Reptilien vorkommenden Fälle von Parthenogenese dargelegt, wie die normale Meiose bei bisexueller Fortpflanzung während einer unisexuellen überbrückt oder umgangen wird (1970). Es ist wahrscheinlich, dass solche Populationen relativ kürzer existieren, da sie in ihrer genetischen Einheitlichkeit weniger anpassungsfähig sind. Man weiß, dass mit Parthenogenese Hand in Hand oft Polyploidie einhergeht. Dies erstreckt sich auch auf die Echsen, nämlich auf die schon erwähnte Gattung *Lacerta*, auf einige Geckonen, nämlich *Hemidactylus garnotii* (Kluge und Eckhardt, 1969) und auf *Cnemidophorus* (Pennock, 1965). Diese neuweltliche Gattung ist wohl am besten untersucht; 12 von 40 *Cnemidophorus*-Arten sind parthenogenetisch. Viele sind chromosomal gut zu unterscheiden, aber Heterosomen besitzen sie nicht.

Inzwischen laufen an *Cnemidophorus* zahlreiche Felduntersuchungen mit «screening» auf cytogenetische Ausnahmeexemplare (zum Beispiel Kreuzungen im Randgebiet), ökologische Studien, Laborzuchten mit Versuchen über genetische Kompatibilität von Transplantaten und vieles andere mehr (Cole, 1974; Wright und Lowe, 1968; Cole und Townsend, 1977). Die Gefangenschaftsnachzucht aus Kreuzungen von triploiden Weibchen mit normal bisexuellen (also diploiden) Männchen ergab lebensfähige, tetraploide Junge (Cole, 1979).

Ein weiterer Ausblick für die Forschung im Hinblick auf die Funktionsbezogenheit von Chromosomen ist die Beobachtung von King und Hayman (1978) über die saisonale Schwankung der Chiasma-Häufigkeit bei *Phyllodactylus marmoratus*. Es handelt sich um ein Tier, bei dem die Chiasmata nicht terminalisiert werden. Die für die Befruchtung wesentlichen Spermatozoen bekommen die Komplemente mit der niedrigsten totalen, aber der höchsten interstitiellen Chiasmazahl, und diese unterliegt eben Umwelteinflüssen. Es sei daran erinnert, dass die Chiasmabildung ein wesentlicher Forschungsgegenstand zur Ermittlung der Ursache von numerischen Chromosomenaberrationen beim Menschen ist.

Als letztes Kapitel der Chromosomen-Funktion sei – weil noch gänzlich ungeklärt – die Geschlechtsbestimmung diskutiert. Ursprünglich galt als Lehrmeinung, dass so hoch entwickelte Wirbeltiere wie Reptilien eine genetische Geschlechtsbestimmung besitzen. Dies wurde gestützt durch die Beobachtung, dass sie exogen (zum Beispiel durch Hormonbehandlung) schwer in das andere Geschlecht umzuwandeln sind. Daher vermutete man, dass, vergleichbar primitiveren Schlangen und Echsen, ihre Gonosomen lichtoptisch noch nicht unterscheidbar sind. Eine Bestätigung erfuhr das, als Bull et al. (1974) bei den 2 *Staurotypus*-Arten im männlichen Geschlecht bei einem Chromosomenpaar einen deutlichen Längenunterschied fanden und damit diesen Schildkröten die männliche Heterogametie zuschrieben.

Im Gegensatz dazu stellte nun Pieau die These auf (1975), die Inkubationstemperatur bestimme das Geschlecht. Seine etwas zu geringen Zahlen von *Emys orbicularis* und *Testudo graeca* blieben nicht unwiderspro-

chen. Yntema (1976) bestätigte aber den Befund im Detail an *Chelydra serpentina* und machte den berechtigten Vorschlag, man solle die Temperatur-Beeinflussbarkeit der Geschlechtsbestimmung bei *Staurotypus triporcatus* oder *S. salvinii* untersuchen. Weitere Serien kamen hinzu; zum Teil auch angesichts der Naturschutzbestrebungen bei Seeschildkröten, mehr Weibchen als Männchen zu erzeugen. Die gesamten Ergebnisse hat Bull in seinem Übersichtsartikel «Sex Determination in Reptiles» (1980) zusammengefasst und von allen Aspekten her im Detail diskutiert. Dem Verfasser erscheinen jedoch die genetischen Modelle, basierend auf multifaktoriellen Mechanismen, die in Abhängigkeit von der Umwelt ein gleichzeitiges Funktionieren von genetischer und temperaturbedingter Geschlechtsbestimmung zeigen sollen, noch nicht ganz überzeugend. Gefunden hat man die temperaturabhängige Geschlechtsbestimmung bisher bei 2 Familien von Echsen und 5 Familien von Schildkröten; untersucht aber unbeeinflussbar war eine Schlange, eine Schildkröte und eine Echse. Dabei ist es interessanterweise so, dass bei den Schildkröten bei niedrigen (noch physiologischen) Temperaturen Männchen entstehen, bei hohen Weibchen, bei den Echsen dagegen genau umgekehrt. Die Schwellentemperatur, die in einem bestimmten determinierenden Abschnitt der Eientwicklung beide Geschlechter schlüpfen lässt, umfasst meistens nur 1 bis 2 °C und liegt zwischen 27 und 31 °C. – Von Sites et al. (1979) wurde dagegen die Hypothese aufgestellt, dass das X-Chromosom bei *Staurotypus* nicht dasjenige Gonosom sei, das noch im wesentlichen dem ursprünglichen Autosom entspreche und damit das Y-Chromosom als abgeleitet zu betrachten wäre, sondern dass das männliche, heterogametische Geschlecht intermediär sei zwischen einer Ahnenform mit 2 Y-ähnlichen Chromosomen und den weiterentwickelten Weibchen; die Autoren gingen dabei davon aus, dass *Chelydra* die Urform und *Staurotypus* die höher evoluierte sei. Die aufgestellte chromosomale Evolution hier erfordert jedoch eine grössere Anzahl, nicht so schnell wahrscheinlicher Umstrukturierungen.

Da bei Reptilien die klassische Kreuzungs- und Mutationsgenetik praktisch entfällt, bleibt zu hoffen, dass die geduldige Verfol-

gung der eingeschlagenen, technischen Wege sowie der Einsatz molekularbiologischer Techniken schliesslich zur Klärung der zur Zeit nicht löslichen Rätsel führen.

Literatur

- Ayres, M., Sampaio, M.M., Barros, R.M.S., Dias, L.B., and Cunha, O.R.: A karyological study of turtles from the Brazilian Amazon Region. *Cytogenetics* 8: 401-409 (1969).
- Bachmann, K., Harrington, B.A., and Craig, J.P.: Genome Size in Birds. *Chromosoma* 37: 405-416 (1972).
- Becak, W., Becak, M.L., and Nazareth, H.R.S.: Karyotyp studies of South American snakes (*Boa constrictor amarali* and *Bothrops jararaca*). *Cytogenetics* 1: 305-313 (1962).
- Becak, W., Becak, M.L., Nazareth, H.R.S., and Ohno, S.: Close karyological kinship between the reptilian suborder Serpentes and the class Aves. *Chromosoma* 15: 606-617 (1964).
- Becak, W. and Becak, M.L.: Cytotaxonomy and chromosomal evolution in Serpentes. *Cytogenetics* 8: 247 (1969).
- Benirschke, K. and Hsu, T.C. (Coord. Eds): Chromosome Atlas: Fish, Amphibians, Reptiles and Birds Vol. I. (Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York 1971).
- Bhatnagar, A.N. and Yoniss, Y.T.: A proof of female heterogamety in a lacertid lizard *Ophisops elegans*. *Cytologia* 41: 507-511 (1976).
- Bickham, J.W.: A meiotic analysis of four species of turtles. *Genetica, S'Gravenhage* 46: 193-198 (1976).
- Bull, J.J.: Sex Determination in Reptiles. *The Quarterly Review of Biology* 55(1): 3-21 (1980).
- Bull, J.J., Moon, R.G., and Legler, J.M.: Male heterogamety in kinosternid turtles (genus *Staurotypus*) (1974). *Cytogenetics and Cell Genetics* 13: 419-425 (1974).
- Carroll, R.L.: Origin of Reptiles in: *Biology of the Reptilia*, Eds. Gans, C., Bellairs, A. d'A., and Parsons T.S., S. 1-44. (Academic Press, London-New York, 1969).
- Cohen, M.M. and Gans, C.: The chromosomes of the order Crocodylia. *Cytogenetics* 9: 81-105 (1970).
- Cole, C.J.: Evolution of Parthenogenetic species of reptiles. Paper on the International Symposium on Intersexuality in The Animal Kingdom, R. Reinboth, Hrsg., Mainz, July 8-12 (1974).
- Cole, C.J.: Chromosome inheritance in parthenogenetic lizards and evolution of allopolyploidy in reptiles. *Journal of Heredity* 70(2): 45-102 (1979).
- Cole, C.J. and Lowe, C.H.: Sex chromosomes in Lizards. *Science* 155: 1028-1029 (1967).
- Cole, C.J. and Townsend, C.R.: Parthenogenetic reptiles: a new subject for laboratory research. *Experientia* 33(3): 285-289 (1977).
- Dallai, R. and Talluri, M.V.: A karyological study of three species of Scincidae (Reptilia). *Chromosoma* 27: 86-94 (1969).
- Darevskij, I.S.: Natural Parthenogenesis in certain subspecies of Rocky Lizards *Lacerta saxicola* Eversmann. *Bull. Ammenian SSR Academy of Zool. Sciences*, 5.V.1958 (1958).
- Gorman, G.: The chromosomes of the reptilia, a cytotaxonomic interpretation in: *Cytotaxonomy and Vertebrate Evolution*, Eds. Chiarelli und Capanna, E., pp. 349-424. (Academic Press, New York, 1973).
- Gorman, G.C. and Atkins, L.: Confirmation of an X-Y sex determining mechanism in Lizards (*Anolis*). *Copeia* 1968: 159-160 (1968).
- Hall, W.P.: Preliminary chromosome Studies of some Nevada Test Site Lizards. 45th ann. Meet. Amer. Soc. Ichthyol. Herpetol., Lawrence, Kansas (1965).
- Hinegardner, R.: Evolution of cellular DNA content in teleost fishes. *American Naturalist* 102: 517-523 (1968).
- Huang, C.C., Clark, H.F., and Gans, C.: Karyological studies on fifteen forms of Amphisbaenians (Amphisbaenia-Reptilia). *Chromosoma* 22(1): 1-15 (1967).
- Killebrew, F.C.: Mitotic Chromosomes of Turtles: 1. The Pelomedusidae. *Journal of Herpetology* 9(3): 281-285 (1975).
- King, M. and Hayman, D.: Seasonal Variation of Chiasma Frequency in *Phyllodactylus marmoratus* (Gray). (Gekkonidae-Reptilia). *Chromosoma* 69: 131-154 (1978).
- Kluge, A.G. and Eckhardt, M.J.: *Hemidactylus garnotii*, a triploid all-female species of gekkonid lizard. *Copeia* 4: 651-664 (1969).
- Kobel, H.R.: Heterochromosomen bei *Vipera berus* L. (Viperidae, Serpentes). *Experientia* 18: 173-174 (1962).
- Kurrle, R.: Gewebekultur bei Schildkröten. Erarbeitung von in vitro-Methoden für cytogenetische Fragestellungen. Diplomarbeit bei den Naturwiss. Fachbereichen der Johannes Gutenberg-Universität Mainz, April, 1977.
- Makino, S. and Momma, E.: An idiogram study of the chromosomes in some species of reptiles. *Cytologia* 15: 96-108 (1949).
- Matthey, R.: Chromosomes de reptiles: Sauriens, ophiidiens chéloniens. *Revue Suisse Zoologique* 38: 117-186 (1931).
- Matthey, R.: The chromosomes of the vertebrates. *Advances in Genetics* 4: 159-180 (1951).
- Morescalchi, A.: Karyology and vertebrate phylogeny. *Bolletino di Zoologia* 37: 1 (1970).
- Oguma, K.: Studies on Sauropsid Chromosomes. III. The chromosomes of the soft-shelled turtle *Amyda japonica* as additional proof of female heterogamety in the reptilia. *J. Genet.* 34(2): 247-264 (1937).
- Ohno, S.: Sex Chromosomes and Sex-linked Genes. *Monogr. Endocrinol.* 1 (Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York 1967).
- Ohno, S.: Evolution by Gene Duplication (Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York 1970).
- Olmo, E., Morescalchi, A., and Stingo, V.: DNA evolution in Reptiles. 7th International Chromosome Conference Oxford, August 26th-30th (1980).
- Olsen, M.W.: Avian parthenogenesis. U.S. Dept. of Agriculture, ARS-NE-65 (1975).
- Pieau, C.: Effects des variations therminiques sur la différenciation du sexe chez les vertébrés. *Bull. Soc. Zool.* 100: 67-76 (1975).

- Pennoek, L.A.: Triploidy in parthenogenetic species of the teiid lizard, genus *Cnemidophorus*. *Science* 149: 539-540 (1965).
- Pianka, E.R.: Reptilian Species Diversity in: *Biology of the Reptilia Vol 7*, Eds. C. Gans, D.W. Tinkle, pp.1-34 (Academic Press, London-New York, 1977).
- Ray-Chaudhuri, S.P., Singh, L., and Sharma, T.: Evolution of sex chromosomes and formation of W-chromatin in snakes. *Chromosoma* 33: 239-251 (1971).
- Ray-Chaudhuri, R.: Cytotaxonomy and Chromosome Evolution in Birds, in: *Cytotaxonomy and Vertebrate Evolution*, Eds. A.B. Chiarelli und E. Capanna, pp.425-483 (Academic Press, London-New York 1973).
- Risley, P.L.: The chromosomes of the male musk turtle, *Sternotherus odoratus* L.. *Cytologia* 7: 232-241 (1936).
- Sachsse, W.: Our knowledge in regard to breeding of Turtles. *Bull. Soc. Zool.* 101(4): 739-741 (1975).
- Sachsse, W. und Schmidt, A.A.: Nachzucht in der zweiten Generation von *Staurotypus salvinii* mit weiteren Beobachtungen zum Fortpflanzungsverhalten (Testudines, Kinosternidae). *Salamandra* 12(1): 5-16 (1976).
- Schmidt, M.: Chromosomendarstellungen aus embryonalen und postembryonalen Geweben von Schildkröten. Diplomarbeit bei den Naturwiss. Fachbereichen der Johannes Gutenberg-Universität Mainz, Juli (1976).
- Singh, L., Purdom, I.F., and Jones, K.W.: Satellite DNA and Evolution of Sex Chromosomes. *Chromosoma* 59: 43-62 (1976).
- Singh, L., Purdom, I.F., and Jones, K.W.: Behaviour of sex chromosome associated satellite DNA's in somatic and germ cells in snakes. *Chromosoma* 71(2): 167-181 (1979).
- Singh, L., Ray-Chaudhuri, S.P., Majumdar, K., Purdom, I.F., and Jones, K.W.: Sex specific chromosome polymorphisms in the common Indian krait, *Bungarus caeruleus* Schneider, (Ophidia, Elapidae). *Chromosoma* 73(1): 93-108 (1979).
- Sites, J.W., Bickham, J.W., and Haiduk, M.W.: Derived Chromosome in the Turtle Genus *Staurotypus*. *Science* 206: 1410-1412 (1979).
- Stock, A.D. and Mengden, G.A.: Chromosome banding pattern conservatism in birds and nonhomology of chromosome banding patterns between birds, turtles, snakes and amphibians. *Chromosoma* 50: 69-77 (1975).
- Takagi, N. and Sasaki, M.: A phylogenetic study of bird karyotypes. *Chromosoma* 46: 91-120 (1974).
- Uzzell, Th.: Meiotic mechanisms of naturally occurring unisexual vertebrates. *Amer. Natur.* 104(939): 433-445 (1970).
- Uzzell, T.M. and Darewskij, J.S.: Proof of hybrid origin of parthenogenetic species of the Caucasian rock lizards of the genus *Lacerta*. *J. Obshch. Biol.* 35(4): 553-561 (1974).
- Walker, A.D.: New light on the origin of birds and crocodiles. *Nature* 237: 257-263 (1972).
- Webb, J.E., Wallwork, J.A., and Elgood, J.H.: *Guide to Living Reptiles*. Life Sciences (MacMillan Press, London 1979/80).
- Wilson, A.C., Sarich, V.M., and Maxson, L.R.: The importance of gene rearrangement in evolution: Evidence from studies on rates of chromosomal protein and anatomical evolution. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 71: 3028-3030 (1974).
- Wright, J.W. and Lowe, C.H.: Weeds, polyploids, parthenogenesis and geographical and ecological distribution of all female species of *Cnemidophorus*. *Copeia* 1968: 128-138 (1968).
- Wylie, A.P., Veale, A.M.O., and Sands, V.E.: The chromosomes of the Tuatara. *Proc. Univ. Otago Med. School* 46: 22-23 (1968).
- Yntema, C.L.: Effects of incubation temperatures on sexual differentiation in the turtle, *Chelydra serpentina*. *J. Morphol.* 150: 453-461 (1976).

Adresse des Autors:

Prof. Dr. Walter Sachsse
Genetisches Institut der Universität Mainz
D-6500 Mainz