

Indizien für natürliche Parthenogenese beim Helmbasilisken, *Basiliscus basiliscus* (Linnaeus 1758)

(Sauria : Iguanidae)

WOLFGANG BÖHME

Den Anstoß zu vorliegender Mitteilung gab die Anfrage eines Terrarianers: Herr KURT KRAUS, Gießen, berichtete dem Verfasser, daß er seit mehreren Jahren drei einzelne Weibchen von *B. basiliscus* halte, die in relativ kurzen Abständen sich gut entwickelnde Gelege produzierten. Zur Deutung dieses ungewöhnlichen Phänomens boten sich zwei Denkmöglichkeiten an:

1. Die nächstliegende Erklärung schien zu sein, daß hier eine Befruchtungsverzögerung vorläge, auch Amphigonia retardata genannt, wie sie von mehreren Reptilien bekannt geworden ist. Besonders von einigen Schlangen weiß man (Literaturübersicht bei GROVES 1973), daß weibliche Tiere lebendes Sperma bis zu mehreren Jahren speichern und befruchtungsfähig erhalten können. Bei Echsen waren Fälle von Amphigonia retardata zunächst nur von Chamäleons bekannt (ATSATT 1953, SAINT GIRONS 1962), bis die Arbeiten von CUELLAR (1966 a, b) zeigten, daß diese Erscheinung doch über mehrere Echsenfamilien verbreitet ist.

2. Als weitere, jedoch unwahrscheinlichere Erklärungsmöglichkeit war die Jungfernzeugung oder Parthenogenese in Betracht zu ziehen, die, erstmalig für den gesamten Wirbeltierstamm, bei einigen Echsenarten nachgewiesen worden war. In diesem Falle war jedoch zu postulieren, daß sämtliche Keime beziehungsweise geschlüpften Jungtiere wieder weiblich sein mußten.

Der sorgfältigen Aufmerksamkeit von Herrn KRAUS ist es zu verdanken, daß alle bei ihm kurz vor oder nach dem Schlupf abgestorbenen Basilisken sowie auch einige im Verlauf der Aufzucht eingegangene Jungtiere konserviert und in dankenswerter Weise der Herpetologischen Sammlung des Museums Alexander Koenig überlassen wurden (ZFMK 14 278 - 14 294, 16 036). Es sind insgesamt achtzehn Individuen, sämtlich weiblichen Geschlechts! Nachdem hierdurch schon die Annahme einer Amphigonia retardata so gut wie ausgeschlossen war (das Geschlechterverhältnis hätte in etwa ausgeglichen sein müssen), gewann die zweite Hypothese entscheidend an Wahrscheinlichkeit durch eine Information, die Herr KRAUS (in litt. 19. VIII. 1973) zusätzlich beisteuerte: Er hatte bei einer (heute nicht mehr existierenden) Tierhandlung einen männlichen und zwei weibliche Basilisken bestellt, die als „*Basiliscus vittatus*“ mit der Herkunftsangabe „Kolumbien“ angeboten worden waren. Geliefert wurden jedoch drei Weibchen. Auf seine Reklamation hin wurde Herr KRAUS vom Importeur dahingehend beschieden, daß diesmal, anscheinend zufällig, der gesamte Basilisken-Import nur aus Weibchen bestanden habe. Abgesehen davon, daß *B. vittatus* nicht in Kolum-

bien vorkommt, und die Tiere nach ihren Merkmalen (zum Beispiel ungekielte Ventralia) eindeutig zu *B. basiliscus* gehören, muß der Fänger ganz offenbar zufällig in eine „all female population“ gegriffen haben. Damit scheint fast sicher, daß die drei sich selbst reproduzierenden Weibchen tatsächlich aus einer parthenogenetischen Freilandpopulation, irgendwo in Kolumbien, stammen!

Obgleich die natürliche Parthenogenese bei Reptilien zu den aufregendsten Entdeckungen der neueren Herpetologie, ja Zoologie, gehört, und demzufolge ein umfangreiches spezielles Schrifttum existiert — ich hebe hier nur die Studie des Entdeckers (DAREWSKI & KULIKOWA 1961) sowie die zusammenfassenden Darstellungen von MASLIN (1971) und DAREWSKI (1974) hervor —, ist sie weiten Kreisen interessierter Laien bis heute fast unbekannt geblieben. Dies erfuhr der Verfasser aus zahlreichen Gesprächen mit Terrarianern, denen gegenüber er die hier besprochenen Basilisken erwähnte. In der Tat findet sich eine allgemein gehaltene Darstellung dieses fesselnden Sachverhalts in deutscher Sprache nur bei PETERS (1963), der einen ausgezeichneten Überblick über die Entdeckungen DAREWSKIS gibt. FREYSE & MÜLLER (1962), die einen experimentellen Beitrag leisteten, streifen die Thematik nur kurz. MERTENS (1968: 438) geht in einer die Ergebnisse DAREWSKIS referierenden Arbeit ebenfalls nur kurz auf das Phänomen Parthenogenese ein, während KLEMMER (1971: 303) es in seiner Lacertiden-Übersicht zwar auch erwähnt, aber nicht immer (im Falle der triploiden Bastarde) ganz korrekt wiedergibt. Es erscheint daher angebracht, an dieser Stelle und in dieser Zeitschrift einige Tatsachen zu rekapitulieren.

Bei vielen niederen Tieren (zum Beispiel manchen Rotatorien, Crustaceen, Insekten und anderen) ist ungeschlechtliche Vermehrung durch Parthenogenese seit langem bekannt. Es erregte jedoch in der Fachwelt großes Aufsehen, als der sowjetische Herpetologe I. S. DAREWSKI den Nachweis führte, daß manche Populationen der *Lacerta saxicola*-Gruppe aus dem Kaukasus-Gebiet sich parthenogenetisch fortpflanzen. Zwar war schon früheren Forschern aufgefallen, daß einigen dieser Formen Männchen zu fehlen schienen (LANTZ & CYRÉN 1936: 167), jedoch konnte diese Erscheinung erst viel später (DAREWSKI & KULIKOWA 1961), durch gründliche Freiland-, Labor- und cytologische Untersuchungen abgesichert, erklärt werden. Dabei stellte sich heraus, daß der Chromosomensatz dieser Tiere normal diploid ist und ameiotisch (durch Ausfall der Reduktionsteilung) an die Nachkommen weitergegeben werden kann. Diese männchenlosen Populationen wurden meist an der Peripherie der Areale von normal zweigeschlechtigen Formen festgestellt, so daß es mitunter zu einer Begattung parthenogenetischer Weibchen durch normale Männchen kommen konnte. Die sich hieraus ergebende, also hybride Nachkommenschaft besaß einen triploiden Chromosomensatz, wobei sich in der Regel nur weibliche Bastarde als lebensfähig erwiesen. Diese triploiden Weibchen neigten zu Großwüchsigkeit und waren stets steril; männliche Keime erlagen während der Inkubationszeit einem Lethalfaktor, begleitet von schweren Mißbildungen. In neuester Zeit (DAREWSKI, UZZELL, KUPRIANOWA & DANIELJAN 1973) wurden jedoch als extrem seltene Ausnahme auch lebensfähige, triploide Hybrid-Männchen festgestellt. Mißgebildete männliche Keime wurden aber auch in den rein parthenogenetischen Linien angetroffen, und zwar bei den verschiedenen Formen, oder Linien, in verschiedener Häufigkeit. Dies hat Bedeu-

tung für die Entstehungsursachen von Parthenogenese, worauf weiter unten noch eingegangen wird.

Wenig später wiederholten sich die Entdeckungen DAREWSKIS und seiner Mitarbeiter in ähnlicher Art und Weise bei der neuweltlichen Schwesterfamilie der Lacertiden, den Tejus. Bei der Gattung *Cnemidophorus* wurden (bei bisher dreizehn Formen) ganz ähnliche Verhältnisse gefunden (Übersicht bei MASLIN 1971, DAREWSKI 1974). Inzwischen sind Einzelfälle parthenogenetischer Vermehrung, oder aber der Verdacht auf eine solche, noch bei weiteren Echsenfamilien bekannt geworden. Nach der jüngsten Zusammenstellung unserer diesbezüglichen Kenntnisse durch DAREWSKI (1974: 337) sind dies, außer den vier *Lacerta*- und dreizehn *Cnemidophorus*-Formen, drei Geckos (*Hemidactylus garnotii*, *Lepidodactylus lugubris*, *Gehyra ogasawarasimae*), eine Agame (*Leiolepis triploida*), ein Chamäleon (*Brookesia spectrum boulengeri*), eine Nachtechse (*Lepidophyma flavimaculatum*) sowie zwei weitere Tejiden (*Gymnophthalmus underwoodi* und *Leposoma percarinatum*). Zu diesen allen kann somit hier das erste Iguanidenbeispiel hinzugefügt werden!

Es erhebt sich nun die Frage, ob der Modus der Parthenogenese unserer Basilisken mit dem von der *Lacerta saxicola*-Gruppe bekannten übereinstimmt. Bei manchen der eben zitierten Beispiele, wie *Hemidactylus garnotii*, *Leiolepis triploida* sowie einigen *Cnemidophorus*-Formen, ist die Jungfernzeugung nämlich mit einer Verdreifachung des Genoms gekoppelt, so daß wir es in manchen Fällen (*Leiolepis*) nach PETERS (1971: 89) mit einer spontan entstandenen Triploidie (Autotriploidie) zu tun haben, im Gegensatz etwa zu den oben erwähnten *Lacerta*-Hybriden, wo eine durch Bastardierung bedingte Allotriploidie vorliegt. Der Verfasser hatte zunächst geglaubt, daß bei den Basilisken der triploide, für *Leiolepis* typische Modus verwirklicht sei, und dies auch in einem Interview gegenüber dem Deutschen Pressedienst angedeutet, das von mehreren Tageszeitungen übernommen worden war. Diese Annahme mußte er jedoch revidieren, da es inzwischen möglich war, ein lebendes Jungtier der Gießener Zucht (ZFMK 16036) für die karyologische Untersuchung zu erhalten. Die Untersuchung des Karyotyps, in dankenswerter Weise durchgeführt von Herrn cand. ANDREAS RADBRUCH, Bonn, ergab die Zahl von $2n = 36$ (12 meta- und 24 akrozentrischen) Chromosomen. Damit erwies sich das Tier sowohl nach der Anzahl wie auch nach der Morphologie seiner Chromosomen als identisch mit einem vergleichsweise präparierten Helmbasilisken ebenfalls kolumbianischer Provenienz. Auf die karyologischen und genetischen Aspekte des Befundes werden Herr RADBRUCH und der Verfasser noch andernorts zurückkommen. Desgleichen muß die morphometrische Analyse der konservierten Jungtiereserie, bei der eine herabgesetzte Variabilität zu erwarten ist, ebenso wie die Auswertung der schon vorliegenden Daten zu Gelegegrößen, Schlupfraten etc. bis zum Eintreffen von mehr Vergleichsmaterial normaler zweigeschlechtiger Helmbasilisken zurückgestellt werden.

Als wichtigste Ursache für das Entstehen parthenogenetischer Fortpflanzung wird heute die Hybridisation angesehen, wofür DAREWSKI (1974) nach dem neuesten Stande Beispiele anführt. Bereits PETERS (1963) lieferte einen wichtigen Diskussionsbeitrag zu dieser Frage und kam zu dem Schluß, „daß eine natürliche Verbastardierung der entscheidende auslösende Faktor für das Entstehen der

Parthenogenese . . . war“. In diesem Zusammenhang führt er auch die berühmte *Lacerta „mixta“* an, die seit ihrer Entdeckung durch MEHELY allgemein für ein dauernd neu entstehendes Kreuzungsprodukt zwischen Formen der *L. saxicola*-Gruppe und *L. derjugini* angesehen wird. Männchen sind bei ihr eine große Seltenheit. Neuerdings wurde jedoch ihre Bastardnatur durch UZZELL & DAREWSKI (1971) wieder in Zweifel gezogen. Doch selbst, wenn *L. „mixta“* tatsächlich eine Hybrid„art“ ist, wäre sie heute nicht mehr, wie PETERS (1963: 260) meinte, das einzige Beispiel unter den Wirbeltieren, ist doch das Grünfroschproblem der *Rana „esculenta“*-Gruppe inzwischen zu großer Aktualität gelangt. Im selben Zusammenhang machte PETERS noch besonders auf folgenden Umstand aufmerksam: Die beiden parthenogenetischen Formen *L. dabli* und *rostombekovi*, die sehr begrenzte Areale haben, zeigen einen relativ hohen Prozentsatz verkrüppelter Männchen in ihren Gelegen. Der viel weiter verbreiteten *L. armeniaca* dagegen fehlen die mißgebildeten Männchen-Keime fast völlig. Dies ließ sich mit einem verschiedenen Alter dieser Formen und einer damit verbundenen unterschiedlichen genetischen Festigung dieser Fortpflanzungsart erklären. Hier haben nun neuere Befunde große Bedeutung, die DAREWSKI (1972: 347) an der Sammlung anatolischer Felseidechsen des Museums Koenig erarbeitete. Hier fanden sich bei einer weit westlich verschobenen *armeniaca*-Population in einer kleinen Serie zwei adulte Männchen, die den zweiten und dritten bislang überhaupt gemachten Männchen-Fund darstellen. Dies wirft neues Licht auf die geographische Entstehung der Parthenogenese.

Ein weiterer, das Entstehen von Jungfernzeugung begünstigender Faktor wurde darin gesehen, daß die betreffenden Populationen oft an der Peripherie der Areale ihrer Ausgangsformen, also unter ungünstigeren Bedingungen, leben (etwa im Hochgebirge). Diese Benachteiligung kann offenbar durch die stark gesteigerte Fortpflanzungsrate, die für diese Tiere typisch ist, kompensiert werden. Hier kann ein weiteres Indiz betreffs unserer Basilisken eingefügt werden, nämlich: „Die Weibchen . . . produzieren ein Gelege nach dem anderen und legen sich praktisch zu Tode“ (KRAUS, in litt. 19. VIII. 1973).

Von den taxonomisch arbeitenden Herpetologen wurden alle bisher bekannten männchenlosen Populationen wie echte Arten behandelt und dementsprechend binominal benannt. Theoretische Erörterungen hierüber finden sich vor allem bei MASLIN (1968) und PETERS (1971). Die früher als parthenogenetische Rassen von *Lacerta saxicola* (*armeniaca*, *rostombekovi*, *dabli*) angesehenen Formen wurden zu Arten erhoben, eine vierte (*unisexualis*) im Artrang beschrieben (DAREWSKI 1966). Die Begründung dafür lautete, daß diese als „Agamospecies“ bezeichneten Formen, die ja eigentlich reine Linien (Klone) darstellen, eigene Areale hätten, morphologisch unterscheidbar seien und selbständige, von ihren zweigeschlechtigen Ausgangsformen unabhängige Fortpflanzungseinheiten darstellten. Ebenso verfuhr man mit denjenigen Urodelen (Gattung *Ambystoma*), die sich gynogenetisch¹ fortpflanzen (UZZELL 1964, 1969). Diese Frage stellt sich natürlich auch für die Basilisken. Der Verfasser möchte jedoch auf eine artliche

¹ Bei der Gynogenese ist die Anwesenheit von Sperma für die Entwicklung des Eies erforderlich, ohne daß es jedoch zu einer Kernverschmelzung kommt.

Neubenennung verzichten, und zwar aus dem prinzipiellen Grunde, daß er die Einführung von Sonderkategorien, wie hier der Agamospecies, neben der biologischen Art nicht für zwingend notwendig hält. Schon allein dadurch, daß diese Formen gleichzeitig neben ihren Ausgangsformen leben, entsteht ein schwerer Widerspruch zum heutigen Konzept des phylogenetisch-biologischen Artbegriffes, den der Verfasser als die einzige überhaupt objektiv faßbare Kategorie des zoologischen Systems nicht eingeeengt sehen möchte. Er hält es daher mit dem Vorschlag von REMANE (1970: 373), „diese Nebengruppen, die durch abweichende Fortpflanzungsweise neben echten Arten stehen, als ‚generative Trabanten‘ neben die echte Art zu stellen, soweit diese zu ermitteln ist“.

Wie zu Beginn dieser Arbeit eingestanden, kennen wir den genauen Fundort unserer Basilisken innerhalb Kolumbiens nicht. Vielleicht erscheint nach den obigen Erörterungen die Suche nach einem Marginalbiotop, etwa im Hochgebirge, am sinnvollsten. Hier gibt DUNN (1944: 92) womöglich einen wertvollen Hinweis: Bei der Aufzählung kolumbianischer Fundorte von *B. basiliscus* nennt er eine Lokalität (San Gil de Soatá), die auf 2045 m Meereshöhe liegt. Das wäre möglicherweise ein Ansatz, um nicht ganz ungezielt suchen zu müssen. Zum Glück hat der Verfasser in Herrn Dr. F. KÖSTER, zur Zeit Santa Marta, Kolumbien, einen engagierten Helfer gefunden, der sich dieser mühevollen Aufgabe widmen will.

Doch es besteht noch eine weitere Möglichkeit, mehr Klarheit über unsere Basilisken zu erhalten: Inzwischen sind einige der Gießener Jungtiere soweit herangewachsen, daß in Kürze mit Eiablagen gerechnet werden darf. Wenn sich diese Eier auch nur ansatzweise entwickeln, sind die bisherigen Indizien durch einen direkten Beweis ersetzt. Es besteht also doppelte Hoffnung, abgesehen von den bereits erwähnten weiterführenden Plänen am bisherigen Material, auch künftig noch von diesen Basilisken Neues zu erfahren.

Der Verfasser legt größten Wert auf die Feststellung, daß hier mit Herrn KRAUS ein engagierter Terrarianer auf einen wissenschaftlich höchst bedeutsamen Befund aufmerksam gemacht hat, wofür ihm ganz besonderer Dank gebührt. Darüber hinaus unterstützte er die bisherige Auswertung durch zahlreiche Hinweise, schließlich sogar durch die verständnisvolle Übergabe eines lebenden Jungtieres für die karyologische Untersuchung.

Zusammenfassung

Drei in Gefangenschaft isoliert gehaltene Weibchen des Helmbasilisken (*Basiliscus basiliscus* L.) aus Kolumbien produzieren über mehrere Jahre hinweg fertile Gelege. Die verfügbaren Indizien (alle Jungtiere sind weiblich, die Muttertiere stammen aus einem männchenlosen Import, die Reproduktionsrate ist gesteigert) legen nahe, daß es sich hier um parthenogenetische Fortpflanzung handelt. Es ist dies der erste bekanntwerdende Fall für Leguane. Der Chromosomensatz der Tiere ist normal diploid ($2n = 36$).

Nach ausgewählten Literaturunterlagen wird ein kurzer Überblick über Parthenogenese bei Reptilien gegeben. Einige Hypothesen und nomenklatorische Probleme werden kritisch besprochen. Eine artliche Benennung von parthenogenetischen Formen, also auch der hier vorgestellten Basilisken, wird, einem Vorschlag von REMANE folgend, abgelehnt.

Summary

Three captive females of Columbian *Basiliscus basiliscus* (L.), kept in isolation, produce fertile eggs for several years. The circumstantial evidence (all hatchlings are females, the parental specimens came from a transport which lacked males, the reproduction rate is increased) supports the suggestion of a parthenogenetic mode of reproduction. This is the first example known from iguanids. The chromosomes of the animals are normal diploid ($2n=36$).

From selected literature parthenogenesis in reptiles is briefly reviewed. Some hypotheses and nomenclatorial problems are critically discussed. In accordance with a proposal by REMANE, the specific denomination of parthenogenetic forms, consequently also that of the basiliscs, is rejected.

Schriften

- ATSATT, S. R. (1953): Storage of sperm in the female chamaeleon *Microsaura pumila pumila*. — Copeia, 1953 (1): 59.
- CUELLAR, O. (1966 a): Delayed fertilization in the lizard *Uta stansburiana*. — Copeia, 1966 (3): 549-552.
- — — (1966 b): Oviducal anatomy and sperm storage structures in lizards. — J. Morph., 119: 7-20. Philadelphia.
- DAREWSKI, I. S. (1966): Natural parthenogenesis in a polymorphic group of Caucasian rock lizards related to *Lacerta saxicola* EVERS-MANN. — J. Ohio Herpetol. Soc., 5 (4): 115-152.
- — — (1972): Zur Verbreitung einiger Felseidechsen des Subgenus *Archaeolacerta* in der Türkei. — Bonn. zool. Beitr., 23 (4): 347-351. Bonn.
- — — (1974): Гибридизация и партеногенез как факторы видообразования у пресмыкающихся. — Trudi zool. Inst. Akad. Nauk SSSR, 53: 335-348. Leningrad.
- DAREWSKI, I. S. & KULIKOWA, W. N. (1961): Natürliche Parthenogenese in der polymorphen Gruppe der kaukasischen Felseidechse (*Lacerta saxicola* EVERS-MANN). — Zool. Jb. Syst., 89: 119-176. Jena.
- DAREWSKI, I. S., UZZELL, T., KUPRIANOWA, L. A. & DANIELJAN, F. D. (1973): Гибридные триплоидные самцы у симпатрических популяциях партеногенетических и обоеполюх widow скальных ящериц рода *Lacerta* L. — Bjull. Mosk. isp. prirod. biol., 78 (1): 48-58. Moskwa.
- DUNN, E. R. (1944): Los generos de anfibios y reptiles de Colombia. II. Segunda parte: Reptiles, orden de las saurias. — Calsasia, 3: 73-110. Bogotá.
- FREYSE, K. & MÜLLER, G. (1962): Die Parthenogenese bei *Lacerta saxicola armeniaca* MEHELY 1909. — Zool. Garten, N. F., 26 (3/6): 348. Leipzig.
- GROVES, J. D. (1973): Delayed fertilization in the snake *Boiga dendrophila*. — Herpetologica, 29 (1): 20-22. Lawrence.
- KLEMMER, K. (1971): Die Echten Eidechsen. — In: GRZIMEKS Tierleben, 6: 285-307. München, Zürich.
- LANTZ, L. A. & CYRÉN, O. (1936): Contribution à la connaissance de *Lacerta saxicola* EVERS-MANN. — Bull. Soc. zool. France, 61: 159-181. Paris.

- MASLIN, T. P. (1968): Taxonomic problems in parthenogenetic vertebrates. — Syst. Zool., 17 (3): 219-231.
- — — (1971): Parthenogenesis in reptiles. — Amer. Zoologist, 14 (2): 361-398.
- MERTENS, R. (1968): Neuere Untersuchungen über die Felseneidechsen des Kaukasus. — Senk. biol., 49 (6): 437-441. Frankfurt am Main.
- PETERS, G. (1963): Fortpflanzung ohne Männchen. — Wissensch. u. Fortschr., 13 (6): 257-260. Berlin.
- — — (1971): Die intragenerischen Gruppen und die Phylogese der Schmetterlingsagamen (Agamidae: *Leiolepis*). — Zool. Jb. Syst., 98: 11-130. Jena.
- REMANE, A. (1970): Objektive Gruppen der Systematik und das MONARDSche Prinzip. — Faun.-ökol. Mitt., 3 (11/12): 373-377. Kiel.
- SAINT GIRONS, J. (1962): Présence de réceptacles séminaux chez les caméléons. — Beaufortia, 9: 165-172. Amsterdam.
- UZZELL, T. (1964): Relations of the diploid and triploid species of the *Ambystoma jeffersonianum* complex. — Copeia, 1964 (2): 257-300.
- — — (1969): Unisexual species of salamanders. — Discovery, 4 (2): 99-108.
- UZZELL, T. & DAREWSKI, I. S. (1971): Electrophoretic examination of *Lacerta mixta*, a possible hybrid species. — J. Herpetol., 7 (1): 11-15.

Verfasser: Dr. WOLFGANG BÖHME, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, 53 Bonn, Adenauerallee 150-164.