

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Lucie Buchbauerová

Evoluce pohlavních chromozomů a karyotypu u ještěřů skupiny
Laterata

Evolution of sex chromosomes and karyotypes in the lizard clade
Laterata

Bakalářská práce

Školitel: doc. Mgr. Lukáš Kratochvíl, Ph.D.

Konzultantka: RNDr. Martina Johnson Pokorná, Ph.D.

Praha, 2015

Poděkování

Velice děkuji Lukáši Kratochvílovi a Martině Johnson Pokorné za odborné vedení mé práce a za velkou ochotu, s jakou mi poskytovali cenné konzultace a rady. Dále děkuji svým rodičům a sestře za zázemí, které pro mě vždy znamenali. Chtěla bych vyjádřit velké díky také své babičce Emílii a svým kočkám Bety, Sazi, Kiki, Wifi, Mici a Genie za to, že pro mě vždy byly a budou inspirací a motivací ke studiu biologie a všeho živého. Nakonec, ale neméně děkuji Petrovi Jedelskému za to, že mě při tvorbě této práce každý den podporoval.

Prohlášení

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

V Praze dne 15. 5. 2014

Lucie Buchbauerová

ABSTRACT

The aim of this study was to summarize all what is known about the karyotype and about sex chromosomes in the lizard clade Laterata and to analyze this two gained datasets by means of a phylogeny. Karyotype represents a whole number of chromosomes in a cell and it is an important source of informations on how the genetic information in nucleus is organized and how it works along with the evolution. The Laterata clade consists of four big groups of squamate reptiles: Teiidae, Gymnophthalmidae, Amphisbaenia and Lacertidae. All the groups have a genotypic sex determination system (GSD) and some species within these clades possess sex chromosomes. If they are present, in Teiidae and Gymnophthalmidae it is the XY sex chromosome system which determines the sex of a specimen. On the other hand, in Amphisbaenia and Lacertidae it is the ZW system of sex determination. Sometimes the X1X1X2X2:X1X2Y or Z1Z1Z2Z2:Z1Z2W sex chromosome system occurs in Teiidae / Gymnophthalmidae or in Lacertidae, respectively.

The phylogenetical analysis was performed in Mesquite programme and the output from the analysis is a phylogenetical tree with two characters (number of chromosomes and the sex determination system) and the maximum parsimony counted for each of them. Then the interpretation was on the order and it is the main part of this study.

Key words: karyotype, sex chromosomes, phylogeny, reptiles, lizards

ABSTRAKT

Cílem této práce bylo shrnout dosavadní znalosti o karyotypu a pohlavních chromozomech u ještěřů skupiny Laterata a analyzovat získaná data pomocí fylogenetické analýzy. Karyotyp představuje soubor všech chromozomů v jádře buňky a jeho sledováním sledujeme i to, jak je v jádře genetická informace organizována a jak podléhá evoluci. Skupina Laterata obsahuje čtyři velké skupiny šupinatých plazů: Teiidae, Gymnophthalmidae, Amphisbaenia a Lacertidae. Všechny tyto skupiny mají geneticky určené pohlaví (GSD) a některé druhy mají rozeznatelné pohlavní chromozomy. Pokud jsou pohlavní chromozomy diverzifikovány (přítomny), u skupin Teiidae a Gymnophthalmidae jsou to XY, popřípadě neopohlavní chromozomy X1X1X2X2:X1X2Y. U skupin Amphisbaenia a Lacertidae určují pohlaví ZW pohlavní chromozomy, případně Z1Z1Z2Z2:Z1Z2W neopohlavní chromozomy.

Fylogenetická analýza byla provedena v programu Mesquite a výstup z této analýzy představuje fylogenetický strom se dvěma charaktery, přičemž pro každý z nich byla použita metoda maximální parsimonie, pomocí níž se ve stromě pro každou větev vypočítaly nejpravděpodobnější ancestrální stavy.

Klíčová slova: karyotyp, pohlavní chromozom, fylogeneze, plazi, ještěři

Obsah

1. ÚVOD	1
1.1. Cíle práce	2
2. VÝSLEDKY FYLOGENETICKÉ ANALÝZY	3
2.1. Karyotypy.....	3
2.2. Pohlavní chromozomy	12
3. ZÁVĚR	15
4. SEZNAM LITERATURY	16

1. ÚVOD

Laterata je skupina patřící do šupinatých plazů (Reptilia: Squamata). Zahrnuje čtyři velké skupiny: Teiidae, Gymnophthalmidae, Amphisbaenia a Lacertidae. Teiidae a Gymnophthalmidae jsou svým výskytem vázány na oblast Nového světa (jižní část Severní Ameriky, Střední Amerika, Jižní Amerika), zatímco Lacertidae se vyskytují primárně ve Starém světě (v Eurasii i Africe). Amphisbaenia mají centra rozšíření na ostrovech v oblasti jižní Severní a Střední Ameriky, na Pyrenejském poloostrově a protějším pobřeží Gibraltarského průlivu a dále v Jižní Americe a v Africe.

Zástupci všech těchto skupin (řádově v počtu několika stovek) jsou tedy společně jako skupina Laterata rozšíření prakticky kosmopolitně a zároveň se přizpůsobili širokému spektru podmínek - od pouštních habitatů až po deštné pralesy. Také mají nejrůznější strategie pro získávání potravy, ale vždy (až na naprosté výjimky) jsou to masožravci, popř. hmyzožravci. Z hlediska rozmnožování skupina Laterata zahrnuje převážně oviparní zástupce, viviparita se vyskytuje pouze u některých zástupců skupin Amphisbaenia a Lacertidae.

Teiidae a Gymnophthalmidae jsou sesterské fylogenetické linie. Podobně jsou sesterskými liniemi Amphisbaenia a Lacertidae. Zvláště umístění skupiny Amphisbaenia ve fylogenezi plazů bylo komplikované – na základě jejich morfologie mohli být řazeni jako sesterská linie skupin Gekkota, Scleroglossa, nebo například Scincoidea (Lee, 2004). Hlavně molekulární data přispěla k tomu, že se dnes považují za sesterskou skupinu ke kladu Lacertidae (Townsend et al., 2004; Vidal & Hedges, 2005). Vidal & Hedges, 2005 zároveň už používají termín Laterata jako jméno pro skupinu zahrnující Teiidae, Gymnophthalmidae, Amphisbaenia a Lacertidae. Skupina Laterata je podle práce Pyron et al., 2013 sesterská skupině Toxicofera, dohromady s ní tvoří skupinu Episquamata a řadí se do skupiny Squamata.

Ve své práci se zabývám karyotypy (karyotyp = soubor všech chromozomů v jádře buňky) zástupců skupiny Laterata. Primárně hodnotím počet metafázních chromozomů v karyotypu. U taxonů, které vykazují variabilitu v tomto počtu, se detailněji zabývám i morfologií chromozomů, která může ukazovat na to, jakým směrem evoluce karyotypu probíhala. Na morfologii chromozomů se projevují zejména fúze a zlomy, tzv. Robertsonovské přestavby. Podle pozice centromery na chromozomu je možné rozeznávat metacentrické, akrocentrické a telomerické chromozomy. Samozřejmě se často narazí i na různé „mezistupně“ – submetacentrické, subtelomerické chromozomy a podobně. Rozlišování mezi jednotlivými „stupni a mezistupni“ chromozomů se snadno stane subjektivní záležitostí a názor jednoho autora na to, jestli je chromozom metacentrický, nebo už submetacentrický, se může mírně lišit od názoru někoho jiného. Podle velikosti se chromozomy rozlišují na makrochromozomy (značené velkým M) a mikrochromozomy (mikrochromozomy jsou za účelem standardizace vyhodnocování karyotypů definovány jako chromozomy menší než jeden μm ; bývají značeny jako malé m).

V současné době existuje mnoho metod, kterými lze metafázní chromozomy vizualizovat. K prostému barvení (klasicky Giemsa-staining) se přidávají metody „proužkování“, které pomáhají objasnit nejen velikost a tvar chromozomů, ale také to, do jaké míry je chromozom heterochromatinizovaný (např. C-banding), nebo dokáží určit polohu NORs (nucleolar organizing regions) na chromozomu. V posledních letech dochází také k rozvoji metod molekulární cytogenetiky, jako jsou různé druhy fluorescenční in situ hybridizace, laserová mikrodisekce a další.

V rámci karyotypů se ve své práci zaměřím ještě konkrétně na pohlavní chromozomy. I když předeck všech plazů měl nejspíše pohlaví určované environmentálně, skupina Laterata už má ancestrálně určené pohlaví geneticky (Pokorná a Kratochvíl, 2008). Pohlavní chromozomy mohou být v karyotypu od sebe odlišitelné už podle morfologie anebo jsou homomorfní a k jejich identifikaci je potřeba použít například některou ze zmiňovaných metod jako je C-banding. Přímou ve skupině Laterata se nacházejí druhy jak s heterogametickými samicemi, tak s heterogametickými samci. U některých druhů se vyskytují takzvané neopohlavní chromozomy. Pokud má heterogametická samice nepohlavní chromozomy, tyto jsou nenáhodně segregovány při samičí meióze a působí, že poměr pohlaví potomků této samice bude nějakým směrem vychýlen – a proti takovému stavu bude působit selekce. Práce autorů Pokorná et al., 2014 postuluje názor, že v důsledku tohoto samičího meiotického tahu by se měly neopohlavní chromozomy dít nalézt častěji u druhů, u kterých jsou heterogametičtí samci.

1.1. Cíle práce

Tato práce má za cíl shromáždit literární data o karyotypech druhů ze skupiny Laterata a o jejich pohlavních chromozomech. Sledování evoluce karyotypu je zajímavé a důležité proto, že to znamená sledovat evoluci uspořádání genomu v buňce.

Získaná data o karyotypech a pohlavních chromozomech jsem pomocí programu Mesquite zapracovala do fylogenetického stromu. Metodou maximální parsimonie jsem v programu zjistila nejpravděpodobnější ancestrální stavy počtu chromozomů a nejpravděpodobnější ancestrální stavy určení pohlaví. Větvení jednotlivých linií jsem zpracovala podle toho, které vytvořili na základě mnoha molekulárních dat Pyron et al., 2013.

Do analýzy je zahrnuto celkem 209 druhů ještěřů ze skupiny Laterata. Výsledný fylogenetický strom (jednou pro počty chromozomů v karyotypu a jednou pro určení pohlaví) uvádím v příloze. Hlavní text se věnuje jeho popisu a diskuzi.

2. VÝSLEDKY FYLOGENETICKÉ ANALÝZY

2.1. Karyotypy

U skupiny *Laterata* je počet chromozomů známý pro 209 druhů. Pohlavní chromozomy jsou známy jen u zlomku těchto druhů (podobně jako u většiny ostatních linií šupinatých plazů – Pokorná & Kratochvíl, 2009). Probádanost jednotlivých linií skupiny *Laterata* se liší, odvíjí se i od toho, kolik je ve které linii popsáno druhů. Velká část cytologických dat byla získána okolo 70. a 80. let minulého století, kdy se jednalo převážně o klasické cytogenetické studie. Moderní metody molekulární cytogenetiky - například mapování mkrosatelitů (Pokorná et al., 2011) - se začínají používat až v současnosti a umožňují detailnější studium hlavně pohlavních chromozomů.

2.1.1. *Laterata*

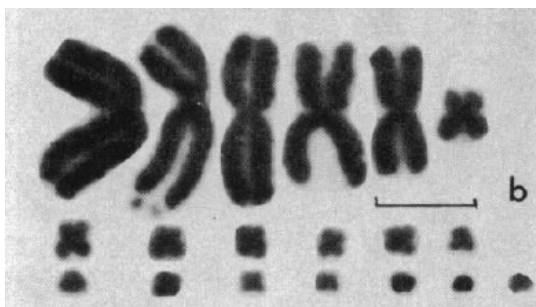
U společného předka celé skupiny *Laterata* zůstal ancestrální stav nevyřešený. Se stejnou pravděpodobností mohl mít předek skupiny *Laterata* karyotyp $2n = 38$, nebo $2n = 44$. Znamená to, že v další evoluci karyotypu zástupců skupiny hrály roli buď chromozomové přestavby, nebo redukce počtu chromozomů. Společný předek skupin *Teiidae* a *Gymnophthalmidae* měl buď $2n = 38$, nebo $2n = 44$, oba stavy jsou stejně pravděpodobné. Společný předek skupin *Lacertidae* a *Amphisbaenia* mohl být také se stejnou pravděpodobností buď $2n = 38$, nebo $2n = 44$.

2.1.1.1. *Teiidae*

Společný předek skupiny *Teiidae* má taktéž nevyřešený ancestrální stav – se stejnou pravděpodobností jím mohl být počet chromozomů $2n = 38$, $2n = 44$, $2n = 50$, nebo $2n = 54$. To je pravděpodobně způsobeno vyšší variabilitou v počtu chromozomů mezi jednotlivými druhy skupiny.

Tupinambinae

Pro skupinu *Tupinambinae* už je ancestrální stav počtu chromozomů jednoznačný, $2n = 38$. Zahrnutí zástupci mají vzájemně různý poměr počtu makrochromozomů a mikrochromozomů – mohly u nich tedy probíhat chromozomové přestavby (pravděpodobné u mikrochromozomů). K redukci rozhodně došlo u druhu *Crocodilurus amazonicus*, který má v diploidním karyotypu 34 chromozomů ($2n = 34$) a dále u druhu *Tupinambis teguixin*, $2n = 36$ (Gorman, 1970, De Smet, 1981). Tyto přestavby se nejspíše odehrály nezávisle na sobě. Na obrázku 1 je haploidní karyotyp druhu *Callopietes flavipunctatus* ($2n = 38$, Gorman, 1970).

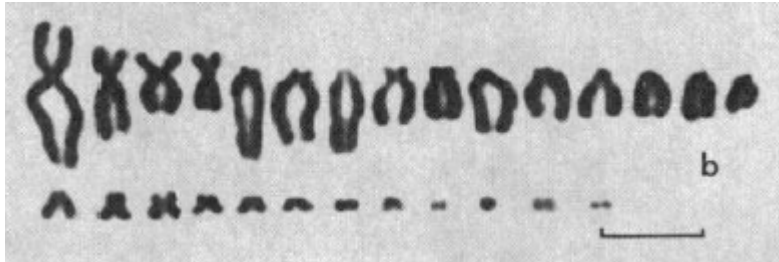


Obr. 1: Ukázka haploidního karyotypu typického pro skupinu *Tupinambinae*. *Callopietes flavipunctatus*, samice. Měřítka = 5 μm . 6 M + 13 m. Převzato z Gorman, 1970.

Teiinae

U společného předka skupiny Teiinae je situace stejná jako u předka všech druhů skupiny Teiidae. Možnosti jsou $2n = 38$, $2n = 44$, $2n = 50$, nebo $2n = 54$.

Bazální větev v této skupině představuje druh *Teius teyou*, s diploidním počtem chromozomů $2n = 54$. *Teius teyou* má chromozomy rozdělitelné do tří velikostních kategorií (používá se pro ně označení Set I, Set I, Set III) - dva velké metacentrické a šest velkých submetacentrických chromozomů v Setu I, dále 22 akrocentrických (středně velkých) chromozomů spadajících do Setu II a 24 mikrochromozomů (Gorman, 1970). Karyotyp tohoto druhu je na obrázku 2.



Obr. 2: Ukázka haploidního karyotypu druhu *Teius teyou*, samice. Měřítko = 5 μm . Převzato z Gorman, 1970.

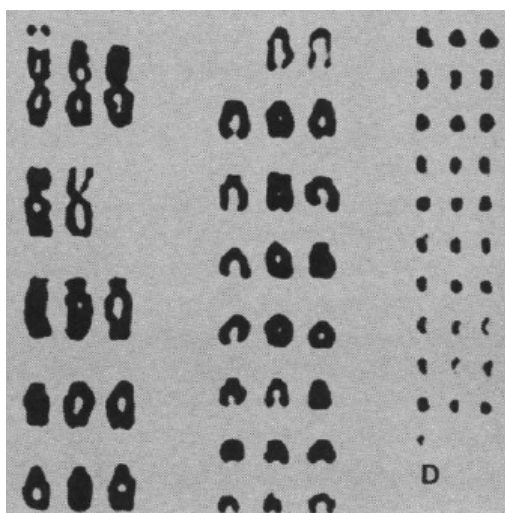
Ameiva ameiva má $2n = 50$, všechny chromozomy akrocentrické (dos Santos et al., 2007). Společný předek druhu *A. ameiva* a zbytku skupiny Teiidae už má určený karyotyp $2n = 50$.

Pro skupinu rodu *Kentropyx* společně s prvním zástupcem parafoyletického rodu *Cnemidophorus* (*C. ocellifer*) a druhy rodu *Ameivula* vychází jako ancestrální stav opět $n = 50$. U *A. nativo* ($n = 48$) a *A. littoralis* ($n = 46$) se jako u jediných z této skupiny objevují další evoluční změny v počtu chromozomů (Rocha et al., 1997, Peccini-Seale et al., 2004).

Druhá část parafoyletického rodu *Cnemidophorus* společně s druhem *Ameiva undulata* mají společný ancestrální stav karyotypu $n = 50$. Evoluční změna nastala u druhu *C. pseudolemniscatus* ($3n = 75$), který je triploidní a partenogenetický a zjevně má hybridní původ (Cole & Dessauer, 1993). A další výjimka je v této skupině druh *C. cryptus*, další partenogenetický druh, u kterého je $2n = 50$ nebo 48 – to může být důsledek intraspecifické variability, nebo některé metodické nesrovnalosti (Cole & Dessauer, 1993).

Klad složený ze zástupců rodu *Aspidoscelis* nemá vyřešený jediný ancestrální karyotyp. Se stejnou pravděpodobností mohl mít původně 46, 50, 68, nebo 52 chromozomů. V tomto kladu docházelo k velkému počtu evolučních změn, zástupci jsou často partenogenetičtí a vznikají jako druhy ze složité mezidruhové hybridizace (např. Cole & Dessauer, 1993). Zástupci ze skupiny *A. sexlineata* mají všichni $2n = 46$ (Lowe et al., 1970). Ve skupině okolo *A. inornata* (který má $2n = 46$, Lowe et al., 1970) mají druhy karyotyp velmi rozrůzněný. *A. uniparens* je partenogenetický hybrid se $3n = 69$ (Ward & Cole, 1986). *A. sonora* je taktéž partenogenetický hybrid se $3n = 70$. *A. neavesi* je zatím jediný známý (partenogenetický) tetrapod, který má čtyři sady chromosomů $4n = 91$ (Cole et al., 2014, Lutes et al., 2011). A partenogenetický hybrid *A. exsanguis* má $3n = 68-70$, přičemž tato intraspecifická variabilita je buď opravdu pozorovatelná, nebo může být výsledkem použití vždy různé metodiky (Pennock, 1965, Ward & Cole, 1986). Klad vedoucí ke skupině druhu *A. tessellata* má dobře rozlišený ancestrální karyotyp, $2n = 46$. Samotný druh *A. tessellata* pak ale vykazuje velkou variabilitu, kdy jeho diploidní (hybridní) karyotyp má hodnotu buď $2n = 46$, pokud je to populace, která nemá rozštěpený X chromozom,

nebo $2n = 47$, když je X chromosom rozštěpený na dva menší chromozomy (Taylor et al., 2003). *A. tessellata* má ale i triploidní partenogenetické populace se $3n = 69$ (Lowe et al., 1970, Pennock, 1965). Ve skupině druhů *A. tessellata* se od ancestrálního stavu odlišuje ještě *A. dixonii*, který má $2n = 46$ nebo 47 podle toho, jestli jeho X chromosom (3. největší chromozom v karyotypu) podstoupil centrické rozštěpení (Cole et al., 2007). *A. velox*, partenogenetický druh, má triploidní karyotyp $3n = 68$ (Pennock, 1965), obrázek 3. Linie, která se větví do dvou skupin, do skupin okolo druhu *A. deppei* a *A. tigris*, opět nemá rozřešený ancestrální stav karyotypu. Mohl jím být stav $2n = 46$, 50 nebo 52 . V první skupině okolo *A. deppei* mají druhy $2n = 44-52$ (Fritts, 1969, Manríquez-Morán et al., 2000; Lowe et al., 1970). Autoři se zde také někdy mírně lišili v počtu uvedených makro- a mikrochromozomů. Mezidruhová variabilita může být u těchto druhů způsobena jejich původem – při procesu hybridizace se zjevně snadno nějaký chromosom rozštěpí nebo zfúzuje. Ve druhé skupině okolo *A. tigris* mají druhy $2n = 52$ nebo $2n = 46$ (Robinson, 1973; Lowe et al., 1970; Ward & Cole, 1986; Cole, 1984; Cole et al., 1988; Manning et al., 2005; Pennock, 1965).



Obr. 3: Ukázka triploidního karyotypu partenogenetického druhu *Aspidoscelis velox*. Převzato z Pennock, 1965.

Poslední větev skupiny Teiidae představují zástupci opět z polyfyletických rodů *Ameiva* a *Cnemidophorus* a ze druhu *Dicrodon guttulatum*. Tato větev má dobře rozlišený ancestrální stav karyotypu $2n = 50$. Jediný druh, který se od tohoto původního svým karyotypem liší, je *D. guttulatum* se $2n = 56$ (Gorman, 1970).

2.1.1.2. Gymnophthalmidae

Ancestrální stav u skupiny Gymnophthalmidae je na základě výsledků analýzy $2n = 44$. V rámci nižších taxonomických skupin dochází k poměrně četným evolučním změnám.

Pro skupinu **Alopoglossinae** jsem v literatuře žádný karyotyp do svoji analýzy nenašla. Proto tato skupina (jinak figurující v Pyron et al., 2013) není v mém fylogenetickém stromě vůbec zastoupena.

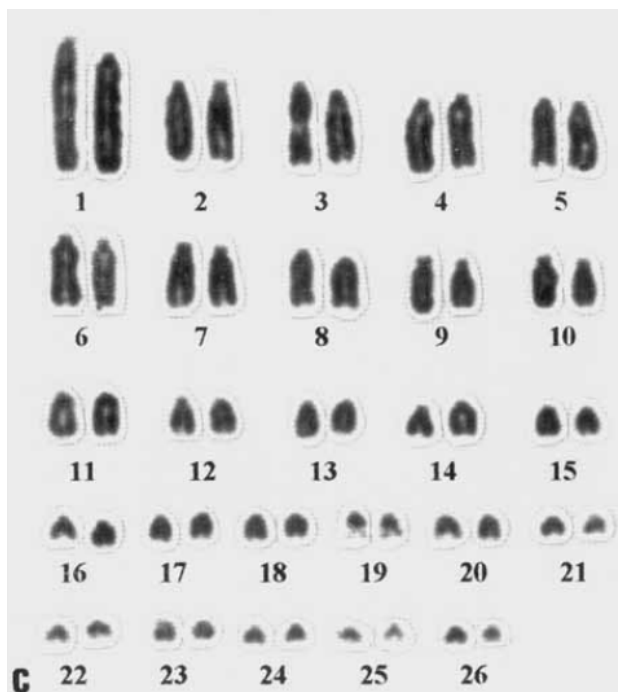
Skupinu **Cercosaurinae** zastupují v mojí práci dva druhy – *Pholidobolus montium* a *Anadia bitaeniata*, kteří oba mají karyotyp $2n = 46$ (Gorman, 1970), přičemž u *P. montium* není

jednoznačně určený počet mikrochromozomů. Nicméně na základě těchto dat zatím vychází pro skupinu Cercosaurinae jako ancestrální karyotyp $2n = 46$.

Ecleopinae

Tato skupina je v mé analýze zastoupena pěti druhy rodu *Leposoma* se známým karyotypem. *L. osvaldoi*, *L. ferreirai* a *L. guianense* mají karyotyp $2n = 44$ (Laguna et al., 2010, Pellegrino et al., 1999). U *L. percarinatum* kromě diploidní formy $2n = 44$ (Laguna et al., 2010) našli ještě Pellegrino et al., 2003 i triploidní formu karyotypu ($3n = 66$). *L. scincoides* má oproti ostatním zástupcům skupiny Ecleopinae zdatelně větší diploidní počet chromozomů ($2n = 52$, Pellegrino et al., 1999). Je tedy možné, že u tohoto druhu se na evoluci jeho karyotypu takto projevil rozpad některých chromozomů. U *L. scincoides* jako u jediného druhu této skupiny není možné přesně rozlišit jeho chromozomovou sadu na makro- a mikrochromozomy (obrázek 4).

U předka skupiny Ecleopinae se na základě těchto dat dá tvrdit, že měl karyotyp $2n = 44$.



Obr. 4: Ukázka diploidního karyotypu druhu *Leposoma scincoides* (samec). Převzato z Pellegrino et al., 1999.

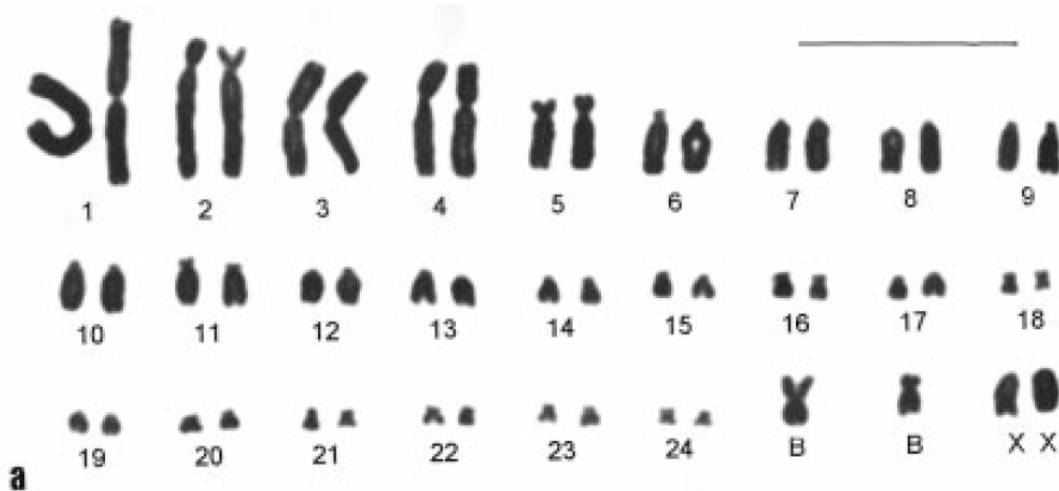
Ke skupinám **Bachiinae** a **Rhachisaurinae** opět nejsou žádná cytogenetická data.

Gymnophthalminae

Pro skupinu Gymnophthalmidae vychází ancestrální karyotyp $2n = 44$. Přesto počet chromozomů u druhů ve dvou ze tří hlavních linií je poměrně variabilní.

Tretioscincus oriximinensis má $2n = 42$ (Yonenaga-Yassuda et al., 2005). *Micrablepharus maximiliani* a *M. atticolus* mají oba $2n = 50-53$ (Yonenaga-Yassuda, 1999), jejich počty chromozomů mohou variovat mezi 50 a 53 kvůli přítomnosti B-chromozomů. Mohou se také vnitrodruhově lišit počtem jedno- a dvouramenných chromozomů. Karyotyp druhu *M. atticolus* je na obrázku 5. *Vanzosaura rubricauda*, *Procellosaurinus tetradactylus* a *P. erythrocerus* mají všichni $2n = 40$ (Yonenaga-Yassuda et al., 2005). *Nothobachia ablephara* má karyotyp $2n = 62-64$ (Pellegrino et al., 1999), tudíž u ní také existuje intraspecifická variabilita. U všech

třech druhů rodu *Calyptommatus* – *C. sinebrachiatus*, *C. nicterus* a *C. leiolepis* se vyskytují tzv. neopohlavní chromozomy (zatímco samec je heterogametické pohlaví). Samci mají vždy o jeden chromozom „méně“: $2n = 58$ (57) (Yonenaga-Yassuda et al., 2005). Z poslední větve skupiny Gymnophthalminae mají *Psilophthalmus paeminosus*, *Gymnophthalmus leucomystax*, *G. vanzoi*, *G. speciosus*, *G. cryptus* a *G. underwoodi* $2n = 44$ (Yonenaga-yassuda et al., 2005, Cole et al., 1993). *G. pleei* má $2n = 34$. Je tedy možné, že u tohoto druhu došlo ke chromozomovým fúzím. Napovídalo by tomu i to, že některé chromozomy v karyotypu tohoto druhu jsou dvouramenné (Cole et al., 1990).



Obr. 5: Ukázka diploidního karyotypu druhu *Micrablepharus atticolus* (samice). $2n = 52 + 2$ B-chromozomy. Měřítko = 10 µm. Převzato z Yonenaga-Yassuda & Rodrigues, 1999.

2.1.1.3. Amphisbaenia

Skupina Amphisbaenia má na základě mé analýzy nerozřešený ancestrální stav. Se stejnou pravděpodobností by předek této skupiny mohl mít karyotyp $2n = 32$, $2n = 36$, $2n = 38$, $2n = 44$, nebo $2n = 46$. V podstatě se jedná buď o karyotyp s menším počtem chromozomů (32, 36, 38), nebo s větším počtem chromozomů (44, 46). Buď tedy předek měl malý počet chromozomů, odštěpoval větve s modifikovaným karyotypem směrem k většímu počtu chromozomů, a nejodvozenější větve mají malý počet chromozomů sekundárně, nebo naopak – předek měl velký počet chromozomů, během evoluce docházelo u odštěpovaných linií ke změnám s tendencí k redukci počtu chromozomů, a větve „ohraničené“ z obou stran větve s malým počtem chromozomů mají velký počet sekundárně v důsledku chromozomových přestaveb. V této linii tedy došlo asi k 15 evolučním změnám.

Rhineuridae

Tato bazální linie skupiny Amphisbaenia je reprezentovaná druhem *Rhineura floridana*, který má diploidní počet chromozomů $2n = 44$ (Huang & Gans, 1971 in Gans, 1978; Huang et al., 1967 in Cole & Gans, 1987 – obě práce se mírně liší uváděným počtem makro- a mikrochromozomů).

Bipedidae

Ze skupiny Bipedidae jsou počty chromozomů známy u tří druhů. Těmi jsou *Bipes tridactylus* s diploidním karyotypem $2n = 46$ (Gans, 1978, Cole & Gans, 1987), *B. canaliculatus* s $2n = 46$

(Macgregor & Klosterman, 1979 in Cole & Gans, 1987) a *B. biporus* s $2n = 42$ (Cole & Gans, 1987, Macgregor & Klosterman, 1979 in Olmo, 1981, Gans, 1978).

Blanidae

Skupina Blanidae je v mé analýze reprezentovaná dvěma druhy se známými karyotypy, jimž jsou *Blanus cinereus*, $2n = 32$ (Huang et al., 1967 in Cole & Gans, 1987; Huang & Gans, 1971 in Gans, 1978) a *B. strauschi*, $2n = 32$ (Huang et al., 1967 in Cole & Gans, 1987; Huang & Gans, 1971 in Gans, 1978). V případě obou druhů se práce shodují i v počtu uváděných makrochromozomů (u obou druhů 12) a mikrochromozomů (u obou druhů 20).

Skupina **Cadeidae** doposud není reprezentována žádným druhem, který by měl známý karyotyp.

Trogonophiidae

Ve skupině Trogonophiidae jsou opět dva druhy se známým karyotypem: *Trogonophis wiegmanni*, $2n = 36$ (Huang et al., 1967 in Cole & Gans, 1987; Gorman, 1973 in Olmo, 1981; Huang & Gans, 1971 in Gans, 1978) – práce se shodují i v uváděném počtu makrochromozomů (12) a mikrochromozomů (24), a *Diplometopon zarudnyi* s $2n = 36$ (Huang et al., 1967 in Cole & Gans, 1987; Huang & Gans, 1971 in Gans, 1978), opět s rozdělením karyotypu na 12 makrochromozomů a 24 mikrochromozomů.

Amphisbaenidae

U této největší skupiny v rámci skupiny Amphisbaenia vychází jako ancestrální karyotyp $2n = 36$. Jednotlivé evoluční změny jsou patrné z výčtu jednotlivých karyotypů druhů v rámci nižších taxonomických skupin.

Pro linii zahrnující rody *Zygaspis*, *Cynisca* a *Chirindia* vychází ancestrální stav také $2n = 36$. Druhy *Z. violacea* i *Z. quadrifrons* mají oba $2n = 36$ (Huang et al., 1967 in Cole & Gans, 1987; Huang & Gans, 1971 in Cole & Gans, 1987, Huang & Gans, 1971 in Gans, 1978). Všechny práce se také u obou druhů shodují na počtu makrochromozomů (12) a mikrochromozomů (24). Linie zahrnující pouze rody *Cynisca* a *Chirindia* má jako ancestrální karyotyp $2n = 30-32$. Druh *C. leucura* má $2n = 30-32$ (Huang & Gans, 1971 in Cole & Gans, 1987; Huang & Gans, 1971 in Gans, 1978) s tím, že práce určuje počet makrochromozomů (12), ale nepodařilo se jednoznačně určit počet mikrochromozomů, kterých bylo vždy 18-20. To může naznačovat na intraspecifickou variabilitu v počtu mikrochromozomů u druhu *C. leucura*. Druh *Ch. langi* má $2n = 30-34$ (Huang & Gans, 1971 in Cole & Gans, 1987; Huang & Gans, 1971 in Gans, 1978), kde práce opět určuje počet makrochromozomů (12) a mění se počet mikrochromozomů od 18 do 22. Nakonec druh *Ch. swynnertoni* má opět $2n = 30-32$ (Huang & Gans, 1971 in Gans, 1978) s 12 makrochromozomy a 18-20 mikrochromozomy.

Druh *Mesobaena huebneri* s nejistým postavením na fylogenetickém stromě skupiny Amphisbaenidae má $2n = 46$ s 24 makrochromozomy a 22 mikrochromozomy (Cole & Gans, 1987).

Druh *Geocalamus acutus* má $2n = 38$ (Huang & Gans, 1971 in Cole & Gans, 1987; Huang & Gans, 1971 in Gans, 1978), práce určuje počet 14 makrochromozomů a 24 mikrochromozomů.

Monopeltis capensis, sesterský druh rodu *Amphisbaena*, má podle práce Huang & Gans, 1971 in Cole & Gans, 1987 a Huang & Gans, 1971 in Gans, 1978 diploidní karyotyp $2n = 34$ se 12 makrochromozomy a 22 mikrochromozomy.

Pro celý rod *Amphisbaena* je ancestrální stav $2n = 36$. *A. fuliginosa* má podle práce Huang & Gans, 1971 in Cole & Gans, 1987 a & Gans, 1971 in Gans, 1978 diploidní karyotyp $2n = 48$ sestávající z 22 makrochromozomů a 26 mikrochromozomů. *A. mertensii* má $2n = 40$ a 18 makro- a 22 mikrochromozomů (Soma et al., 1975; Hernando, 2005 in Falcione & Hernando, 2010). *A. innocens* a *A. hyporissor* mají $2n = 50$ (Cole & Gans, 1987; Huang & Gans, 1971 in Cole & Gans, 1987; Huang & Gans, 1971 in Gans, 1978), u obou druhů se také v těchto pracích shodují na počtu makrochromozomů (22) a mikrochromozomů (28). *A. vermicularis*, *A. bolivica* a *A. camura* mají $2n = 44$, u *A. vermicularis* je udán počet 22 makrochromozomů a 22 mikrochromozomů, u *A. bolivica* a *A. camura* 24 makro- a 20 mikrochromozomů (Bernischke & Hsu, 1973 in Cole & Gans, 1987; Becac et al., 1971 in Gans, 1978; Huang et al., 1967 in Cole & Gans, 1987; Huang & Gans, 1971 in Gans, 1978; Falcione & Hernando, 2010). *A. alba* má $2n = 38$, z toho 22 je M a 16 m (Huang & Gans, 1971 in Gans, 1978, Huang & Gans, 1971 in Cole & Gans, 1987). *A. microcephalum* má podle prací Huang et al., 1967 in Cole & Gans, 1987; Bernischke & Hsu, 1973 in Gans, 1978 a Becac et al., 1971 in Gans, 1978 diploidní karyotyp $2n = 32-34$, z čehož je pozorovatelná možná intraspecifická variabilita. *A. kingii* má $2n = 26$ (12 M a 14 m) (Huang & Gans, 1971 in Cole & Gans, 1987; Huang & Gans, 1971 in Gans, 1978). *A. darwini*, *A. hiata*, *A. heterozonata*, *A. trachura* a *A. angustifrons* mají $2n = 30$ (Hernando, 2005 in Falcione & Hernando, 2010; Huang et al., 1967 in Cole & Gans, 1987; Huang & Gans, 1971 in Gans, 1978). V těchto pracech se taktéž shodují výsledky počtů makro- a mikrochromozomů pro všechny tyto druhy (12 M a 18 m). U druhu *A. dubia* Beçak et al., 1972 in Falcione & Hernando, 2010, Beçak et al., 1972 in Cole & Gans, 1987, Beçak et al., 1972 in Gans, 1978 uvádí tkáňový polymorfismus v diploidním počtu chromozomů $2n = 25-28$, s nejistými počty makro- i mikrochromozomů (12-16 M, 10-16 m). *A. manni*, *A. xera*, *A. caeca* a *A. fenestrata* mají $2n = 36$ (Huang et al., 1967 in Cole & Gans, 1987; Huang & Gans, 1971 in Gans, 1978; Huang et al., 1967 in Falcione & Hernando, 2010). U všech těchto druhů se práce shodují i na počtu makro- a mikrochromozomů (12 M, 24 m). Konečně *A. ridlei* má $2n = 46$ (18 M a 28 m) (Laguna et al., 2010).



Obr. 6: Ukázka karyotypu druhu *Amphisbaena bolivica*. Převzato z Falcione & Hernando.

2.1.1.4. Lacertidae

Společný předek skupiny Lacertidae mohl mít karyotyp buď $2n = 38$, $2n = 40$, nebo $2n = 44$. Nižší úrovně taxonů mají rozřešené ancestrální stavy mnohem jednoznačněji.

Gallotiinae

Předek skupiny Gallotiinae mohl mít diploidní počet chromozomů buď $2n = 38$ nebo $2n = 40$. Kromě jednoho druhu mají všechny druhy z rodů *Psammodromus* a *Gallotia* zahrnuté v této analýze $2n = 40$ (De Smet, 1981; Olmo et al., 1990; Cobror, 1984; Cano et al., 1984; Olmo et al., 1986). Onu výjimku v rámci skupiny Gallotiinae představuje druh *P. hispanicus*, který má $2n = 38$ (Olmo et al., 1990). Zde se nabízí otázka, jak přesně k této odchylce došlo – pokud byl ancestrální karyotyp $2n = 38$, změnil se karyotyp u všech dceřinných větví s tím, že u jedné z nich došlo k sekundární redukci? Nebo byl ancestrální karyotyp $2n = 40$ a u jediné dceřinné větve došlo k redukci primárně?

Lacertinae

U předka všech druhů ve skupině Lacertinae vychází jako ancestrální stav $2n = 38$.

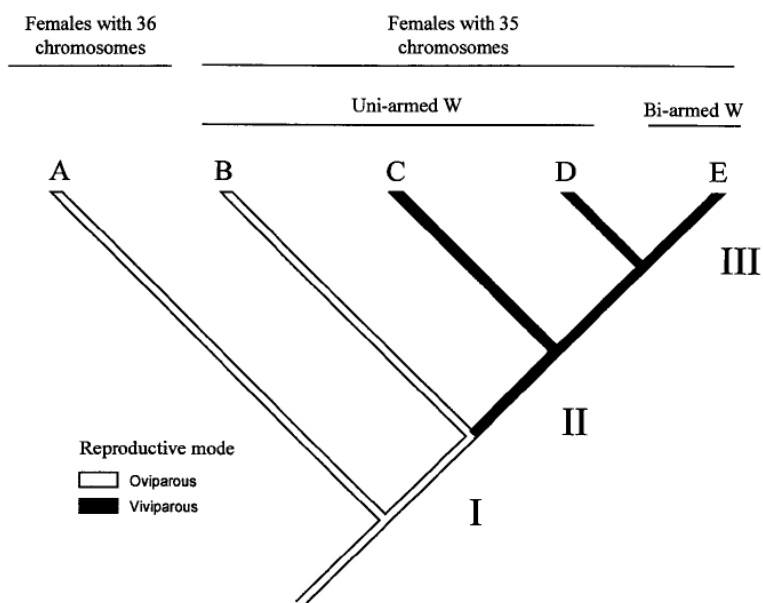
Ve větvi společné rodům *Heliobolus*, *Pedioplanis*, *Meroles*, *Eremias*, *Omanosaura*, *Mesalina*, *Ophisops* a *Acanthodactylus* se v rámci této analýzy nenajde ani jeden druh s karyotypem, který by se lišil od toho ancestrálního (Olmo et al., 1990; Arronet, 1973; Wang et al., 2014; Kupriyanova, 1994; Fritz et al., 1991; Gorman, 1969; De Smet, 1981).

Phoenicolacerta laevis, sesterský druh všem zbývajícím rodům ze skupiny Lacertinae, má $2n = 38$ i s klasickým rozdělením na 36 M a 2 m (Olmo et al., 1990; Gorman, 1969).

Pro větev vedoucí k rodům *Zootoca* a *Takydromus* je ancestrální stav karyotypu taktéž $2n = 38$. Od tohoto typu se liší karyotyp druhu *T. sexlineatus*, u kterého různé práce uvádí diploidní počty chromozomů od 38 do 42 (Olmo et al., 1984; Olmo et al., 1990; Olmo et al., 1986). V tomto případě je těžké vyhodnotit, zda jde v případě druhu *T. sexlineatus* ještě pořád o vnitrodruhovou variabilitu, nebo už o kryptické druhy.

Zvláštním případem i v rámci celé skupiny Lacertidae je druh *Zootoca vivipara*. Je to jeden z mála druhů této skupiny, který je schopný viviparie. Přesněji řečeno, v různých oblastech svého rozšíření má viviparní a oviparní populace (Surget-Groba et al., 2001; Kupriyanova et al., 2014, Odierna et al., 2001, Odierna et al., 1998). Zvláštností tohoto druhu dále je, že některé populace mají geneticky určené pohlaví pomocí ZW systému a obě pohlaví mají v tom případě shodný počet chromozomů ($2n = 36$), zatímco u jiných populací se vyvinuly neopohlavní chromozomy (vzniklé pravděpodobně fúzí W chromozomu s autozomem), což se projevuje tím, že samice v takových populacích mají o jeden chromozom méně ($2n = 35$) (De Smet, 1981; Chevalier et al., 1978; Olmo et al., 1990; Odierna et al., 2001; Odierna et al., 1998; Belcheva et al., 1986; Kupriyanova, 1990; Goux & Pasteur, 1986; Kupriyanova et al., 2003; Chevalier et al., 1979; Kupriyanova et al., 2008; Nogusa, 1953). Některé poddruhy - například *Z. vivipara vivipara* a *Z. vivipara carniolica* se už ani na kontaktních areálech nekříží (Cornetti et al., 2015). Surget-Groba et al., 2001 říkají, že *Z. vivipara* je dobrý modelový druh na zkoumání obecných evolučních a biogeografických otázek. Sami se v této práci zabývají i hlavními evolučními posuny, kterými druh prošel a říkají, že viviparita u druhu *Z. vivipara* vznikla pouze jednou. Dále se zabývají přesunem W pohlavního chromozomu na autozom a poté pericentrickou inverzí W chromozomu, čímž se z jednoramenného W stane dvouramenný (obrázek 7).

EVOLUTION OF VIVIPARITY IN *Lacerta vivipara*



Obr. 7.: I: přenos W chromozomu na autozom a vznik redukovaného počtu chromozomů v karyotypu samic, II: evoluce viviparity, III: pericentrická inverze na W chromozomu. Převzato ze Surget-Groba et al., 2001.

Na příkladu druhu *Z. vivipara* je vidět, jak dynamické mohou být změny v karyotypu. Zajímavé je vidět tyto změny probíhat v rámci jednoho široce rozšířeného druhu v kontrastu s tím, jak je zbytek skupiny Lacertidae (taktéž široce rozšířený) ohledně těchto změn karyotypu konzervativní (viz dále).

Předek linie vedoucí k rodům *Timon*, *Lacerta*, *Teira* a *Podarcis* měl $2n = 38$. Jedinou výjimkou jsou v této linii druhy *T. princeps*, *T. lepidus* a *T. pater*, které mají všechny $2n = 36$ (Olmo et al., 1990; De Smet, 1981; Matthey, 1939; Odierna et al., 1990; Mateo et al., 1999; Olmo et al., 1986). Všechny zbývající druhy této linie mají $2n = 38$, 36 makrochromozomů a 2 mikrochromozomy.

Druhy *Hellenolacerta graeca* a *Dalmatolacerta oxcephala* mají $2n = 38$ (Olmo et al., 1990; Gorman et al., 1970). U druhu *D. oxycephala* je také zaznamenáno pro zástupce skupiny Lacertinae typických 36 makrochromozomů a 2 mikrochromozomy, které dávají dohromady diploidní sadu chromozomů (Gorman et al., 1970).

Archaeolacerta bedriagae má diploidní karyotyp $2n = 38$, 36 makrochromozomů a 2 mikrochromozomy (Capula et al., 1982; Olmo et al., 1990).

Čtvrtou velkou odchylkou od ancestrálního karyotypu skupiny Lacertinae je celý klad obsahující druhy rodu *Iberolacerta*. *I. monticola*, *I. martinezricai*, *I. cyreni* a ještě i *I. horvathi* mají $2n = 36$ a postrádají mikrochromozomy (Odierna et al., 1996; Arribas & Odierna, 2004; Olmo et al., 1990; Rojo et al., 2013). U druhu *I. aurelioi* se liší počtem chromozomů samci a samice – samec má $2n = 26$, samice $2n = 25$. U druhu *I. aurelioi* se tedy setkáváme s neopohlavními chromozomy (Odierna et al., 1996). Druh *I. aranica* se vyznačuje karyotypem $2n = 26$ a stejně jako všechny ostatní druhy rodu *Iberolacerta* nemá ve své chromozomové sadě mikrochromozomy (Odierna et al., 1996). U druhu *I. bonnali* se setkáváme s analogickou

situaci jako u druhu *I. aurelioi*, samci mají $2n = 24$ a samice $2n = 23$ (opět je pohlaví určováno pomocí neopohlavních chromozomů) (Odierna et al., 1996).

Poslední odchylkou od ancestrálního karyotypu skupiny Lacertinae je karyotyp druhu *Parvilacerta parva*, který má $2n = 24$ (Olmo et al., 1990; Gorman, 1969).

Celý klad vedoucí k rodům *Algyroides* a *Darevskia* má ancestrální karyotyp $2n = 38$ a žádný druh řazený do tohoto kladu se známým karyotypem se od toho ancestrálního neliší (Olmo et al., 1990; Kupriyanova, 2010; Arronet, 1973; Darevsky et al., 1978).

2.2. Pohlavní chromozomy

2.2.1. Laterata

Geneticky určené pohlaví se vyskytuje u všech zástupců skupiny Laterata. Rekonstrukce ancestrálního stavu určení pohlaví prostřednictvím pohlavních chromozomů pro celou skupinu Laterata bohužel nebylo možné realizovat z důvodu omezeného objemu dat na toto téma, nicméně alespoň na nižších taxonomických úrovních se dá z mé fylogenetické analýzy vyčíst několik zajímavých věcí.

2.2.1.1. Teiidae

U skupiny Teiidae je heterogametické pohlaví samec (XY), homogametické jsou samice (XX). Takové určení pohlaví máme potvrzeno u druhu *Ameivula littoralis* (Peccini-Seale, 2004), u dvojice druhů *Aspidoscelis dixonii* (Cole et al., 2007) a *Aspidoscelis tessellata* (Taylor et al., 2003), a u trojice druhů *Aspidoscelis tigris* (Lowe et al., 1970; Cole et al., 1969), *Aspidoscelis neomexicana* (Manning et al., 2005) a *Aspidoscelis marmorata* (Cole et al., 1988). U druhů skupiny *A. tessellata* a u druhů skupiny *A. tigris* se v uvedených zdrojích diskutuje, že druhy vzniklé hybridizací pohlavní chromozomy získají vždy z některé z haploidních sad rodičovského druhu.

2.2.1.2. Gymnophthalmidae

Skupina Gymnophthalmidae je stejně jako její sesterská skupina Teiidae charakterizována heterogamií samce. Určení pohlaví prostřednictvím XY páru chromozomů známe u dvojice druhů *Micrablepharus maximiliani* a *Micrablepharus atticola* (Yonenaga-Yassuda et al., 1999), u druhu *Nothobachia ablephara* (Pellegrino et al., 1999) a u druhu *Gymnophthalmus pleei* (Cole et al., 1990).

V rámci skupiny Gymnophthalmidae máme případy také neopohlavních chromozomů, konkrétně u druhů *Calyptommatus sinebrachiatus*, *C. nicterus* a *C. leiolepis* (Yonenaga-Yassuda et al., 2005). U těchto druhů má samec chromozomovou sadu složenou z autozomů a pohlavních chromozomů X_1X_2Y , samice pak z autozomů a pohlavních chromozomů $X_1X_1X_2X_2$.

2.2.1.3. Amphisbaenia

Jediný druh ze skupiny Amphisbaenia, u kterého máme doposud záznam o pohlavních chromozomech, je *Bipes tridactylus* se systémem ZW určení pohlaví – heterogametická je zde samice (Cole & Gans, 1987).

2.2.1.4. Lacertidae

Ve skupině Lacertidae je pohlaví určováno systémem ZW, heterogametické jsou tedy samice, stejně jako u druhu *B. tridactylus* ze sesterské skupiny Amphisbaenia. K tomu, abychom mohli prohlásit, že takové určení pohlaví měli společný předek skupiny Lacertidae, ale zatím pořad nemáme dostatek dat.

U skupiny Gallotiinae víme, že druhy *Psammodromus algirus* a *Gallotia galloti* mají pohlaví určené systémem ZW (De Smet, 1981; Olmo et al., 1990).

Linie vedoucí k rodům *Heliobolus*, *Pedioplanis*, *Meroles*, *Eremias*, *Omanosaura*, *Mesalina*, *Ophisops* a *Acanthodactylus* má padesátiprocentní pravděpodobnost, že její předek měl pohlaví určené systémem ZW pohlavních chromozomů. Druhy této linie, u kterých je přítomen tento způsob určení pohlaví, jsou tyto: *Heliobolus lugubris* (Olmo et al., 1990), *Pedioplanis namaquensis* (Olmo et al., 1990), *Meroles cuneirostris* (Olmo et al., 1990), *Eremias velox* (Olmo et al., 1990), *Eremias arguta* (Olmo et al., 1990), *Eremias multiocellata* (Wang et al., 2014), *Mesalina olivieri* (Olmo et al., 1990; Gorman, 1969), *Ophisops elegans* (Olmo et al., 1990) a *Acanthodactylus erythrurus* (Olmo et al., 1990).

Zajímavý je klad vedoucí k rodům *Zootoca* a *Takydromus*. *Takydromus sexlineatus* má pohlaví určené systémem ZW pohlavních chromozomů (Olmo et al., 1990; Olmo et al., 1984; Olmo et al., 1986). U druhu *Zootoca vivipara* se vyskytují populace se systémem ZW, ale i populace s mnohačetnými pohlavními chromozomy (neopohlavními chromozomy), tedy populace, kde samec má 32 autosomů a $Z_1Z_1Z_2Z_2$ pohlavní chromozomy a samice 32 autozomů a Z_1Z_2W pohlavní chromozomy (Chevalier et al., 1978; Olmo et al., 1990; Odierna et al., 2001; Odierna et al., 1998; Belcheva et al., 1986; Kupriyanova, 1990; Goux & Pasteur, 1986; Kupriyanova et al., 2003; Chevalier et al., 1979; Kupriyanova et al., 2008). *Z. vivipara* je tak příkladem vnitrodruhové variability, která v rámci skupiny Laterata nemá obdoby (nebo takováto variabilita ještě nebyla u žádného jiného druhu odhalena).

Linie vedoucí k rodům *Timon*, *Lacerta*, *Teira* a *Podarcis* má padesátiprocentní pravděpodobnost, že její předek měl určené pohlaví prostřednictvím ZW systému pohlavních chromozomů. Druhy patřící do této větve, u kterých se ví, zda mají rozlišitelné pohlavní chromozomy, mají vždy ZW systém určení pohlaví. Jsou to: *Timon pater* (Olmo et al., 1990), *Lacerta viridis* (Olmo et al., 1990; De Smet, 1981; Olmo et al., 1986), *Lacerta trilineata* (Olmo et al., 1990; Gorman, 1969), *Lacerta agilis* (Olmo et al., 1990; De Smet, 1981; Srikulnath et al., 2014), *Lacerta strigata* (Olmo et al., 1990), *Teira perspicillata* (Olmo et al., 1990), *Teira dugesii* (Olmo et al., 1990), *Podarcis melisellensis* (Olmo et al., 1990; De Smet, 1981), *Podarcis tiliguerta* (Olmo et al., 1990), *Podarcis siculus* (Olmo et al., 1990; De Smet, 1981), *Podarcis muralis* (Olmo et al., 1990), *Podarcis wagleriana* (Olmo et al., 1990), *Podarcis erhardii* (Olmo et al., 1990; Belcheva et al., 1984).

Linie s rozřešeným ancestrálním systémem (ZW systém určování pohlaví jako ancestrální typ určování pohlaví) vede k rodu *Iberolacerta*. Druhy *I. monticola*, *I. cyreni* a *I. horvathi* mají všechny ZW pohlavní chromozomy (Olmo et al., 1990; Odierna et al., 1996; Rojo et al., 2013). Druhy *I. aurelioii* a *I. bonnali* mají od ZW systému odvozený systém neopohlavních chromozomů. Samci druhu *I. aurelioii* mají 22 autozomů a $Z_1Z_1Z_2Z_2$ pohlavní chromozomy, samice téhož druhu mají 22 autozomů a Z_1Z_2W pohlavní chromozomy (Odierna et al., 1996).

U druhu *I. bonnali* mají samci 20 autozomů a $Z_1Z_1Z_2Z_2$ pohlavní chromozomy, samice 20 autozomů a Z_1Z_2W pohlavní chromozomy (Odierna et al., 1996).

ZW systém určování pohlaví mají ve skupině Lacertinae ještě *Parvilacerta parva* (Olmo et al., 1990), *Darevskia chlorogaster* (Kupriyanova, 2010) a *Darevskia armeniaca* (Olmo et al., 1990; Kupriyanova, 2010).

3. ZÁVĚR

Karyotypy ve skupině Laterata vykazují zajímavé tendence. V rámci skupiny Teiidae vede největší počet evolučních změn k rodům *Aspidoscelis* a *Cnemidophorus*. V těchto skupinách není úplně vzácnost, když mezi sebou druhy všemožně hybridizují (a to i zpětně s rodičovskými druhy), tudíž není ani překvapivé, že největší přestavby v chromozomové sadě probíhají v rámci skupiny Teiidae právě u nich. Ve srovnání s těmito skupinami jsou ostatní linie skupiny Teiidae stabilnější. V rámci skupiny Gymnophthalmidae se největší počet evolučních událostí odehrává na cestě za rody *Calyptommatus* (druhy s neopohlavními chromozomy) a *Micrablepharus* (druhy s variabilním počtem B-chromozomů). U skupiny Amphisbaenia je těžké říct, které druhy podstupovaly sekundární změny v počtu chromozomů. Nejkonzervovanější stav je u skupiny Laceridae, kde proběhlo pouze šest nezávislých evolučních změn, zatímco všechny ostatní druhy zachovávají pořád stejný model. Nejzajímavější je dát do kontrastu celou rezervovanou skupinu Lacertidae a například jediný druh *Zootoca vivipara*, v rámci něhož už v současnosti nejspíše probíhá nová speciace.

Co se týče pohlavních chromozomů, analýza, kterou jsem prováděla, samozřejmě trpí nedostatkem dat. Nicméně dá se tvrdit, že i podle této analýzy nejsou plazi skupina, která by byla extrémně variabilní. Její variabilita je srovnatelná s ostatními velkými skupinami plazů (Pokorná & Kratochvíl, 2009). S prací Pokorná & Kratochvíl, 2009 souhlasí moje analýza i v tom, že větší fylogenetické skupiny mají často jednotný způsob určování pohlaví. Teiidae a Gymnophthalmidae (sesterské linie) mají obě heterogametické samce, zatímco Lacertidae se skupinou Amphisbaenia mají heterogametické samice. Ačkoli je objem dat o určení pohlaví pro tyto skupiny malý, z toho, co vyšlo v mé analýze, se dá tvrdit, že u skupiny Laterata neplatí teorie samičího meiotického tahu, protože neopohlavní ZW chromozomy se ve vzorku druhů pro tuto analýzu nevyskytují o nic méně často, než neopohlavní XY chromozomy.

4. SEZNAM LITERATURY

- Yonenaga-Yassuda Y, Rodrigues MT, Pellegrino KCM. 2005.** Chromosomal banding patterns in the eyelid-less microteiid lizard radiation: The X1X1X2X2:X1X2Y sex chromosome system in *Calyptommatus* and the karyotypes of *Psilophthalmus* and *Tretioscincus* (Squamata, Gymnophthalmidae). *Genetics and Molecular Biology*, Vol 28, 4: 700-709
- Cano J, Baez M, Lopez-Jurado LF, Ortega G. 1984.** Karyotype and chromosome structure in the lizard, *Gallotia galloti* in the Canary islands. *Journal of Herpetology*, Vol 18, 3: 344-346
- Kupriyanova L. 1990.** Cytogenetic studies in lacertid lizards. *Cytogenetics of Amphibians and Reptiles*. 242-245
- Gorman GC, Jovanović V, Nevo E, McCollum FC. 1970.** Conservative karyotypes among lizards of the genus *Lacerta* from the Adriatic islands. *Genetika*, Vol 2, 2: 149-154
- Belcheva RG, Ilieva HL, Beshkov VA. 1983.** Karyological investigations of the crimean lizard *Lacerta taurica taurica* Pall. (Reptilia, Lacertidae). *Comptes rendus de l'Académie bulgare des Sciences*, Vol 36, 7: 971-974
- Belcheva RG, Biserkov VY, Konstantinov GH, Ilieva HL, Beshkov VA. 1984.** Cytogenetic investigations of *Lacerta erhardi riveti* Chab. (Lacertidae, Reptilia). *Comptes rendus de l'Académie bulgare des Sciences*, Vol 37, 10: 1411-1413
- Ward OG, Cole CJ. 1986.** Nucleolar dominance in diploid and triploid parthogenetic lizards of hybrid origin. *Cytogenet Cell Genet*, 42: 177-182
- Gorman GC. 1970.** Chromosomes and the systematics of the family Teiidae (Sauria, Reptilia). *Copeia*, Vol 1970, 2: 230-245
- Belcheva RG, Biserkov VY, Ilieva HL, Beschkov VA, Petkov PM. 1986.** Karyological studies on *Lacerta vivipara* (Jacq.) collected in Bulgaria. *Cytologia*, 51: 567-570
- Odierna G, Aprea G, Arribas OJ, Kupriyanova L, Olmo E. 1998.** Progressive differentiation of the W sex-chromosome between oviparous and viviparous populations of *Zootoca vivipara* (Reptilia, Lacertidae). *Ital. J. Zool.*, 65: 295-302
- Odierna G, Heulin B, Guillaume C-P, Vorgin N, Aprea G, Capriglione T, Surget-Groba Y, Kupriyanova L. 2001.** Evolutionary and biogeographical implications of the karyological variations in the oviparous and viviparous forms of the lizard *Lacerta (Zootoca) vivipara*. *Ecography*, 24: 332-340
- Yang Y, Gao Z, Zhao E. 1989.** Karyotypic studies of *Sphenomorphus indicus* (Scincidae) and *Takydromus septentrionalis* (Lacertidae). *Chinese herpetological research*, Vol 2, 2: 55-59
- Goux JM, Pasteur G. 1986.** A sex-linked enzyme in a reptile - association with a recent centric fusion in the common lizard. *Genet Res Camb*, 48: 21-25
- Arronet VN. 1973.** Morphological changes of nuclear structures in the oogenesis of reptiles (Lacertidae, Agamidae). *Journal of herpetology*, Vol 7, 3: 163-193
- Cole ChJ. 1984.** Unisexual lizards. *Scientific American*, Vol 250, 1: 94-100
- Olmo E. 1981.** Evolution of genome size and DNA base composition in reptiles. *Genetica*, Vol 57, 1: 39-50
- Olmo E, Odierna G, Capriglione T, Cardone A. 1990.** DNA and chromosome evolution in lacertid lizards. *Cytogenetics of Amphibians and Reptiles*, 181-204

- Arribas OJ, Odierna G. 2004.** Karyological and osteological data supporting the specific status of *Iberolacerta (cyreni) martinezricai* (Arribas, 1996). *Amphibia-Reptilia*, 25: 359-367
- Bickham JW, McKinney ChO, Mathews MF. 1976.** Karyotypes of the parthenogenetic whiptail lizard *Cnemidophorus laredoensis* and its presumed parental species (Sauria: Teiidae). *Herpetologica*, Vol 32, 4: 395-399
- Neaves WB. 1971.** Tetraploidy in a hybrid lizard of the genus *Cnemidophorus* (Teiidae). *Breviora*, 381: 1-25
- Cole ChJ, Taylor HL, Baumann DP, Baumann P. 2014.** Neaves' whiptail lizard: the first known tetraploid parthenogenetic tetrapod (Reptilia: Squamata: Teiidae). *Breviora*, 539: 1-19
- Lutes AA, Baumann DP, Neaves WB, Baumann P. 2011.** Laboratory synthesis of an independently reproducing vertebrate species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108: 9910-9915
- Porter CA, Crombie RI, Baker RJ. 1989.** Karyotypes of five species of Cuban lizards. *Occasional papers the Museum Texas Tech University*, 130: 1-6
- Castiglia R, Annesi F, Bezerra AMR, García A, Flores-Villela O. 2010.** Cytotaxonomy and DNA taxonomy of lizards (Squamata, Sauria) from a tropical dry forest in the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve on the coast of Jalisco, Mexico. *Zootaxa*, 2508: 1-29
- Lowe ChH, Wright JW, Cole ChJ, Bezy RL. 1970.** Chromosomes and evolution of the species groups of *Cnemidophorus* (Reptilia: Teiidae). *Systematic Zoology*, Vol 19, 2: 128-141
- Reeder TW, Cole ChJ, Dessauer HC. 2002.** Phylogenetic relationships of whiptail lizards of the genus *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae): a test of monophyly, reevaluation of karyotypic evolution, and review of hybrid origins. *American Museum Novitates*, 3365: 1-64
- Cole ChJ, Lowe ChH, Wright JW. 1969.** Sex chromosomes in Teiid whiptail lizards (genus *Cnemidophorus*). *American Museum Novitates*, 2395: 1-14
- Cole ChJ, Dessauer HC, Barrowclough GF. 1988.** Hybrid origin of a unisexual species of whiptail lizard, *Cnemidophorus neomexicanus*, in western North America: new evidence and a review. *American Museum Novitates*, 2905: 1-38
- Cole ChJ, Dessauer HC, Townsend CR, Arnold MG. 1990.** Unisexual lizards of the genus *Gymnophthalmus* (Reptilia: Teiidae) in the Neotropics: genetics, origin, and systematics. *American Museum Novitates*, 2994: 1-29
- Cole ChJ, Dessauer HC, Markezich AL. 1993.** Missing link found: the second ancestor of *Gymnophthalmus underwoodi* (Squamata: Teiidae), a south american lizard of hybrid origin. *American Museum Novitates*, 3055: 1-13
- Cole ChJ, Dessauer HC. 1993.** Unisexual and bisexual whiptail lizards of the *Cnemidophorus lemniscatus* complex (Squamata: Teiidae) of the Guiana region, South America, with descriptions of new species. *American Museum Novitates*, 3081: 1-30
- Cole ChJ, Dessauer HC, Townsend CR, Arnold MG. 1995.** *Kentropyx borckiana* (Squamata: Teiidae): a unisexual lizard of hybrid origin in the Guiana region, South America. *American Museum Novitates*, 3145: 1-23
- Markezich AL, Cole ChJ, Dessauer HC. 1997.** The blue and green whiptail lizards (Squamata: Teiidae: *Cnemidophorus*) of the peninsula de Paraguana, Venezuela: systematics, ecology, descriptions of two new taxa, and relationships to whiptails of the Guianas. *American Museum Novitates*, 3207: 1-60

- Cole ChJ, Painter ChW, Dessauer HC, Taylor HL. 2007.** Hybridization between the endangered unisexual gray-checked whiptail lizard (*Aspidoscelis dixonii*) and the bisexual western whiptail lizard (*Aspidoscelis tigris*) in southwestern New Mexico. *American Museum Novitates*, 3555: 1-31
- Cole ChJ, Hardy LM, Dessauer HC, Taylor HL, Townsend CR. 2010.** Laboratory hybridization among North American whiptail lizards, including *Aspidoscelis inornata arizonae* x *A. tigris marmorata* (Squamata: Teiidae), ancestors of unisexual clones in nature. *American Museum Novitates*, 3698: 1-43
- Darevsky IS, Kupriyanova LA, Bakradze MA. 1978.** Occasional males and intersexes in parthenogenetic species of caucasian rock lizard (genus *Lacerta*). *Copeia*, 2: 201-207
- dos Santos RML, Pellegrino KCM, Rodrigues MT, Yonenaga-Yassuda Y. 2007.** Banding patterns and chromosomal evolution in five species of neotropical Teiinae lizards (Squamata: Teiidae). *Genetica*, 131: 231-240
- dos Santos RML, Rodrigues MT, Yonenaga-Yassuda Y, Pellegrino KCM. 2008.** Differential staining and microchromosomal variation in karyotypes of four Brazilian species of Tupinambinae lizards (Squamata: Teiidae). *Genetica*, 134: 261-266
- Falcione C, Hernando A. 2010.** A new karyotypic formula for the genus *Amphisbaena* (Squamata: Amphisbaenidae). *Phyllomedusa*, Vol 9, 1: 75-80
- Fritts TH. 1969.** The systematics of the parthenogenetic lizards of the *Cnemidophorus cozumela* complex. *Copeia*, Vol 1969, 3: 519-535
- Fritz B, Bischoff W, Fritz J-P. 1991.** Karyologische Untersuchungen an der Omaneidechse *Lacerta jayakari* Boulenger 1887. *Bonn. zool. Beitr.*, Vol 42, 1: 67-73
- Gans C. 1978.** The characteristics and affinities of the *Amphisbaenia*. *The zoological society of London*, 34: 347-416
- Gorman GC. 1969.** New chromosome data for 12 species of lacertid lizards. *Journal of herpetology*, Vol 3, 1/2: 49-54
- Hernando A. 1994.** Cariotipo y región organizadora del nucleolo en *Teius teyou* (Daudin, 1802) (Squamata: Teiidae). *Cuadernos de Herpetología*, Vol 8, 1: 87-89
- Kupriyanova L, Odierna G, Capriglione T, Olmo E, Aprea G.** Chromosomal changes and formation, subspeciation in the wideranged Euroasian species *Zootoca vivipara* (evolution, biogeography). In: Ananjeva N. and Tsinenko O. (eds.), *Herpetologica Petropolitana. Proc. of the 12th Ord. Gen.Meeting Soc. Eur. Herpetol., August 12 – 16, 2003, St. Petersburg, Russ. J. Herpetol.*, 12(Suppl.), pp.
- Chevalier M, Dufaure JP, Lecher P. 1979.** Cytogenetic study of several species of *Lacerta* (Lacertidae, Reptilia) with particular reference to sex chromosomes. *Genetica*, Vol 50, 1: 11-18
- Kupriyanova LA. 1994.** Structure, localization and stability of chromosomes in karyotype evolution in lizards of the Lacertidae family. *Russian Journal of Herpetology*, Vol 1, 2: 161-168
- Kupriyanova L, Kuksin A, Odierna G. 2008.** Karyotype, chromosome structure, reproductive modalities of three Southern Eurasian populations of the common lacertid lizard, *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787). *Acta Herpetologica*, Vol 3, 2: 99-106
- Kupriyanova L. 2010.** Cytogenetic and genetic trends in the evolution of unisexual lizards. *Cytogenetic and Genome Research*, 127: 273-279

- Laguna MM, Amaro RC, Mott T, Yonenaga-Yassuda Y, Rodrigues MT. 2010.** Karyological study of *Amphisbaena ridleyi* (Squamata, Amphisbaenidae), an endemic species of the Archipelago of Fernando de Noronha, Pernambuco, Brazil. *Genetics and Molecular Biology*, Vol 33, 1: 57-61
- Laguna MM, Rodrigues MT, dos Santos RML, Yonenaga-Yassuda Y, Ávila-Pires TCS, Hoogmoed MS, Pellegrino KCM. 2010.** Karyotypes of a cryptic diploid form of the unisexual *Leposoma percarinatum* (Squamata, Gymnophthalmidae) and the bisexual *Leposoma ferreirai* from the lower Rio Negro, Amazonian Brazil. *Journal of Herpetology*, Vol 44, 1: 153-157
- Manning GJ, Cole ChJ, Dessauer HC, Walker JM. 2005.** Hybridization between parthenogenetic lizards (*Aspidoscelis neomexicana*) and gonochoristic lizards (*Aspidoscelis sexlineata viridis*) in New Mexico: Ecological, morphological, cytological, and molecular context. *American Museum Novitates*, 3492: 1-56
- Manríquez-Morán NL, Vilagrán-Santa Cruz M, Méndez-De La Cruz FR. 2000.** Origin and evolution of the parthenogenetic lizards, *Cnemidophorus maslini* and *C. cozumela*. *Journal of Herpetology*, Vol 34, 4: 634-637
- Mateo JA, López-Jurado LF, Cano J, Guillaume CP. 1999.** Intraspecific variability in nucleolar organiser position in *Lacerta (Timon) lepida*. *Amphibia-Reptilia*, 20: 73-77
- Matthey R. 1939.** La loi de Robertson et la formule chromosomiale chez deux Lacertiens: *Lacerta ocellata* Daud., *Psammodromus hispanicus* Fitz. *Cytologia*, 10: 32-39
- Nogusa S. 1953.** A study of the chromosomes of some lizards, with special remarks on the m-chromosomes. *Cytologia* 18: 29-35
- Odierna G, Olmo E, Capriglione T, Caputo V. 1990.** Karyological differences between *Lacerta lepida* and *Lacerta pater*. *Journal of Herpetology*, Vol 24, 1: 97-99
- Olmo E, Odierna G, Capriglione T, Merciai BM. 1988.** Heterochromatin and genome composition in lacertid lizards. *Comp. Biochem. Physiol.*, Vol 89B, 1: 1-4
- Peccini-Seale D, Rocha CFD, Almeida TMB, Araújo AFB, De Sena MA. 2004.** Cytogenetics of the Brazilian whiptail lizard *Cnemidophorus littoralis* (Teiidae) from a restinga area (Barra de Maricá) in southeastern Brazil. *Braz. J. Biol.*, 64(3B): 661-667
- Pellegrino KCM, Rodrigues MT, Yonenaga-Yassuda Y. 1999.** Chromosomal evolution in the Brazilian lizards of genus *Leposoma* (Squamata, Gymnophthalmidae) from Amazon and Atlantic rain forests: banding patterns and FISH of telomeric sequences. *Hereditas*, 131: 15-21
- Pellegrino KCM, Rodrigues MT, Yonenaga-Yassuda Y. 2003.** Triploid karyotype of *Leposoma percarinatum* (Squamata, Gymnophthalmidae). *Journal of Herpetology*, Vol 37, 1: 197-199
- Pennock LA. 1965.** Triploidy in parthenogenetic species of the Teiid lizard, genus *Cnemidophorus*. *Science*, Vol 149, 3683: 539-540
- Porter CA, Hamilton MJ, Sites JW, Baker RJ. 1991.** Location of ribosomal DNA in chromosomes of Squamate reptiles: systematic and evolutionary implications. *Herpetologica*, Vol 47, 3: 271-280
- Robinson MD. 1973.** Chromosomes and systematics of the Baja California whiptail lizards *Cnemidophorus hyperythrus* and *C. ceralbensis* (Reptilia: Teiidae). *Systematic Zoology*, Vol 22, 1: 30-35
- Rocha CFD, Bergallo HG, Peccinini-Seale D. 1997.** Evidence of an unisexual population of the Brazilian whiptail lizard genus *Cnemidophorus* (Teiidae), with description of a new species. *Herpetologica*, Vol 53, 3: 374-382

- Rojo V, Giovannotti M, Naveira H, Nisi Cerioni P, González-Tizón AM, Caputo Barucchi V, Galán P, Olmo E, Martínez-Lage A. 2013.** Karyological characterization of the endemic Iberian lizard, *Iberolacerta monticola* (Squamata, Lacertidae): insights into sex chromosome evolution. *Cytogenetic and Genome Research*, 142: 28-39
- Srikulnath K, Matsubara K, Uno Y, Nishida Ch, Olsson M, Matsuda Y. 2014.** Identification of the linkage group of the Z sex chromosomes of the sand lizard (*Lacerta agilis*, Lacertidae) and elucidation of karyotype evolution in lacertid lizards. *Chromosoma*, 123: 563-575
- Taylor HL, Cole ChJ, Hardy LM, Dessauer HC, Townsend CR, Walker JM, Cordes JE. 2001.** Natural hybridization between the Teiid lizards *Cnemidophorus tessellatus* (parthenogenetic) and *C. tigris marmoratus* (bisexual): assessment of evolutionary alternatives. *American Museum Novitates*, 3345: 1-64
- Taylor HL, Cole ChJ, Dessauer HC, Parker ED Jr. 2003.** Congruent patterns of genetic and morphological variation in the parthenogenetic lizard *Aspidoscelis tessellata* (Squamata: Teiidae) and the origins of color pattern classes and genotypic clones in eastern New Mexico. *American Museum Novitates*, 3424: 1-40
- Walker JM, Abuhteba RM, Cordes JE. 1991.** Morphological and experimental verification of hybridization between all-female *Cnemidophorus laredoensis* B and gonochoristic *Cnemidophorus gularis* (Squamata: Teiidae). *Herpetologica*, Vol 47, 2: 152-164
- Cole ChJ, Hardy LM, Dessauer HC, Taylor HL, Townsend CR. 2010.** Laboratory hybridization among North American whiptail lizards, including *Aspidoscelis inornata arizonae* x *A. tigris marmorata* (Squamata: Teiidae), ancestors of unisexual clones in nature. *American Museum Novitates*, 3698: 1-43
- Olmo E, Odierna G, Cobror O. 1986.** C-band variability and phylogeny of Lacertidae. *Genetica*, 71: 63-74
- Pyron RA, Burbrink FT, Wiens JJ. 2013.** A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary biology*, 13:93
- Wang C, Tang X, Xin Y, Yue F, Yan X, Liu B, An B, Wang X, Chen Q. 2014.** Identification of sex chromosomes by means of comparative genomic hybridization in a lizard, *Eremias multiocellata*. *Zoological Science*, Vol 32, 2: 151-156
- Cornetti L, Belluardo F, Ghielmi S, Giovine G, Ficetola GF, Bertorelle G, Vernesi C, Hauffe HC. 2015.** Reproductive isolation between oviparous and viviparous lineages of the Eurasian common lizard *Zootoca vivipara* in a contact zone. *Biological Journal of the Linnean Society*, 114: 666-673
- Kupriyanova L, Niskanen M, Oksanen TA. 2014.** Karyotype dispersal of the common lizard *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823) in eastern and northeastern Fennoscandia. *Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica*, 90: 83-90
- Dallai R, Baroni Urbani C. 1967.** Fine resolution of the karyogram of *Lacerta sicula campestris* (De Betta). *Caryologia*, Vol 20, 4: 347-353
- Cole ChJ, Gans C. 1987.** Chromosomes of *Bipes*, *Mesobaena*, and other Amphisbaenians (Reptilia), with comments on their evolution. *American Museum Novitates*, 2869: 1-9
- Cobror NdiO, Chieffi CG. 1984.** The chromosome complement of some insular lacertid Lizards. *Acad. Naz. Dei Lincei*, Ser 8, Vol 76: 189-193
- Capula M, Nascetti G, Capanna E. 1982.** Chromosome uniformity in Lacertidae: new data on four Italian species. *Amphibia-Reptilia*, 3 (2): 207-212

- Chevalier M, Dufaure JP, Lecher P. 1979.** Cytogenetic study of several species of *Lacerta* (Lacertidae, Reptilia) with particular reference to sex chromosomes. *Genetica*, Vol 50: 11-18
- De Smet WHO. 1981.** Description of the orcein stained karyotypes of 36 lizard species (Lacertilia, Reptilia) belonging to the families Teiidae, Scincidae, Lacertidae, Cordylidae and Varanidae (Autarchoglossa). *Acta Zoologica et Pathologica Antverpiensia*, 76: 73-118
- Odierna G, Aprea G, Arribas OJ, Capriglione T, Caputo V, Olmo E. 1996.** The karyology of the Iberian rock lizards. *Herpetologica*, Vol 52, 4: 542-550
- Pokorná M, Kratochvíl L. 2009.** Phylogeny of sex-determining mechanisms in squamate reptiles: are sex chromosomes an evolutionary trap? *Zoological Journal of Linnean Society*, 156: 168-183
- Lee, MSY. 2005.** Squamate phylogeny, taxon sampling, and data congruence. *Organisms, Diversity & Evolution*, 5: 25-45
- Olmo E, Cobror O, Morescalchi A, Odierna G. 1984.** Homomorphic sex chromosomes in the Lacertid lizard *Takydromus sexlineatus*. *Heredity*, 53: 457-459
- Vidal N, Hedges SB. 2005.** The phylogeny of squamate reptiles (lizards, snakes, and amphisbaenians) inferred from nine nuclear protein-coding genes. *C.R.Biologies*, 328: 1000-1008
- Townsend TM, Larson A, Louis E, Macey JR. 2004.** Molecular phylogenetics of squamata: the position of snakes, amphisbaenians, and dibamids, and the root of the squamate tree. *Syst. Biol.*, Vol 53, 5: 735-757
- Montero R, Céspedes J. 2002.** New two-pored Amphisbaena (Squamata: Amphisbaenidae) from Argentina. *Copeia*, 3: 792-797
- Gans C. 2005.** Checklist and bibliography of the Amphisbaenia of the world. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 289: 1-130
- Rodrigues MT, Avila-Pires TCS. 2005.** New Lizard of the Genus *Leposoma* (Squamata, Gymnophthalmidae) from the Lower Rio Negro, Amazonas, Brazil. *Journal of Herpetology*, Vol 39, 4 :541-546
- Surget-Groba Y, Heulin B, Guillaume C-P, Thorpe RS, Kupriyanova L, Vogrin N, Maslak R, Mazzotti S, Venczel M, Ghira I, Odierna G, Leontyeva O, Monney JC, Smith N. 2001.** Intraspecific Phylogeography of *Lacerta vivipara* and the Evolution of Viviparity. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, Vol. 18, 3: 449–459
- Pokorná M, Altmanová M, Kratochvíl L. 2014.** Multiple sex chromosomes in the light of female meiotic drive in amniote vertebrates. *Chromosome Res*, 22 :35–44
- Pokorná M, Kratochvíl L, Kejnovský E. 2011.** Microsatellite distribution on sex chromosomes at different stages of heteromorphism and heterochromatinization in two lizard species (Squamata: Eublepharidae: *Coleonyx elegans* and Lacertidae: *Eremias velox*). *BMC Genetics*, 12:90

4.1. PŘEVZATÉ CITACE

Huang CC, Clak HF, Gans C. 1967. Karyological studies on fifteen forms of amphisbaenians (Amphisbaenia-Reptilia). *Chromosoma*, 22(1): 1-15

Huang CC, Gans C. 1971. The chromosomes of 14 species of amphisbaenians (Amphisbaenia, Reptilia). *Cytogenetics*, 10(1): 10-22

Macgregor H, Klosterman L. 1979. Observations on the cytology of *Bipes* (Amphisbaenia) with special reference to its lampbrush chromosomes. *Chromosoma*, 72(1): 67-87

Gorman GC. 1973. The chromosomes of the Reptilia, a cytotaxonomic interpretation. In: *Cytotaxonomy and vertebrate evolution*. Chiarell AB & Capanna E, eds. Academy Press, New York and London, pp. 349-424.

Soma M, Beçak ML & Beçak W. 1975. Estudio comparativo do contenido de DNA em 12 species de lacertilios. *Ciencia e Cultura*, 27: 1322-1328

Bernischke K, Hsu TC. 1973. *Chromosome atlas: fish, amphibians, reptiles and birds*. Vol. 2, New York: Springer-Verlag, xiv + 52 folios. (Vol. 2, Springer, Berlin Heidelberg New York)

Beçak ML, Beçak W, Denaro L. 1972. Chromosome polymorphism, geographical variation and karyotypes in Sauria. *Caryologia*, 25(3): 313-326

Lutes AA, Baumann DP, Neaves WB, Baumann P. 2011. Laboratory synthesis of an independently reproducing vertebrate species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108: 9910-9915

Matthey, R. 1933. Nouvelle contribution a l'etude des chromosomes chez les sauriens. *Rev. Suisse Zool.* 40:281-316.