

Lacerta unisexualis: volwassen vrouwtje.

Foto: H.A.J. in den Bosch

Jongen zonder paring: *Lacerta armeniaca* en *Lacerta unisexualis*

H.A.J. in den Bosch
 Instituut voor
 Evolutionaire en
 Ecologische
 Wetenschappen
 (EEW),
 Universiteit
 Leiden,
 Postbus 9516,
 2300 RA Leiden

INLEIDING

Een tijdje terug heeft INEICH (1995) aan de hand van een groep gekko's uitgelegd wat een fascinerend evolutionair systeem de voortplanting zonder bevruchting bij reptielen is. Hij deed dat voornamelijk aan de hand van gekko's afkomstig uit Zuidoost-Azië en van Stille Zuidzee-eilanden. Maar ook dichterbij huis, in de groep Europese hagedissen, komen parthenogenetische vormen voor. Zeker, we moeten het begrip Europa dan wel wat oprekken en het Kaukasusgebergte er onder laten vallen, maar het genus *Lacerta* zal voor ons continent toch bij niemand onbekend voorkomen.

Behalve de hier te behandelen *Lacerta armeniaca* en *Lacerta unisexualis*, bestaan er naast de al wat langer bekende vormen *Lacerta dahli*, *Lacerta rostombekovi* en *Lacerta uzzelli*, de re-

center beschreven parthenogenetische hagedissen *Lacerta bendimahiensis* en *Lacerta sapphirina* uit Oost-Turkije (SCHMIDTLER et al., 1994).

Bedenk overigens dat ook in vele andere dier- en plantengroepen parthenogenese voorkomt. Bladluizen en wandelende takken zijn bekende voorbeelden bij de insecten, bramen en paardebloemen in het plantenrijk.

JONGEN ZONDER PARING

Het is wellicht goed vooraf nog eens een omschrijving van het begrip parthenogenese te geven. Parthenogenese is voortplanting door middel van eieren die zich zonder bevruchting ontwikkelen. Door speciale aanpassingen zijn de vrouwtjes van sommige organismen in staat zonder bevruchting toch jongen te produceren. Het bijzondere daarbij is verder dat deze jongen dan toch het-

zelfde aantal chromosomen bezitten als de moeder (en niet de helft zoals men zou verwachten voor een eicel). Om het even ingewikkeld te maken: bij alle bekende gevallen van parthenogenese bij *Lacerta* bezitten de vrouwtjes de voor veel gewervelden gebruikelijke dubbele, diploïde, set chromosomen (2n), sommige gekko's en Amerikaanse hagedissen zijn triploïd (3n). Dit geeft al aan dat de achterliggende processen niet overal gelijk zijn.

Het verschijnsel van voortplanting zonder bevruchting is bij reptielen pas eind vijftiger jaren door Darevsky bij Kaukasushagedissen onderkend. Voorheen had hooguit een enkeling zich erover verbaasd bij ongerichte verzamelactiviteiten alleen maar vrouwtjes te vangen. Inmiddels kennen we zo'n veertig parthenogenetische reptielen (DAREVSKY et al., 1985); bij de hagedisachtigen zijn naast de Lacertidae met nu zeven soorten, de Amerikaanse Renhagedissen (*Cnemidophorus*) met ongeveer vijftien soorten goed vertegenwoordigd. Kijken we overigens met onze huidige opvattingen terug in de tijd naar de activiteiten van Darevsky c.s., dan getuigen hun handelingen van een zeldzame bothed. Het verzamelen van vijfduizend dieren om te onderzoeken of het echt wel allemaal vrouwtjes waren bijvoorbeeld. En vijfenveertig vrouwtjes op primitieve wijze laten overwinteren om te kijken of ze daarna zonder paring nakomelingen leverden, waarbij er maar zestien het overleefden, zijn toch daden waar tegenwoordig geen zinnig mens zich op zou laten voorstaan. Hun Amerikaanse tegenvoetters waren iets maar niet veel beter (cf. MASLIN, 1971). Dit zijn museumpraktijken met een verspilling van levend materiaal waarvan iedere fatsoenlijke experimenteel gerichte bioloog verstomt. Een goede terrariumhouder trouwens ook.

Een terzijde: heel strikt bezien mag de term soort bij ongeslachtelijke vormen in de biologie niet gebruikt worden. Van dergelijke definitiekwesties zie ik hier maar even af, om de tekst met de soort tussen aanhalingstekens en allerlei synoniemen van het woord vorm, niet onnodig ingewikkeld te maken.

AFKOMST

Vermoedelijk zijn alle parthenogenetische *Lacerta*'s het resultaat van relatief zeer recente, dat wil zeggen van rond de ijstijden, kruisingen tussen de zich geslachtelijk voortplantende soorten *Lacerta mixta*, *Lacerta portschinskii*, *Lacerta raddei* (en/of de volgens sommigen identieke dan wel zeer nauwverwante *Lacerta nairensis*) en *Lacerta valentini* in wisselende combinaties (bv. MORITZ et al., 1992). Onlangs is *Lacerta rudis* nog aan dat rijtje toegevoegd (GRECHKO et al., 1997). Hieruit blijkt dat wat zo'n twintig jaar geleden nog als wilde hybridisatietheorie gold die bewijs behoefde (MASLIN, 1971; CUELLAR, 1974), en waarover men elkaar flink in de haren vloog (bv. CUELLAR, 1977 met reacties van VANZOLINI, WRIGHT en COLE in 1978, en weerwoord CUELLAR, 1978), inmiddels een open deur is.

Het is overigens verbluffend hoe overeenkomstig *L. unisexualis* en *L. nairensis* (die ik ook verzorg) er uitzien. De vermoedens zijn momenteel dat bij het ontstaan van *L. unisexualis* de geslachtelijke soort *L. nairensis* in de kruising het vrouwtje leverde, en *L. valentini* het mannetje. Die laatste heeft mijns inziens wel heel weinig in de melk te brokkelen gehad... Voor *L. armeniaca* worden een vrouwtje *L. mixta* en een mannetje *L. valentini* genoemd (GRECHKO et al., 1997; MORITZ et al., 1992). Hierbij is het overigens nuttig te bedenken dat de taxonomische inzichten aangaande de vermoedelijke oudersoorten

ook nog niet volledig uitgerijpt zijn. Wat men zich direct afvraagt, is of dergelijke kruisingen nog steeds geschieden en hoe frequent een voltreffer daarbij is. De geringe genetische variatie binnen iedere bekende parthenogenetische vorm afzonderlijk (MORITZ et al., 1992) doet vermoeden dat het bij *Lacerta*'s een zeer zeldzame gebeurtenis is (in tegenstelling klaarblijkelijk tot sommige *Cnemidophorus* en gekko's). In de natuurlijke situatie is een voorwaarde uiteraard dat de oudersoorten elkaar in het veld ontmoeten. Eén van de ideeën is dan ook dat juist het - door wat voor geologische of ecologische veranderingen dan ook - elkaar plotseling raken van twee populaties van oudersoorten een aanzet vormt. De huidige verspreiding van mogelijke oudersoorten (MORITZ et al., 1992) geeft aan dat enkele verspreidingsgebieden zeker nu niet meer overlappen. Daarenboven, langdurig contact is door allerlei factoren (o.a. terugkruisingen met onvruchtbare nakomelingen, bestaande concurrentie) juist nadelig voor het standhouden van een parthenogenetische vorm. Daarnaast is het de vraag hoe de benodigde aanpassingen op cellulair niveau (onbevruchte eieren die jongen opleveren) plots ontstaan. Is kruising alleen voldoende?

VOORKOMEN

Zoals hierboven al aangeduid, leven de parthenogenetische vormen in de Transkaukasische republieken, en in Oost-Turkije ten noorden en noordoosten van het Vanmeer. Gezien de nabijheid van noordwestelijk Iran zou het niet verbazen een of meerdere vormen aldaar aan te treffen, maar voorzover ik weet, bestaan daar geen meldingen van. De geografische verspreiding van twee hieronder te behandelen soorten wat meer in detail: *L. armeniaca* wordt uiteraard gevonden in Armenië, en in

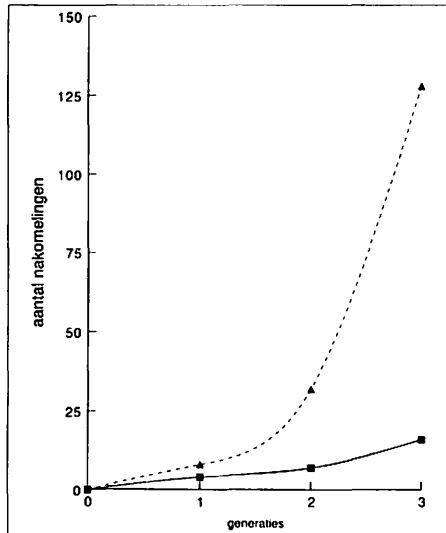
Noordoost-Turkije, zuidelijk Georgië en het noordwesten van Azerbeidzjan; *L. unisexualis* in Armenië en het noordoosten van Turkije. Daarnaast hebben Darevsky en Szčzerbak in de jaren zestig zo'n 130 *L. armeniaca* ruim 1600 km verhuisd naar een ravijn in de Oekraïne waar ze het uitstekend schijnen te doen (DAREVSKY, 1997).

RAMPSPOED

Het is overigens opmerkelijk dat parthenogenetische reptielen vrijwel altijd te vinden zijn in gebieden waar zich rampscenarios hebben ontvouwd of waar zich nog steeds met enige regelmaat grootschalige tegenspoed voordoet (samenvatting in CUELLAR, 1977). Voor de Kaukasus geldt dat de ijstijden en warmere tussenperioden de hogere gebieden afwisselend niet en wel bewoonbaar maakten, de Turkse soorten leven langs een meer dat waarschijnlijk omvangrijke niveauschommelingen heeft gekend, parthenogenetische *Cnemidophorus* blijken regelmatig met wegvagende overstromingen van doen te hebben, en parthenogenetische gekko's vinden we op oceanische eilanden.

Dit alles vertelt ons nog niets over het ontstaan van het genetisch mechanisme, maar wel iets over de snelheid waarmee een eenmaal ontstane parthenogenetische vorm opgevallen habitats opvult. Ten opzichte van de zich geslachtelijk voortplantende soorten is een parthenogenetische vorm in staat zich snel te vermeerderen; elk individu is immers een vrouwtje dat eieren legt. De geslachtelijke vormen, waarbij de mannetjes niet aan de vermeerdering bijdragen, zijn al een minderheid voor ze het opgevallen gebied goed en wel hebben kunnen koloniseren. Ook in de botanische hoek werkt hetzelfde systeem; mooie voorbeelden komen uit gebieden waar regelmatig natuurlijke

branden optreden. Met andere woorden, een instabiel milieu bevoordeelt de zich parthenogenetisch voortplantende flora en fauna. Voor eilanden geldt daarbij natuurlijk dat één individu al voldoende is als kolonist.



De hypothetische toename in aantal dieren van een soort met twee geslachten en een parthenogenetische soort. We beginnen met één mannetje en één vrouwtje bij de geslachtelijke soort, en met twee vrouwtjes bij de parthenogenetische vorm. We nemen verder aan dat de dieren een jaar leven en een legsel van vier eieren hebben. Het is duidelijk dat de geslachtelijke soort in aantal nakomelingen (ononderbroken lijn) achterblijft. Naar: CUELLAR (1977)

In het geval van *Lacerta* speelt de hybride afkomst: de ongeslachtelijke vorm heeft de eigenschappen van beide nog in de nabijheid levende oudersoorten en kan daarom mogelijk meerdere ecologische plaatsen in de levensgemeenschap bezetten. Concurrentievoordeel op vele fronten zodoende. Op de lange duur zijn de druiven echter zuur: door de geringe genetische variatie en doordat ze niet in staat zijn het erfelijk materiaal door paring te vernieuwen, zijn de parthenogenen uiteindelijk gedoemd uit te sterven.

VOOROORDELEN

Merkwaardigerwijs kwam ik bij het doorbladeren van artikelen over parthenogenetische hagedissen opmerkingen en veronderstellingen tegen die ik slechts als vooroordelen kan bestempelen: meningen die niet op kennis of redenering berusten maar op een klakkeloos overgenomen opinie.

Zo zou er een minimum populatiedichtheid nodig zijn vooraleer de dieren tot voortplanting overgaan. In het op theoretische literatuurgegevens gebaseerde stuk van OTTE (1983) wordt een mededeling van Langerwerf aangehaald dat hij daarom altijd drie dieren per terrarium hield, en tegelijkertijd wordt er de aanname verwoord dat het kweken en houden van parthenogenetische hagedissen in een terrarium lastig is. Nu blijken inderdaad de dichtheden in de natuur extreem hoog te zijn: LANGERWERF (1978) citeert voor *L. armeniaca* de Duitser SCHRÖDER (1969) die klaarblijkelijk een dichtheid van 8-10 dieren/m² meldt, en BANNIKOV et al. (1977) die meer dan tweehonderd waargenomen exemplaren tijdens een wandeling van een kilometer opgeven. Een 'losse' *L. unisexualis* doet het bij mij echter net zo goed als met meerdere tezamen. De resultaten met *L. armeniaca* werden zelfs juist beter toen ze met minder tegelijk werden ondergebracht. Het is een wijdverbreid misverstand dat de natuur ons altijd de meest ideale situatie voorschotelt en/of dat hetgeen wij nu toevallig opmerken dé essentiële factor in de levensgeschiedenis van de soort betreft.

Niettemin, soms is een zekere dichtheid wel van nut: bij sommige *Cnemidophorus* is een pseudocopulatie tussen de vrouwtjes noodzakelijk wil het tot een eisprong komen (bv. CREWS, 1987).

COLE & TOWNSEND (1977) melden dan nu eindelijk het probleem opgelost te hebben dat er geen grote laboratorium-

kolonies van parthenogenetische hagedissen (vnl. *Cnemidophorus exsanguis*) te stichten waren. Lees je hun artikel echter kritisch door, dan blijkt de sleutel tot succes het gebruik van UV-licht en het goed in de gaten houden van de jongen zodat elk diertje voldoende te eten en te drinken kreeg. Ik vrees dat zij zonder die maatregelen zelfs de meest seksueel actieve soort niet in stand hadden kunnen houden.

Een eigenaardige redenatie die men steeds weer tegenkomt als het optreden van parthenogenetische vormen verklaard moet worden, is dat de tijd nodig voor paren uitgespaard kan worden (bv. BISCHOFF, 1975; MASLIN, 1971; OTTE, 1983). Nu heb ik inmiddels vrijwel iedere westpalearctische lacertide zien paren en hoewel er een paar zijn die daar uren over doen, blijkt het bij de meerderheid binnen een paar minuutjes gepiept. Om dat tijdsvoordeel kan de winst nooit draaien. Een wolk voor de zon geeft bij wijze van spreken al meer tijdverlies binnen een hagedissenleven. Gerelateerd hieraan treft men wel betogen dat een sociale structuur niet nodig is en 'dus' grote dichtheden mogelijk zijn. Theoretisch klinkt dat aardig, ware het niet dat mijn *L. unisexualis* in de eilegtijd uitermate onverdraagzaam zijn en alles uit hun buurt - ook soortgenoten - verjagen.

Bij de bovenstaande argumentatie hoort ook dikwijls dat de tijd nodig voor het zoeken van een partner wordt uitgespaard (bv. MASLIN, 1971). Tegelijkertijd uit MASLIN (1971) het vermoeden dat er een bepaalde dichtheid moet ontstaan voor een populatie zich 'op zijn gemak voelt' en definitief neerstrijkt. Zouden er niet voldoende ontmoetingen tussen individuen zijn, dan blijven de dieren zwerfen op zoek naar contacten. Dit concept klinkt wat zweverig, maar ervaringen opgedaan bij herintroductieprojecten lijken in eenzelfde richting te wijzen.

Eieren van *Lacerta unisexualis* zouden zich sneller ontwikkelen dan die van vergelijkbare (mogelijk zelfs ouder-) vormen zegt DAREVSKY (1959) (cit. in: MASLIN, 1971). Dit zou dan weer een voordeel zijn bij het bezetten van koele habitats. Onzin!: zie Discussie.

TERRARIUM

De hagedissen zijn ondergebracht in terraria van ca. 60x40x40 cm (lxbxh) met spots die in een seizoensritme geschakeld zijn. De inrichting is eenvoudig met stenen en takken. Als voornaamste voedsel gelden krekels en meelwormen. Vitaminen AD₃ worden toegediend via het drinkwater. Kalk krijgen ze via de Gistocal op de voedseldieren, en de stukjes kippeneischaal, sepia, en dergelijke los in de bak. Overwintering geschiedt van ongeveer oktober-februari, bij 2-4°C. Opmerkelijk daarbij is dat *L. unisexualis* bij controles vrijwel altijd ogenblikkelijk actief wordt en rondloopt als ware het twintig graden warmer.

LACERTA ARMENIACA

Ondanks de gezellige aard die deze soort wordt toegedicht naar aanleiding van waarnemingen van hoge dichtheden in de natuur, kunnen ze vooral in het voorjaar behoorlijk onverdraagzaam zijn. Niet alleen onderling, maar ook ten opzichte van andere soorten. Zo heeft het afgelopen voorjaar een Syrisch vrouwtje van het *Lacerta* cf. *kulzericomplex*, forser dan *L. armeniaca* en ook niet altijd zachtzinnig, beide voorpootjes verloren door voortdurende aanvallen van een Armeense Hagedis.

Met de kweek van *L. armeniaca* ging het nooit echt van een leien dakje. Van de 43 verzamelde eieren zijn er maar vier uitgekomen. Mogelijk was het 'uitgangsmateriaal' niet optimaal, want alle vrouwtjes - en hun nakomelingen - vertonen veel afwijkingen in de beschub-



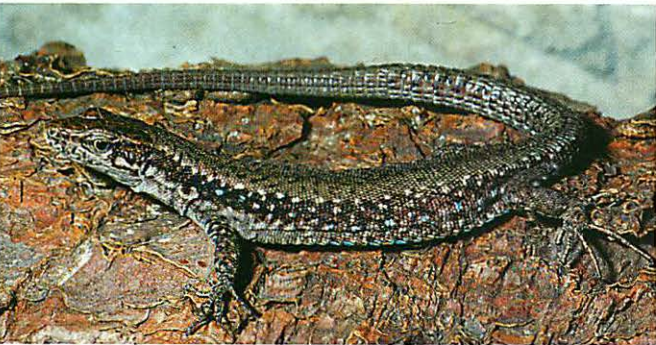
Lacerta unisexualis: een jong van een dag oud.

Foto: H.A.J. in den Bosch



Lacerta armeniaca: een jong van een dag oud.

Foto: H.A.J. in den Bosch



Lacerta armeniaca: volwassen vrouwtje.

Foto: H.A.J. in den Bosch

bing en vrijwel alle missen een hele rits teentjes; enkele bezitten een te korte, kronkelige staart. Zo te zien aangeboren afwijkingen.

Mijn volwassen dieren hebben een kopromplengte van 51-62 mm met een staart van 57-152 mm. De gewichten variëren van 4,9-5,7 g buiten het voortplantingsseizoen (september).

Ieder vrouwtje legt slechts eenmaal per jaar in de periode half april / eind mei. Een gemiddeld legsel telt 3,6 eieren, met twee en vijf eieren als uitersten. Levenskrachtige eieren zijn $7,6 \pm 0,2$ (7,4-7,9) mm breed, $12,5 \pm 0,7$ (11,7-13,4) mm lang en wegen $0,42 \pm 0,03$ (0,38-0,45) g. Ze groeien tot $11,8 \pm 0,4$ (11,4-12,3) mm en $16,8 \pm 0,3$ (16,5-17,1) mm, en $1,37 \pm 0,08$ (1,30-1,48) g. Bij 25°C komen de jongen uit na 46 en 48 dagen, bij 29°C na 37 dagen.

De juvenielen meten $25,5 \pm 3,3$ (21-28) mm kopromplengte, $25,7 \pm 2,2$ (24-29) mm staart, en wegen $0,43 \pm 0,02$ (0,41-0,44) g. De staartjes blijken heel duidelijk te kort; gewoonlijk mag men ongeveer tweemaal de kopromplengte rekenen, maar hier zijn die waarden gelijk. Bovendien is de vorm, een kurken-trekkerachtig varkensstaartje, ook niet normaal. Bij twee diertjes ontbreken teentjes vanaf de geboorte: eentje miste er maar liefst vijftien, een andere dertien.

De jongen lijken op de volwassenen met uitzondering van de staart die wat blauwgroen is, en de blauwe flank- en buikrandvlekjes ontbreken nog. Mogelijk leggen de dieren pas in hun tweede jaar; dat was bij mij althans het geval. Aangezien de kweek zo moeizaam verloopt, weet ik niet of dat algemeen geldt.

BISCHOFF (1975) geeft legsels van drie tot vier eieren, en een incubatietijd van circa zes weken (temperatuur niet vermeld). Zijn grootste juveniel had een totale lengte van 73,4 mm met een

staart van 47,2 mm, het kleinste mat 66,2 mm met een staart van 41,0 mm. Ook hij noemt de groenige staart. Als veldwaarnemingen rapporteert BISCHOFF (1975) dat de dieren van een vochtige omgeving houden, vanwege de hooggelegen vindplaatsen blootstaan aan veel ultraviolette straling en aan grote temperatuurverschillen. *Lacerta armeniaca* houdt een winterslaap van zo'n vijf maanden.

LANGERWERF (1980) citeert de volgende gegevens uit BANNIKOV et al. (1977): *L. armeniaca* komt voor in rotsige gebieden, op stapels stenen, in steenachtige velden en op de wanden van kloven in de bos- en bergsteppezones tussen 1700-2200 m. In de bergsteppezone kan de soort voorkomen tussen vegetatie, ver verwijderd van rotsige gebieden. Het voedsel bestaat in Armenië voornamelijk uit insecten zoals vliesvleugeligen (mieren zijn hierbij opvallend), sprinkhanen, krekels, kevers, oorwormen, vliegen, vlinders en uit spinnen. Ook wel uit duizendpoten, wormen en slakken. Het aantal eieren per legsel is 2-5, gewoonlijk 3-4, met als gemiddelde afmeting 7,5x11 mm. De eieren worden gelegd van midden juni tot half juli. De jongen komen na ongeveer 55 dagen uit, eind juli-begin augustus. Ze meten dan 24,5-26,5 mm (kop-romplengte), in de eerstvolgende lente 32-36 mm, tegen het eind van de zomer 45-48 mm en ze bereiken in hun tweede lente met 47-49 mm volwassenheid. De maximum kopromplengte van 65-73 mm wordt bereikt in het vierde levensjaar.

LANGERWERF (1980) stelt dat een terrarium van 70x50 cm voldoet voor vijf exemplaren 'aangezien ze niet vechten'. In deze buitenterraria kunnen ze in Nederland actief blijven tot eind november en komen ze soms vroeg in februari al weer tevoorschijn. Elk vrouwtje legde bij hem gewoonlijk twee legfels tussen half mei en half

juni. In een eerdere publicatie (LANGERWERF, 1978) meldde hij eieren in het buitenterrarium gevonden te hebben rond half juli, maar schatte dat ze eerder gelegd waren aangezien die eieren half augustus uitkwamen. LANGERWERF (1980) geeft bij 30°C een incubatieduur van ongeveer veertig dagen. Verder meldt hij: de jongen hebben blauwe staarten; een kleur die na een maand al verdwijnt. Indien warm gehouden en goed gevoed, kunnen ze binnen een jaar volwassen zijn.

LACERTA UNISEXUALIS

Voortplantingsgegevens van deze soort zijn te vinden in IN DEN BOSCH (1995). Inmiddels heb ik aanzienlijk meer eileggegevens verzameld, maar in essentie bevestigen die slechts mijn eerdere publicatie.

Ondanks de meldingen uit de natuur dat deze hagedissen zo gezellig van aard zijn, blijken ze in het terrarium vooral in maart en april bepaald niet vriendelijk. Gedeeltelijk wellicht restanten van seksueel gedrag in het voorjaar, maar veel van de beten maken - doordat ze gericht zijn op kop en voorpoten - beslist een agressieve indruk. Ook in de dagen voor en na eileg verdragen ze elkaar, en andere hagedissen, heel slecht en vele achtervolgingen zijn het gevolg.

De volwassen dieren die ik verzorg stammen uit 1992, 1994 en 1996. Ze hebben een kopromplengte van 52-66 mm (gem. 60 mm) en een staart van 121-142 mm (gem. 133 mm). De gewichten variëren van 4,92-7,72 g (gem. 6,43 g) buiten het voortplantingsseizoen (september).

Gewoonlijk legt een vrouwtje slechts eenmaal per jaar, meestal rond half april/half mei, maar dit is uiteraard afhankelijk van hoe lang men de overwintering laat duren. Vanaf 1992 heb ik slechts tweemaal een tweede legsel

gevonden; beide malen bedierven de eieren. Het aantal eieren per legsel schommelt tussen de vier en vijf, met drie en zeven als uitersten. Levenskrachtige eieren zijn 7.5 ± 0.5 (5,6-8,3) mm breed, 12.3 ± 0.9 (10,1-14,6) mm lang (n=80) en wegen 0.42 ± 0.06 (0,28-0,54) g. Ze groeien tot 10.9 ± 0.8 (8,8-12,5) mm en 16.6 ± 1.8 (12,7-20,7) mm, en 1.33 ± 0.19 (1,00-1,74) g.

Bij 25°C komen de jongen uit na 47.8 ± 3.9 (42-56) dagen, bij 29°C na 37.8 ± 3.7 (34-46) dagen.

De juvenielen meten 27.0 ± 1.5 (22-30) mm kopromplengte, 47.6 ± 3.9 (37-54) mm staart, en wegen 0.46 ± 0.08 (0,26-0,65) g (n=68).

De jongen gelijken sterk op de volwassenen, maar ze bezitten nog geen gele buik en de blauwe vlekjes zijn nog heel flets. In hun eerste voorjaar leggen ze meestal niet of hooguit een klein slap eitje.

DISCUSSIE

Zoals hierboven vermeld, stelt DAREVSKY (1959) dat eieren van *Lacerta unisexualis* zich sneller zouden ontwikkelen dan die van vergelijkbare (mogelijk zelfs ouder-) vormen. Dat verschil blijkt niet zo overdonderend. De ouder-soorten zijn *L. nairensis* en *L. valentini*. Die soorten heb ik gekweekt (de vindplaats van de eerste is onbekend, mijn *L. valentini* komen uit Armenië) en zoals uit de tabel blijkt, komen de *L. unisexualiseieren* weliswaar sneller uit dan die van *L. nairensis*, maar langzamer dan die van *L. valentini*. In beide gevallen scheelt het een paar dagen.

De eieren van *L. armeniaca*, een combinatie van *L. mixta* en *L. valentini*, komen in ieder geval ook niet sneller uit dan bij één van de oudersoorten gebruikelijk is (*L. mixta* heb ik niet). Dat regelmatig geciteerde 'voordeel' (in bv. MASLIN, 1971) is dus een van die merkwaardige vooroordelen zonder funda-

ment. Wat overigens niet wil ontkennen dat *L. unisexualiseieren* wellicht koudebestendiger zijn, of dat de soort anderszins eigenschappen bezit die kolonisatievoordelen opleveren.

| Soort | 25°C | 29°C |
|----------------------------|------|------|
| <i>Lacerta armeniaca</i> | 47 | 37 |
| <i>Lacerta nairensis</i> | 53 | 41 |
| <i>Lacerta unisexualis</i> | 48 | 38 |
| <i>Lacerta valentini</i> | 43 | 32 |

Tabel: Vergelijking incubatietijden (gemiddelden) in dagen.

Een andere ongefundeerde uitspraak (cf. COLE & TOWNSEND, 1977) dat parthenogenetische dieren niet oud worden, meen ik ook te kunnen weerleggen. Mijn oudste dieren zijn inmiddels zes jaar en verkeren in goede gezondheid. Voor *L. armeniaca* heb ik al leeftijden van twaalf jaar en ouder horen noemen.

In het terrarium blijkt de kweek van *L. unisexualis* ontegenzeggelijk makkelijker dan van *L. armeniaca*. Waar dat aan ligt, is lastig te duiden. Wellicht hebben zich in mijn uitgangsmateriaal van *L. armeniaca* al vele gebreken opgesteld (denk aan de onregelmatigheden in de beschubbing, de korte varkensstaartjes en het ontbreken van teentjes al bij de juvenielen). Dit brengt gelijk een nadeel van parthenogenese aan het licht: eenmaal bestaande afwijkingen hopen zich op omdat er geen nieuwe genencombinaties (door paring met mannetjes) ontstaan, waarmee defecten tenminste ten dele teniet gedaan kunnen worden. Daarnaast krijg ik de indruk dat een langere winterslaap een goed idee zou zijn, tezamen met een hogere dosis vitamine D₃, dit naar aanleiding van de veldwaarnemingen van BISCHOFF (1975) en - ondanks de korte winterslaap - het voortplantingssucces



Lacerta bendimahiensis

Foto: J.F. Schmidtler



Lacerta sapphirina

Foto: J.F. Schmidtler

in de terraria van LANGERWERF (1980). Daarnaast blijken de naar lagere regioenen verhuisde *L. armeniaca* in de Oekraïne, waar ze op 200 m hoogte toch veel minder UV ontvangen dan in hun oorspronkelijk verspreidingsgebied, het goed te doen (DAREVSKY, 1997). Niettemin probeer ik komend jaar eens een dubbele dosis vitamine D₃ (dus 20.000 I.E./l: IN DEN BOSCH, 1996). De kop-rompmaten voor de jonge *L. armeniaca* genoemd door BISCHOFF (1975) en BANNIKOV et al. (1977) evenals de aantallen eieren en, met enig voorbehoud, de incubatietijden, komen overeen met mijn gegevens. LANGERWERF (1980) spreekt echter over twee legsels en het bereiken van volwassenheid binnen een jaar. Daarmee vergeleken steken het ene legsel per jaar en het volwassen worden pas in het tweede jaar van mijn dieren ongunstig af. In vergelijking met *L. unisexualis* evenwel, die ik tot de gemakkelijkst te houden soorten hagedissen reken, met ook één legsel per jaar en pas voortplanting in het tweede jaar, gedragen de *L. armeniaca* zich hier overeenkomstig. Uit LANGERWERF (1978) zou men trouwens ook één legsel af kunnen leiden. Kortom, misschien is één legsel normaal bij *L. armeniaca*, en twee per jaar in gunstige omstandigheden. De 'blauwe' staarten van jonge *L. armeniaca* bij LANGERWERF (1980) zijn een interpretatie-artefact: de turkooise weerschijn noemt de een groen, de ander blauw. Bij beide soorten valt op dat zowel de eieren als de jongen relatief forser zijn dan bij geslachtelijke hagedissen van ongeveer dezelfde afmetingen. In het veld betekent dat zonder twijfel een concurrentievoordeel voor de juvenielen. Van de tachtig eieren die ik tot nu toe van *L. unisexualis* heb uitgebreed, hebben er 68 een gezond jong opgeleverd: dat betekent dat 85% uitkomt. En vanaf

1992, hun eerste jaar alhier, blijft dat percentage vrijwel constant. Onder terrariumomstandigheden een gemakkelijk in stand te houden soort zodoende.

YOUNG WITHOUT MATING:
LACERTA ARMENIACA AND
LACERTA UNISEXUALIS

Reproduction of the parthenogenetic forms *Lacerta armeniaca* and *Lacerta unisexualis* under captive conditions is documented. A short review of parthenogenesis is given and the origin of known parthenogenetic forms within the genus *Lacerta* is discussed. The recently described forms from eastern Turkey, *Lacerta bendimahiensis* and *Lacerta sapphirina*, are illustrated.

The current common opinion is that parthenogenetic *Lacerta* forms found in the Caucasus region are the result of crosses between different species. The parental species of *L. unisexualis* would be *Lacerta nairensis* (phenotypically very similar to *L. unisexualis*) and *Lacerta valentini*, and for *L. armeniaca* presumably *Lacerta mixta* and *L. valentini*.

It is remarkable that parthenogenetic reptiles tend to be found in areas where major catastrophes occur regularly, or have occurred in the recent past. The ice ages are mentioned in literature as a possible factor driving parthenogenesis in the Caucasus. The new Turkish unisexual *Lacerta* forms occur very close to a lake which most probably has historically had major fluctuations in water level. Unstable water levels in rivers along which some *L. unisexualis* live, is mentioned in literature in the same context. In other words, an unstable environment seems to favour parthenogenetic forms.

Data on captive animals refute some curious misconceptions concerning parthenogenetic lizards. It is sometimes said that a minimum number of animals is required before reproduction occurs but this has not proven true for *L. armeniaca* and *L. unisexualis*. Parthenogenetic animals are said to die relatively young, but at six years of age my *L. unisexualis* are still healthy and in fine reproductive condition. Husbandry is reputed to be difficult, but this is not so in *L. unisexualis*: 68 young have been reared from 80 eggs - I stopped incubating the eggs because of a major surplus in young.

It has been proposed in literature that the success of unisexual forms is partially related to

time saved by not copulating. Although some time may be saved in not needing to locate a mate, the time gain from not performing courtship is small, as in closely related Caucasus species this takes only minutes. The assumption found in some literature that one of the advantages parthenogenetic forms have over their parental species is a shorter incubation duration, is refuted for *L. unisexualis* and partially for *L. armeniaca* (not having one of the parental species, *L. mixta*).

Although both of these parthenogenetic species are reputed to occur in high densities, it is often wrongly assumed that they are not aggressive. They are in fact quite aggressive towards other lizards as well as towards conspecifics during the reproductive period. This is particularly obvious immediately after oviposition, when they chase off any intruder that comes too near them or the nest - some attacked lizards have even lost legs in such encounters.

Breeding of *L. armeniaca* proved difficult in that only four young resulted from 43 eggs produced. Possibly a number of defects had accumulated in the starting material: these females all showed major pholidosis anomalies, missing toes, and some had short, stubby tails. The young showed similar defects (with up to 15 toes missing). The adults measured 51-62 mm (headbody) + 57-152 mm (tail). Weights varied from 4.9 g to 5.7 g outside the reproductive season (September). Each female oviposited once a year (around April-May). An average clutch contained 3.6 eggs (2-5 eggs); healthy eggs measured 7.6x12.5 mm and weighed 0.42 g at oviposition. The eggs reached 11.8x16.8 mm and 1.37 g during development. They hatched after 46 and 48 days when incubated at 25°C, and after 37 days at 29°C. The newly hatched juveniles measured 25.5 mm head-body + 25.7 mm tail (and thus had an abnormal tail length in this sample), and weighed 0.43 g. The juveniles resembled the adults but for the blueish-greenish tails, and the lack of blue spots on the flanks and on the outer ventrals. They produced their first eggs in their second year.

Husbandry of *L. unisexualis* is remarkably easy. None has shown the aberrations mentioned for *L. armeniaca*. Of the eighty eggs incubated, 68 resulted in healthy juveniles. The adult *L. unisexualis* measured 52-66 mm (head-body) + 121-142 mm (tail). Weights varied from 4.92 g to 7.72 g outside the reproductive season (September). Each female ovi-

posited once a year (a second clutch of unfertile eggs was twice found); around April-May. An average clutch contained 4-5 eggs. Healthy eggs measured 7.5x12.3 mm and weighed 0.42 g at oviposition. These reached 10.9x16.6 mm and 1.33 g during development. Eggs hatched after 48 days when incubated at 25°C, and after 38 days at 29°C. The newly hatched juveniles measured 27.0 mm (head-body) + 47.6 mm (tail), and weighed 0.46 g. The juveniles resembled the adults but for the very vaguely blueish-greenish tails; they also lacked the yellowish ventral colour and the blue spots were still very pale. Young produced their first fertile eggs in their second year. Both the eggs and the resulting juveniles in both species are slightly larger than in sexually reproducing lacertids of comparable size. This would confer a competitive advantage.

LITERATUUR

- BANNIKOV, A.G., I.S. DAREVSKY, V.G. ISHCHEKOV, A.K. RUSTANOV & N.N. CHERBAK, 1977. The amphibians and reptiles of the Soviet Union. [Russisch]. Prosvechnie, Moscow.
- BISCHOFF, W., 1975. Echsen des Kaukasus. Die Armenische Eidechse, *Lacerta armeniaca* Méhely 1909. Aquar. Terr. 22: 51-53.
- BOSCH, H.A.J. in den, 1995. Fortpflanzung im Terrarium von *Lacerta unisexualis*. Die Eidechse 6(15): 6-8.
- BOSCH, H.A.J. in den, 1996. Europese halskraaghagedissen. Lacerta's Beginnersgids. Lacerta 55: 32-36.
- COLE, C.J., 1978. Parthenogenetic lizards. Science 201: 1154-1155.
- COLE, C.J. & C.R. TOWNSEND, 1977. Parthenogenetic reptiles: new subjects for laboratory research. Experientia 33: 285-289.
- CREWS, D., 1987. Courtship in unisexual lizards: a model for brain evolution. Scient. Amer. 257(6): 72-77.
- CUELLAR, O., 1974. On the origin of parthenogenesis in vertebrates: the cytogenetic factors. - Amer. Natur. 108: 625-648.
- CUELLAR, O., 1977. Animal parthenogenesis. A new evolutionary-ecological model is needed. Science 197: 837-843.
- CUELLAR, O., 1978. Parthenogenetic lizards. Science 201: 1155.
- DAREVSKY, I.S., 1959. Zoogeographical peculiarities of the herpetofauna of the Lake Sevan Basin (Armenia) and probable cause of its origin. [Russisch]. Izv. Akad. Nauk. Arm. SSR 12: 15-22.
- DAREVSKY, I.S., 1997. *Lacerta armeniaca* Méhely, 1909. In: GASC, J.P. et al. (red.). Atlas of amphibians and reptiles in Europe: 232-233. Societas Europaea Herpetologica & Muséum national d'histoire naturelle, Paris.
- DAREVSKY, I.S., L.A. KUPRIYANOVA & T. UZZELL, 1985. Parthenogenesis in reptiles. In: GANS, C. & F. BILLET (red.). Biology of the Reptilia, vol. 15, development B: 412-526. John Wiley & Sons, New York.
- GRECHKO, V.V., D.M. RYABININ, L.V. FEDOROVA, A.N. FEDOROV, A.P. RYSKOV & I.S. DAREVSKY, 1997. Parentage of Caucasian parthenogenetic rock lizard species (*Lacerta*) as revealed by restriction endonuclease analysis of highly repetitive DNA. Amphibia-Reptilia 18: 407-418.
- INEICH, I., 1995. Gekko's die zonder mannetjes kunnen. Lacerta 53: 108-122.
- LANGERWERF, B., 1978. Kaukasusrotshagedissen als ideale terrariumdieren. Lacerta 36: 196-204.
- LANGERWERF, B., 1980. The Armenian wall lizard, *Lacerta armeniaca* Mehely 1909, with notes on its care and reproduction in captivity. Brit. herpetol. Soc. Bull. 2: 26-28.
- MASLIN, T.P., 1971. Parthenogenesis in reptiles. Amer. Zool. 11: 361-380.
- MORITZ, C., T. UZZELL, C. SPOLSKY, H. HOTZ, I. DAREVSKY, L. KUPRIYANOVA & F. DANIELYAN, 1992. The maternal ancestry and approximate age of parthenogenetic species of Caucasian rock lizards. Genetica 87: 53-62.
- OTTE, R., 1983. Moeder zijn zonder ooit een man gezien te hebben (parthenogenese bij hagedissen). Lacerta 41: 100-106.
- SCHMIDTLER, J.F., J. EISELT & I.S. DAREVSKY, 1994. Untersuchungen an Felseidechsen (*Lacerta saxicola* Gruppe) in der östlichen Türkei: 3. Zwei neue parthenogenetische Arten. Salamandra 30: 55-70.
- SCHRÖDER, J.H., 1969. Biologie und Haltung der Kaukasischen Felseidechse, *Lacerta saxicola* Eversmann. DATZ 22: 52-53. [Niet gezien]
- VANZOLINI, P.E., 1978. Parthenogenetic lizards. Science 201: 1152.
- WRIGHT, J.W., 1978. Parthenogenetic lizards. Science 201: 1152-1154.