



Moeder zijn zonder ooit een man gezien te hebben (Parthenogenese bij hagedissen)

Ingezonden: juni 1982

RINUS OTTE
Kerkstraat 30
1941 GD
Beverwijk

INLEIDING

Toen ik enige tijd geleden te weten kwam dat bij hagedissen parthenogenese voorkomt, realiseerde ik me dat dit een aardig onderwerp zou kunnen zijn voor een artikel in *Lacerta*. Er is al vrij veel onderzoek over dit onderwerp gedaan. Mij ontbreekt de tijd om alle bestaande literatuur op dit gebied op te speuren, te lezen en alle aspecten te bespreken. Daarom beperk ik me tot die onderwerpen die mij voor terrariumhouders het interessantst lijken. Ik baseer mijn informatie vooral op de artikelen van MASLIN (1971) en CUELLAR (1977).

Ik heb geen enkele terrariumervaring met de hier genoemde zich parthenogenetisch voortplantende hagedissen en ook ben ik geen expert op het gebied van deze bijzondere vorm van voortplanting, zodat elke kritiek of aanvulling zeer welkom is.

PARTHENOGENESE

De meest bekende vorm van voortplanting is die waarbij een mannelijke zaadcel versmelt met een vrouwelijke eicel. Dit proces, waarbij ook de kernen der beide cellen versmelten, wordt de bevruchting genoemd en vormt tevens voor de eicel het startsein voor de ontwikkeling van het ei. Bij de meeste dieren, waaronder de mens, is een individu of mannelijk of vrouwelijk, zodat er voor een bevruchting twee dieren van verschillend geslacht benodigd zijn.

Er zijn nog andere vormen van voortplanting, maar ik noem deze, omdat het bij reptielen en amfibieën de meest voorkomende is.

Hagedissen die zich op de hierboven beschreven wijze voortplanten zal ik verder 'normale' hagedissen noemen.

Parthenogenese is een bijzondere vorm van voortplanting waarbij de eicel zich

ontwikkelt tot een volledig nieuw individu, zonder dat bevruchting heeft plaatsgevonden. Er treedt dus geen versmelting van zaadcel met eicel op. Hagedissen, die zich aldus, zonder bevruchting, voortplanten zal ik verder 'parthenogenetische' hagedissen noemen.

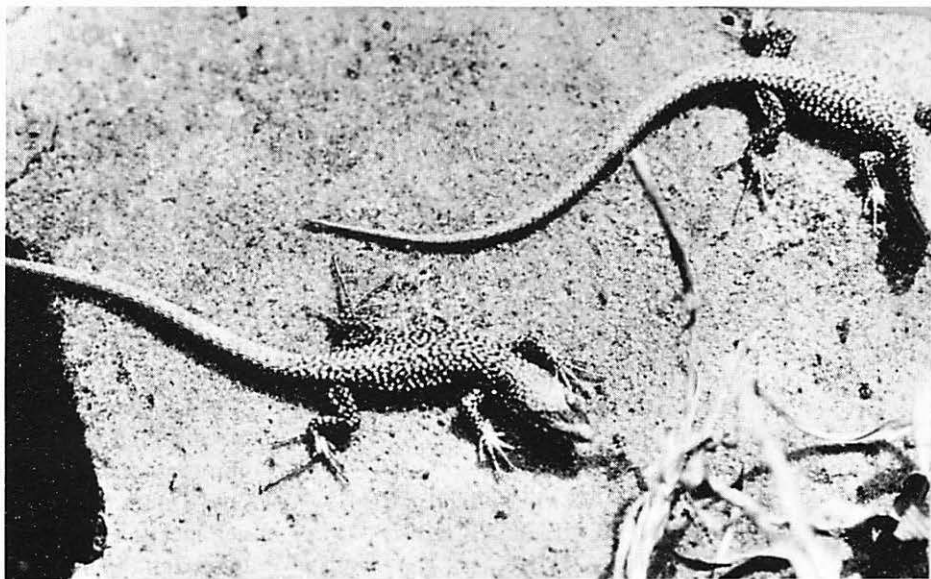
Men zou geneigd zijn te denken dat bij dieren waarbij parthenogenese voorkomt de mannetjes overbodig zijn. Dit hoeft echter niet altijd waar te zijn, waarover later meer.

Behalve bij vele microorganismen, insecten (b.v. wandelende tak, bladluis, bij), rondwormen en gelede wormen is parthenogenese ook aangetoond bij gewervelde dieren: beenvissen (*Poecilia*, *Poeciliopsis*), salamanders (*Ambystoma*) en een aantal hagedissen (zie tabel 1).

PARTHENOGENESE BIJ HAGEDISSEN

Zo rond 1930 viel het verschillende onderzoekers op, dat zij van bepaalde soorten hagedissen uitsluitend vrouwtjes vonden. Dit bleek o.a. het geval te zijn bij de gekko *Hemidactylus garnotti*. Bij andere soorten, bv. *Lacerta armeniaca*, vond men wel mannetjes, maar de verhouding mannetjes/vrouwtjes (sexratio) bedroeg 1/1000. Bij een zo scheve verhouding zouden de mannetjes nauwelijks een bijdrage in de voortplanting kunnen leveren. Dit hoeft echter niet per se het voorkomen van parthenogenese te bewijzen. MASLIN (1971) haalt een observatie van DUELMAN (1960) aan die bericht dat mannetjes van *Cnemidophorus costatus zweifeli* doodgaan na langdurige droogte. Zou men na zo'n massale sterfte van mannetjes de sexratio bepalen en bv. een waarde van 1/1000 vinden, dan zou men makkelijk de (foutieve)

Lacerta unisexualis, jongen.
Foto:
LANGERWERF.



conclusie kunnen trekken dat men hier met een parthenogenetische populatie te maken heeft. Het is ook mogelijk dat één mannetje verschillende vrouwtjes bevrucht. Er is nog een verschijnsel dat, samen met hierboven genoemde, een dergelijk scheve verhouding der seksen zou kunnen verklaren.

Het is bekend dat de vrouwtjes van sommige dieren, waaronder reptielen, een spermareservoir hebben, waarin na de paring sperma wordt opgeslagen. Er hoeft dan niet direct een bevruchting plaats te vinden. De bevruchting(en) kunnen lange tijd na de paring plaatsvinden. Uit eigen ervaring heb ik aanwijzingen dat een dergelijk reservoir bij *Anolis cybotes* aanwezig is, waarbij een bevruchting nog ca. vier maanden na de laatste paring kan plaatsvinden. In GRZIMEK (1973) vond ik een aanwijzing dat het vrouwtje van de slang *Agkistrodon halys* een spermareservoir heeft, waardoor nog na drie jaar bevruchting kan optreden. Iets dergelijks zou ook gelden voor sommige ratelslangen. Tenslotte hoorde ik dat spermaplag ook schijnt voor te komen bij schildpadden van het geslacht *Cuora* (MUDDE, pers. med.). Tot zover het gevaar van verkeerde conclusies betreffende het

voorkomen van parthenogenese aan de hand van een extreem scheve verhouding der seksen.

Om te bewijzen dat er werkelijk sprake is van parthenogenese startte DAREVSKI in september 1956 een experiment met *Lacerta armeniaca*. Daartoe had hij 30 vrouwtjes verzameld, waarvan er 15 nog niet geslachtsrijp waren. Deze werden in een hok in de buitenlucht geplaatst, buiten het bereik van eventueel aanwezige mannetjes. Na overwintering werden door de overgebleven dieren, waaronder een aantal van de oorspronkelijk nog niet geslachtsrijpe exemplaren, eieren gelegd. Eind augustus 1956 kwamen hieruit 56 jongen, het waren allemaal vrouwtjes. Dit experiment werd later door FREISE & MULLER herhaald en bevestigd. Ook heeft DAREVSKI in 1963 een kleine populatie bestaande uit 120 vrouwtjes van *Lacerta saxicola* overgebracht van Armenië naar een geschikt lijkende biotoop in de Oekraïne. In dit gebied kwam *Lacerta saxicola* van nature niet voor.

Na twee generaties, allemaal vrouwtjes, leek de kolonisatie succesvol te zijn verlopen. Er moet hier dus wel sprake zijn van parthenogenetische voortplanting (MÄSLIN, 1971).

In tabel 1 wordt een opsomming gegeven van hagedissen waarvan wordt vermeld dat zij zich parthenogenetisch kunnen voortplanten. Het hoeft niet zo te zijn dat de hier genoemde soorten zich uitsluitend parthenogenetisch voortplanten. *Cnemidophorus lemniscatus* heeft bijvoorbeeld een veel groter verspreidingsgebied dan het in de tabel genoemde. In het grootste deel van zijn verspreidingsgebied plant de soort zich normaal voort, langs de Amazone-rivier komen echter populaties voor die zich parthenogenetisch voortplanten.

DE ROL VAN MANNETJES BIJ PARTHENOGENETISCHE VOORTPLANTING

Hoewel van sommige soorten geen en van andere weinig mannetjes gevonden zijn, wil dit nog niet zeggen dat mannetjes geen enkele rol zouden kunnen spelen. Er werd al opgemerkt dat een aantal soorten beide typen van voortplanting kennen.

Bij salamanders (*Ambystoma*) en vissen (*Poecilia*, *Poeciliopsis*) komt een speciale vorm van parthenogenese voor die wellicht ook bij hagedissen aangetroffen zou kunnen worden, de zgn. gynogenese. Bij gynogenese vindt wel degelijk een paring plaats, de zaadcel prikt de eicel wel aan maar er vindt geen versmelting van celmateriaal plaats. Hoewel er dus geen bevruchting optreedt, wordt aan de eicel wel het startsein tot verdere ontwikkeling gegeven. Ook langs experimentele weg is het wel gelukt een eicel een kunstmatig startsein te geven door deze aan te prikken met een heel fijn naaldje (of ook wel langs chemische weg; red.).

Overigens hoeft de paring niet te geschieden met een mannetje van dezelfde soort, het kan ook met een dier van een nauwverwante soort (MAYNARD SMITH, 1978). Het is dus mogelijk dat er hagedissen zijn die zich weliswaar parthenogenetisch voortplanten maar die voor het startsein van de ei-ontwikkeling toch afhankelijk zijn van een al of niet soort-

vreemde mannelijke zaadcel. Of gynogenese al is aangetoond bij hagedissen is mij niet bekend, d.w.z. ik heb er geen literatuur over kunnen vinden.

ERFELIJKE EIGENSCHAPPEN EN PARTHENOGENESE

In het algemeen bevat de kern van iedere cel van een hoger organisme een aantal chromosomen. Deze structuren bevatten in chemische code de biologische informatie over alle eigenschappen en functies van elk onderdeel van het organisme. Normaal gesproken is het totaal aantal chromosomen een even getal. Dat komt omdat elk chromosoom een 'dubbelganger' heeft. Een dergelijk paar bestaat uit twee zgn. homologe chromosomen, die elk de informatie over dezelfde eigenschappen en functies bevatten maar toch in uitwerking kunnen verschillen. Zo kan bijvoorbeeld op de ene helft van het chromosomenpaar bloedgroep A gecodeerd staan terwijl op het andere, homologe, chromosoom bloedgroep B is gecodeerd. Het aantal paren chromosomen wordt n genoemd, in totaal bevinden er zich in de kern van elke cel dus $2n$ chromosomen. Het aantal chromosomen ($2n$) verschilt per soort, het basisprincipe is echter hetzelfde. De mens bijvoorbeeld bezit per celkern 23 chromosomenparen ($2n=46$), 23 chromosomen zijn afkomstig van de moeder en de 23 homologe chromosomen komen van de vader.

Bij een normale celdeling (mitose) worden alle chromosomen verdubbeld, waarbij de copieën eerlijk verdeeld worden over beide dochtercellen, waardoor deze het oorspronkelijke chromosomenaantal van $2n$ dus hebben behouden.

Bij de vorming van geslachtsellen (eicellen en zaadcellen) vindt een speciale celdeling plaats, de reductiedeling (meiose). Bij deze celdeling vindt vooraf geen verdubbeling van de chromosomen plaats, de homologe chromosomenparen worden gescheiden, de ene helft gaat naar de ene dochtercel, de andere (homologe) helft

naar de andere.

Elke dochtercel bevat dan slechts de helft (n) van het aantal chromosomen van de moedercel, maar de informatie over alle eigenschappen en functies van het organisme is toch in zijn geheel aanwezig, zij het in enkelvoud.

(De hierboven geschetste voorstelling van de celdeling is sterk vereenvoudigd, en daardoor niet geheel correct, weergegeven. In het gegeven verband wilde ik echter niet dieper op de celdeling ingaan om de zaak niet nodeloos ingewikkeld te maken).

Bij de versmelting van eicel en zaadcel (bevruchting), die elk n chromosomen bevatten, wordt het oorspronkelijke aantal 2n chromosomen hersteld: $n + n = 2n$. Bij parthenogenetische hagedissen vindt geen bevruchting plaats en zou het aantal chromosomen bij de nakomelingen steeds kleiner worden, immers het aantal zou tijdens de reductiedeling gehalveerd worden maar niet weer hersteld door een bevruchting. Het is duidelijk dat dit niet lang goed kan gaan, want het minimum aantal chromosomen dat alle informatie voor het functioneren van een organisme bevat bedraagt n. Met minder dan n chromosomen gaat het niet. Het is lang een raadsel geweest en verschillende theorieën zijn bedacht. De volgende lijkt echter, wat betreft hagedissen, de juiste te zijn.

In de cel waaruit de eicellen ontstaan wordt het aantal chromosomen vóór de reductiedeling verdubbeld (premeiotische verdubbeling), het totaal aantal chromosomen per celkern bedraagt dan dus 4n.

Daarna vindt de reductiedeling plaats waarbij de dochtercellen elk 2n chromosomen bevatten. Uit een dochtercel ontwikkelt zich dan direkt, zonder versmelting met de kern van een zaadcel, een individu dat in alle cellen het normale aantal van 2n chromosomen bezit. (MAYNARD SMITH, 1978).

Uit het volgende mag blijken dat dit een zeer vereenvoudigde weergave van de werkelijkheid is. Parthenogenetische

hagedissen zijn vaak niet diploid (2n chromosomen per cel), maar triploid (3n chromosomen). Hoe deze triploidie ontstaat is nog niet geheel bekend. Op grond van het feit dat een populatie hagedissen triploid is, veronderstelt men tegenwoordig zelfs zonder preciezere gegevens al dat deze zich parthenogenetisch voortplant.

Overigens zijn er ook organismen, vooral micro-organismen, die zich parthenogenetisch voortplanten en slechts haploid zijn (n chromosomen per cel).

OECOLOGIE VAN PARTHENOGENETISCHE HAGEDISSEN

Het is moeilijk om heel algemeen iets te zeggen over de oecologie van parthenogenetische hagedissen. *Cnemidophorus*-soorten komen vooral voor in hete woestijngebieden, terwijl de genoemde *Lacerta*-soorten in het, vaak koele, hooggebergte voorkomen.

Toch zijn er in grote lijnen wel overeenkomsten. De informatie in dit hoofdstukje heb ik voornamelijk ontleend aan CUELLAR (1977). Opvallend is dat deze hagedissen vaak voorkomen in min of meer geïsoleerde biotopen, waarin vaak in korte tijd grote milieuveranderingen kunnen optreden. Dergelijke plaatsen zijn eilanden, open plekken of juist zeer dicht begroeide plekken in het regenwoud, hete woestijnen, en dergelijke. Dat deze hagedissen juist op die plaatsen voorkomen wordt mogelijk door de volgende theorie verklaard.

Men gaat ervan uit dat populaties van normale hagedissen over het algemeen bevoordeeld zijn t.o.v parthenogenetische populaties.

Normale populaties zouden, doordat steeds weer menging optreedt van de erfelijke eigenschappen (van vader en moeder), meer variatie in eigenschappen hebben. Met andere woorden: een verandering in het milieu hoeft voor de populatie geen desastreuze gevolgen te hebben, er zijn altijd wel een paar individuen bij die

juist de goede eigenschappen bezitten om de veranderde situatie te overleven en aldus het voortbestaan van de populatie te garanderen. Een parthenogenetische populatie daarentegen kan in principe afkomstig zijn van één individu. Daardoor hebben alle hagedissen uit die populatie genoeg dezelfde eigenschappen. Een verandering in het milieu die dodelijk is voor één individu of die bijvoorbeeld de voortplanting van zo'n dier remt, heeft dat negatieve effect dan in principe op alle dieren van de populatie. Hierin zit dus het

nadeel van de parthenogenetische voortplanting; men neemt aan dat normale populaties 'meer kunnen hebben' dan parthenogenetische. Er is echter ook een keerzijde.

Bij beide vormen van voortplanting is een minimum tijd per jaar nodig om de 'cirkel' rond te maken. Bij parthenogenetische hagedissen is die tijd nodig voor het leggen van eieren, het uitkomen ervan en de ontwikkeling van de jongen tot geslachtsrijpe dieren. Datzelfde geldt natuurlijk voor normale hagedissen, maar die hebben meer tijd nodig. Er moet ook nog een partner gezocht worden en een paring plaatsvinden, pas daarna kunnen de eieren tot ontwikkeling komen. De minimumtijd voor het bereiken van de volgende generatie is bij parthenogenetische hagedissen dus korter. Hierin ligt de verklaring voor het voorkomen van deze dieren op moeilijke plaatsen als bijvoorbeeld het hooggebergte. Hier zijn de zomers over het algemeen kort. Het is nu denkbaar dat de zomerperiode daar te kort is voor een normale populatie hagedissen om een volgende generatie te krijgen, terwijl een parthenogenetische soort daar wel net genoeg tijd voor zou hebben. Op deze wijze zou het voorkomen van parthenogenetische *Lacerta*-soorten in Armenië kunnen worden verklaard.

Een dergelijk verhaal gaat op voor *Cnemidophorus lemniscatus*, waarvan langs de Amazone parthenogenetische populaties voorkomen. Op die plaatsen treedt de Amazone regelmatig buiten haar oevers, grote gebieden worden dan overstroomd. Hierdoor worden de meeste dieren uit die populatie gedood. De enkele dieren echter die overblijven kunnen de populatie in korte tijd weer opbouwen vóór de volgende overstrooming.

In de woestijnen is juist de wat vochtiger periode, noodzakelijk voor de ontwikkeling van de eieren, bijzonder kort maar mogelijk net lang genoeg voor parthenogenetische hagedissen.

Het voorkomen van parthenogenetische

Enkele soorten parthenogenetische hagedissen.

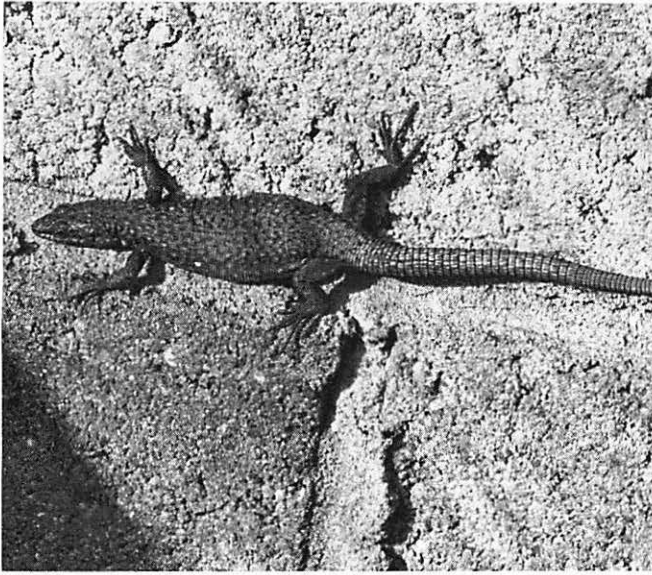
Familie	Soort	Leefgebied	(Bron)
Tejidae	<i>Gymnophthalmus underwoodii</i>	Trinidad, Barbados	(4)
	<i>Cnemidophorus cozumela</i>	Yucatan (Mexico)	(4)
	<i>C. rodecki</i>		(2)
	<i>C. lemniscatus</i>	Langs Amazone	(4)
	<i>C. velox</i>	New Mexico (USA)	
		Texas (USA) en Chihuahua (Mexico)	(4)
	<i>C. exsanguis</i>	als <i>C. velox</i>	(4)
	<i>C. tessellatus</i>	"	(4)
	<i>C. uniparens (=inornatus)</i>	"	(4)
	<i>C. neomexicanus (=perplexus)</i>	"	(4)
	<i>C. opatae</i>	Zuid-Arizona (USA)	(4)
	<i>C. sonorae</i>	Noord-Sonora (Mex)	(4)
	<i>C. flagellicaudus</i>	Chihuahua (Mex)	(4)
	<i>Leposoma percarinatum</i>	Guyana	(2)
	Lacertidae	<i>Lacerta armeniaca</i>	Armenië (Z.W. Rusland)
<i>L. rostrombekovi</i>		"	(2)
<i>L. dahli</i>		"	(2)
<i>L. unisexualis</i>		"	(2)
<i>L. uzzelli</i>		N-O Turkije	(3)
Xantusidae	<i>Lepidophyma flamimaculatum</i>	Costa Rica	(4)
Geckonidae	<i>Lepidodactylus lugubris</i>	Eilanden Grote-Oceaan	(2)
	<i>Hemidactylus garnotti</i>		
	<i>Gehyra variegata ogawasarisimae</i>	Bonin eilanden (Jap.)	(4)
Iguanidae	<i>Basiliscus basiliscus</i>	Colombia	(1)
Agamidae	<i>Leiolepis belliana (=L. triploida)</i>	Z.O: Azië (Maleisië)	(4)
Chamaeleonidae	<i>Brookesia spectrum affinis</i>	Congo (Ituriwoud)	(4)

(1)=Böhme (1975)

(2)=Cuellar (1977)

(3)=Darevski en Danieljan (1977)

(4)=Maslin (1971)



Lacerta unisexualis.
Foto:
LANGERWERF.

hagedissen op zulke geïsoleerde plaatsen als eilanden probeert men op een andere manier te verklaren. De milieuomstandigheden zijn hier vaak vrij constant. Er is dus geen sprake van een voor de voortplanting gunstige periode, die voor normale hagedissen al dan niet te kort zou zijn, zoals in bovengenoemde gevallen. Hier gaat men ervan uit dat een aantal hagedissen ooit eens die plaats bereikten en daar een 'lege plaats' aantroffen. Bij gebrek aan concurrentie kon zich zo een stabiele populatie ontwikkelen en handhaven.

Parthenogenetische hagedissen zouden bovendien nog in het voordeel zijn t.o.v. normale bij de kolonisatie van een nieuw woongebied. Gesteld dat beide typen hagedissen tegelijk een nieuw woongebied trachten te koloniseren, dan zouden de parthenogenetische dieren meer kans hebben op het tot stand brengen van een stabiele populatie, omdat zij daar veel minder tijd voor nodig hebben. Er vindt als het ware geen 'energieverspilling aan mannetjes' plaats.

In het bovenstaande zijn een aantal voordelen van parthenogenese naar voren gekomen, kort samengevat:

Voordelen van parthenogenese:

– een nieuw woongebied kan snel gekolo-

niseerd worden, theoretisch zelfs door één exemplaar;

- geen energieverspilling aan mannetjes, ieder vrouwtje hoeft netto slechts één vruchtbare nakomeling te produceren om de populatie op peil te houden;
- geen tijdverspilling met het zoeken naar een seksuele partner;
- gebieden met een korte voorvoortplanting gunstige tijd kunnen worden bewoond:

Nadelen van parthenogenese:

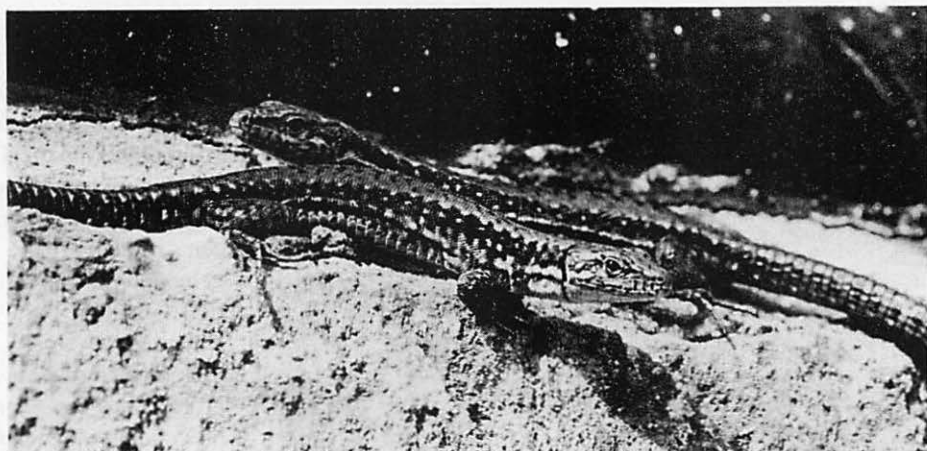
- grotere kwetsbaarheid van de populatie bij veranderingen in het milieu;
- erfelijke afwijkingen komen sneller tot uiting (soms kan dit echter een voordeel zijn indien de afwijking een gunstige is).

De in dit hoofdstuk behandelde theorieën zijn niet meer dan dat. Ze zijn niet bewezen, je moet er dus in geloven. Zelf zie ik er wel wat in, maar misschien heeft iemand anders wel net zo goed klinkende theorieën, die precies het tegengestelde beweren. Misschien wat voor een volgend artikel?

PARTHENOGENETISCHE HAGEDISSEN IN HET TERRARIUM

Zoals ik al aan het begin opmerkte heb ik geen enkele ervaring met de hier genoemde parthenogenetische hagedissen en kan ik omtrent de verzorging in gevangenschap slechts gissen. Ieder dier heeft natuurlijk zijn eigen specifieke milieu-eisen. Ik denk dat parthenogenetische hagedissen wat moeilijker te houden zijn, aangezien ze vaak uit wat extreme milieus komen. Met 'houden' bedoel ik dan niet alleen in leven houden maar vooral gezond houden en het liefst ermee kweken. Dat laatste klinkt eenvoudiger dan het waarschijnlijk zal zijn. Ten eerste zou men te maken kunnen hebben met een gynogenetische soort. In dat geval zijn er dus ook mannetjes, misschien zelfs van een andere soort, nodig. Ten tweede zijn er aanwijzingen dat parthenogenetische hagedissen (m.n. *Cnemidophorus*) een minimum populatiedichtheid nodig hebben om tot

*Lacerta
armeniaca.*
Foto:
LANGERWERF.



voortplanting over te gaan. Is de dichtheid te laag, dan is er te weinig (oog?) contact en gaan de dieren op zoek naar andere dieren en komen niet aan het leggen van eieren toe (MASLIN, 1971). Om te kweken met deze dieren moet je dus mogelijk een minimumaantal hebben. Het kweken met één dier is misschien niet mogelijk.

Overigens is het B. LANGERWERF uit Waspik gelukt om te kweken met *Lacerta unisexualis*, waarvan alleen vrouwtjes bekend zijn. Hij vertelde me dat hij altijd drie dieren in een terrarium bij elkaar houdt om het probleem van de minimumdichtheid op te lossen. Het kweken met sommige parthenogenetische hagedissen in gevangenschap is dus wel mogelijk. Makkelijke dieren lijken mij het echter niet, hoewel je dat in eerste instantie wel geneigd bent te denken.

BESLUIT

Ik hoop dat ik bij een aantal lezers interesse heb opgewekt om meer te weten te komen over hagedissen die zich parthenogenetisch voortplanten. Ik zou op deze plaats ook iedereen willen bedanken die mij door aanwijzingen en opbouwende kritiek hebben geholpen.

SUMMARY

This article deals with lizards who reproduce parthenogenetically. Parthenogenesis is a form of reproduction, in which the ovum develops to a new intact individual without being fertilized. This form

of reproduction is known to exist for several species of lizards. Though there is no evidence for it, it is possible that some species have a special form of parthenogenesis, known as gynogenesis. In this special case a copulation takes place, but the ovum is not fertilized. A sperm only touches the ovum to initiate the division of the ovum.

The ovum in parthenogenetic lizards is formed by meiosis, as is the case in normally reproducing lizards. To maintain the right number of chromosomes it is most likely that there is a premeiotic doubling of the chromosomes.

In general parthenogenetic lizards live in isolated places, or in places where there is a very short period fit for reproduction (or in places which are a combination of those). Though *Lacerta unisexualis* is kept in a terrarium successfully (and bred with) it is assumed that, in general, it is difficult to keep parthenogenetic lizards in a terrarium.

LITERATUUR

- BÖHME, W., 1975. Indizien für natürliche Parthenogenese beim Helmbasilisken, *Basiliscus basiliscus* (Linnaeus 1758). Salamandra 11 (2):77-83.
- CUELLAR, O., 1977. Animal parthenogenesis. Science 197:873-844.
- DAREVSKI, I.S. & D. DANIELJAN, 1977. *Lacerta uzzelli* sp. nov. (Sauria, Lacertidae). Eine neue parthenogenetische Art von Feldeidechsen aus der östlichen Türkei. Arb. des Zool. Inst. 74:50 (vert. B. Langerwerf).
- GRZIMEK, G., 1973. Het leven der dieren. Deel VI. Reptielen. Het Spectrum, Utrecht/Antwerpen.
- MASLIN, T.P., 1971. Parthenogenesis in reptiles. American Zoologist 11:361-380.
- MAYNARD SMITH, J., 1978. The evolution of sex. Cambridge Univ. Press.
- VANZOLINI, P.E., J.W. WRIGHT, C.J. COLE & O. CUELLAR, 1978. Parthenogenetic Lizards. Science 201:1152-1155.