

Parthenogenese bij reptielen

Tom Groot
Dommel 45
1703 JN Heerhugowaard.

INLEIDING

Parthenogenese is de officiële benaming voor asexuele voortplanting; de situatie waarbij een vrouwtje zich voortplant zonder dat ze door een mannetje bevrucht is. Een bekend voorbeeld van een dier dat zich parthenogenetisch voortplant is de Indische wandelende tak (*Carausius morosus*). Menig terrariumhobbyist is in de jonge jaren begonnen met deze soort. Bijna ieder individu van deze soort is vrouwelijk en kan, zonder dat er een mannetje bij nodig is, voor grote aantallen nakomelingen zorgen. Op hun beurt zijn die nakomelingen ook weer vrouwtjes die zich asexueel voortplanten. Het aantal dieren kan op die manier explosief stijgen, hetgeen vaak leidt tot wrevel bij ouders en andere huisgenoten, zeker gezien het vermogen van deze dieren om te ontsnappen.

Bij insecten is parthenogenese vrij algemeen en niemand kijkt er meer echt van op. Echter, dat parthenogenese ook bij reptielen voorkomt is minder bekend. In dit artikel zal ik een overzicht geven van de bekende gevallen van parthenogenese bij reptielen.

ALTERNATIEVEN VOOR BEVRUCHTING

Het grote probleem dat een individu moet overwinnen om zich asexueel voort te kunnen planten is het herstellen van het diploide chromosoomaantal na meiose. Om dit te kunnen begrijpen moet men eerst weten hoe sexuele voortplanting werkt. Bij de meeste hogere organismen (dus ook reptielen) zijn van alle stukjes genetische informatie twee exemplaren aanwezig. Als er twee exemplaren aanwezig zijn noemen we deze organismen diploid. Voor veel eigenschappen zal de informatie van beide exemplaren gelijk zijn, het individu heet dan *homozygoot* te zijn voor die eigenschap. Voor andere eigenschappen zal de informatie verschillend zijn, het individu is dan *heterozygoot* voor die eigenschap. Tegenover diploid staat haploid; er is maar één exemplaar van de genetische informatie

aanwezig. De haploide staat komt bij hogere organismen alleen in de geslachtscellen voor (zie hieronder). Een volwassen individu met maar één exemplaar van de genetische informatie is niet levensvatbaar. Eén exemplaar van de genetische informatie van hogere organismen is afkomstig van elk van de ouders. Dus terwijl de ouders twee exemplaren hebben, geven ze beide maar één exemplaar door aan elke nakomeling. De halvering van de hoeveelheid genetische informatie vindt plaats tijdens de vorming van de geslachtscellen (de ei- of spermacellen) in een proces dat meiose heet. Bij sexuele voortplanting wordt een nakomeling diploid omdat twee haploide cellen, de eicel van de moeder en de spermacel van de vader, versmelten tot een enkele diploide cel. Deze cel groeit vervolgens uit tot het nieuwe individu.

Terug naar asexuele voortplanting; als gevolg van meiose ontstaat er dus een haploide eicel. Echter, er is nu geen spermacel om mee te fuseren. Hoe wordt nu het diploide aantal chromosomen weer bereikt, of, wat is het alternatief voor bevruchting? SUOMALAINEN et al (1987) beschrijven vijf verschillende manieren waarop de eicel diploid kan worden zonder een eicel (geïnteresseerden verwijs ik naar dit boek, het gaat te ver de manieren hier te beschrijven). Hoewel er vijf verschillende manieren zijn, zijn er maar twee mogelijke uitkomsten: of (1) het eindproduct is genetisch een exacte kopie van de moeder, of (2) het bevat twee gelijke exemplaren van slechts de helft van de genetische informatie van de moeder. In het eerste geval zijn moeder en haar nakomelingen genetisch identiek, we spreken dan van klonen. Als de moeder voor een bepaalde eigenschap heterozygoot is, zijn ook haar nakomelingen voor die eigenschap heterozygoot. Er gaat dus geen genetische informatie verloren en we kunnen er van uitgaan dat deze jongen genetisch even gezond zijn als hun moeder. In het tweede geval gaat er wel genetische variatie verloren. De jongen zijn nu voor alle eigenschappen homozygoot; er is geen verschil tussen beide exemplaren. Feitelijk is

hierbij volledige inteelt in één stap bereikt. Zoals we allemaal weten heeft inteelt vaak slechte gevolgen voor de gezondheid; we kunnen dan ook verwachten dat deze jongen minder sterk zullen zijn dan dieren die heterozygoot zijn, zoals bijvoorbeeld hun moeder.

Een andere bijkomstigheid van het hebben van maar de helft van de genetisch informatie van de moeder zit in de geslachtsbepaling. Bij veel hagedissen en slangen is het geslacht genetisch bepaald. Vrouwjes hebben twee verschillende geslachtschromosomen, Z en W, terwijl mannetjes twee dezelfde geslachtschromosomen hebben, dubbel Z. Wanneer nakomelingen volledig homozygoot worden, dan hebben ze dus ook twee gelijke exemplaren van het geslachtschromosoom; ze zijn dus óf ZZ óf WW. Een nakomeling met WW is niet levensvatbaar en komt niet tot ontwikkeling. Krijgt het echter ZZ, dan wordt het dus een mannetje. Een vrouwje dat op een dergelijke manier haar eicellen diploid maakt zal dus alleen zonen kunnen krijgen.

AANTONEN VAN PARTHENOGENESE

Bij reptielen kunnen we twee soorten van parthenogenese onderscheiden: obligate- en facultatieve parthenogenese. Obligate, of verplichte, parthenogenese is de klassieke vorm van parthenogenese. Een obligaat parthenogenetische soort bestaat uit alleen maar vrouwjes. Deze vrouwjes kunnen zich alleen asexueel voortplanten, de nakomelingen zijn allemaal vrouwelijk en kunnen zich op

hun beurt ook weer alleen parthenogenetisch voortplanten (denk terug aan de wandelende takken!). Obligate parthenogenese is eenvoudig aan te tonen: het zal zeker opvallen wanneer een soort uit louter vrouwjes bestaat!

Facultatief (of bij keuze) parthenogenetische soorten planten zich in principe sexueel voort; er zijn zowel mannetjes als vrouwjes aanwezig in de normale 1:1 verhouding. Echter, naast sexuele voortplanting zijn vrouwjes ook in staat zonder de tussenkomst van een mannetje, dus ook zonder bevruchting, levensvatbare nakomelingen te produceren. Deze vorm van parthenogenese is lastiger aan te tonen. Hoe weet je van een jong of het sexueel is voortgebracht of niet wanneer de moeder beide mogelijkheden heeft? Wanneer een vrouwje geïsoleerd is van mannetjes kan je verwachten dat ze zich parthenogenetisch voortplant. Van in het wild levende vrouwjes is echter niet vast te stellen of ze wel of niet gepaard hebben. Aanwijzingen voor facultatieve parthenogenese zullen dus moeten komen van dieren die in gevangenschap leven. Echter, het probleem is dat reptielen in staat zijn om voor lange tijd, zeker enige jaren, sperma op te slaan (FOX, 1977, BIRKHEAD & MØLLER, 1993). Om uit te kunnen sluiten dat een vrouwje opgeslagen sperma gebruikt moet men *zeker* zijn dat zij nog *nooit* met een mannetje in contact geweest is. Omdat dit vaak niet met zekerheid te zeggen is, kan facultatieve parthenogenese eigenlijk alleen met zekerheid aangetoond worden door middel van DNA-onderzoek.

Familie	Genus	Aantal soorten	Slang of hagedis
GEKKONIDAE	<i>Cyrtodactylus</i>	1	hagedis
	<i>Hemidactylus</i>	2	
	<i>Heteronotia</i>	1	
	<i>Lepidodactylus</i>	1	
AGAMIDAE	<i>Leiolepis</i>	1	hagedis
CHAMELEONIDAE	<i>Brookesia</i>	1	hagedis
XANTHUSIIDAE	<i>Lepidophyma</i>	1	hagedis
LACERTIDAE	<i>Lacerta</i>	5	hagedis
TEIIDAE	<i>Cnemidophorus</i>	15	hagedis
	<i>Gymnophthalmus</i>	1	
	<i>Kentropyx</i>	1	
	<i>Leposoma</i>	1	
TYPHLOPIDAE	<i>Ramphotyphlops</i>	1	slang

Tabel 1. Overzicht van het aantal obligaat parthenogenetische soorten per geslacht (naar DAREVSKY et al., 1985).

Soort	Nederlandse naam	Familie	Referentie
<i>Thamnophis elegans</i>	Kousenbandslang	COLUBRIDAE	SCHUETT et al, 1997
<i>Thamnophis marcianus</i>	Kousenbandslang	COLUBRIDAE	SCHUETT et al, 1997
<i>Crotalus horridus</i>	Ratelslang	VIPERIDAE	SCHUETT et al, 1997
<i>Crotalus unicolor</i>	Ratelslang	VIPERIDAE	SCHUETT et al, 1997
<i>Acrochordus arafurae</i>	-	ACROCHORDIDAE	DUBACH et al, 1997
<i>Python molurus</i>	Tijgerpython	BOIDAE	GROOT et al, 2002

Tabel 2. Overzicht van de soorten waarvan facultatieve parthenogenese is vastgesteld door middel van DNA-onderzoek.

OBLIGATE PARTHENOGENESE BIJ REPTIELEN

Genoeg theorie, in hoeverre komen de verschillende vormen van parthenogenese voor bij reptielen? Obligate parthenogenese is alleen bekend uit de orde Squamata, de orde van slangen en hagedissen. Tabel 1 geeft een overzicht van de bekende obligate parthenogenetische soorten. Zoals gezegd bestaan deze soorten uit louter vrouwtjes. De vrouwelijke jongen krijgen al de genetische informatie van hun moeder mee, zij zijn dus klonen van hun moeder. Voor zover onderzocht zijn de meeste van deze soorten ontstaan uit kruisingen tussen twee verwante soorten die zich zelf wel sexueel voortplanten. In een aantal soorten (voornamelijk van de geslachten *Lacerta* en *Cnemidophorus*) is exact bekend van welke soorten de parthenogenetische soort een kruising is (DAREVSKY et al, 1985). Omdat bij deze dieren de genetische informatie afkomstig van hun beide ouders sterk verschillend is, ontstaan er problemen bij de meiose. Hierdoor kunnen er geen gezonde eicellen geproduceerd worden en dus is parthenogenese de enige mogelijke manier van voortplanting.

Na een kruising ontstaat er een zogenaamde "klonale (afstammings-)lijn" van moeders op dochters met exact dezelfde genetische eigenschappen. De gekruiste dieren zullen verschillen van hun ouders en kunnen zelf niet met andere soorten paren; ze zijn dus in feite een nieuwe soort op zich! In theorie kan zo uit één enkele kruising een geheel nieuwe soort ontstaan. Van één soort, *Lacerta rostrombekovi*, is bekend dat alle dieren nakomelingen zijn van een enkel, uit een kruising voortkomend, vrouwtje (MACCULLOCH et al, 1997). Elk individu van deze soort is dus genetisch identiek aan al haar soortgenoten. Dit is echter een uitzondering; in andere soorten heeft de oorspronkelijke kruising meerdere malen plaats gevonden. De soort bestaat dan uit verschillende klonale lijnen.

FACULTATIEVE PARTHENOGENESE BIJ REPTIELEN

Het vermoeden dat sommige reptielen, met name slangen, die zich normaal sexueel voortplanten ook in staat zijn dat asexueel te doen bestaat al vrij lang, zie bijvoorbeeld FOX (1977) of MAGNUSSON (1978). Echter, zoals gezegd is facultatieve parthenogenese alleen door middel van DNA-onderzoek te bewijzen. Deze technieken zijn pas kort geleden ontwikkeld. Het is dan ook niet verwonderlijk dat facultatieve parthenogenese vrij recentelijk, in 1997, voor het eerst bewezen werd (SCHUETT et al, 1997). De lijst van soorten waarvan het bewezen is is ook nu nog zeer beperkt en omvat alleen slangen (Tabel 2).

Bij facultatieve parthenogenese is de uitkomst soortafhankelijk. Bij de kousenbandslangen (*Thamnophis spp.*) en ratelslangen (*Crotalus spp.*) worden de parthenogenetisch voortgebrachte jongen volledig homozygoot (SCHUETT et al, 1997). Uit het DNA-onderzoek blijkt dat er genetische informatie verloren gaat en de nakomelingen zijn dan ook allemaal mannetjes. Hetzelfde geldt voor de *Acrochordus* (DUBACH et al, 1997). Het is nog niet bekend in hoeverre het verlies aan genetische informatie schadelijk is voor de levensvatbaarheid van deze dieren. Er is tevens nog geen informatie beschikbaar waaruit blijkt of ze zich kunnen voortplanten of niet.

Bij de tijgerpython (*Python molurus*) daarentegen heeft facultatieve parthenogenese een andere uitkomst (GROOT et al, 2002). Bij deze soort krijgen de parthenogenetisch geproduceerde nakomelingen een exacte kopie van de genetische informatie van hun moeder. Er gaat dus geen informatie verloren en alle nakomelingen zijn vrouwtjes. Het is niet bekend of en zo ja, hoe deze vrouwtjes zich kunnen voortplanten. Echter, omdat ze klonen van hun moeder zijn is het aannemelijk dat ze zich net als zij zowel seksueel als asexueel kunnen voort-

planten.

DISCUSSIE

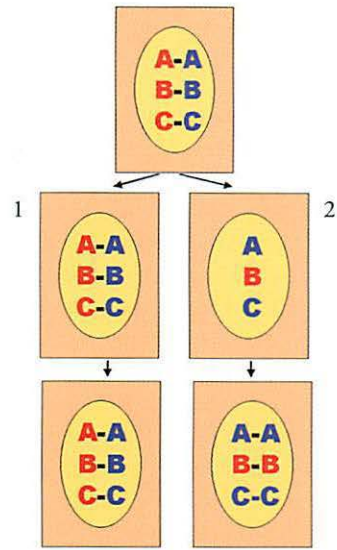
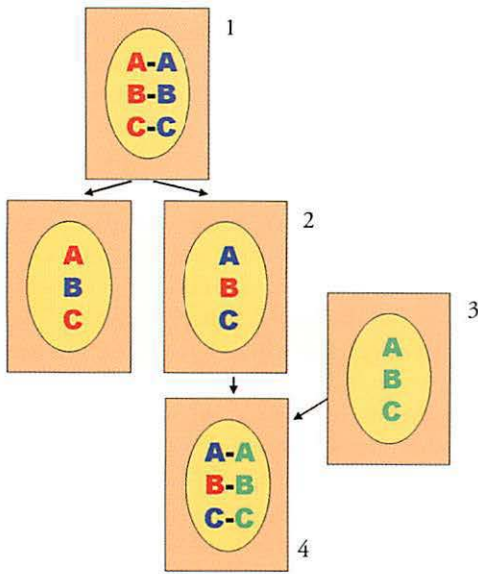
Obligate parthenogenese bij reptielen is al langer bekend. Een aantal van deze soorten wordt ook al geruime tijd in terraria verzorgd (zie bijvoorbeeld SETTEN & SETTEN, 2003). Omdat het niet moeilijk is om deze soorten als parthenogenetisch te herkennen is niet te verwachten dat er nog veel nieuwe obligate parthenogenetische soorten ontdekt zullen worden. Facultatieve parthenogenese is pas recentelijke voor het eerst aangetoond. Het is dus waarschijnlijk dat facultatieve parthenogenese in de toekomst bij meer soorten wordt aangetoond. Twee argumenten pleiten voor het vaker voorkomen van facultatieve parthenogenese dan bij de zes reeds bekende soorten. Ten eerste zijn verhalen over slangen die zich voortplanten terwijl zij al geruime tijd geïsoleerd zijn van mannetjes vrij algemeen. Tot nu toe werd dergelijke voortplanting automatisch verklaard als gevallen van spermaopslag, terwijl de mogelijkheid van parthenogenese verder niet onderzocht werd. Mogelijk dat het in tenminste een aantal van deze gevallen eigenlijk

om parthenogese gaat. Met het verder ontwikkelen van de moleculair genetische technieken zal het al makkelijker worden om sperma-opslag en parthenogenese van elkaar te onderscheiden. Ten tweede zijn de zes soorten waarbij facultatieve parthenogenese bewezen is van vier verschillende families. Deze wijde verspreiding binnen de slangen kan suggereren dat de eigenschap vrij algemeen is.

Er is nog veel onbekend over facultatieve parthenogenese. Niet alleen is onbekend in hoeveel soorten het voorkomt, ook is het onbekend of het ook in het wild voorkomt. De bekende gevallen zijn allen op basis van in gevangenschap levende dieren. Pas wanneer bekend is of, en hoe vaak, facultatieve parthenogenese voorkomt bij in het wild levende dieren is het mogelijk de evolutionaire betekenis ervan te bepalen. In theorie zou het evolutionaire voordeel zeer groot kunnen zijn. Immers, uitsluitend seksuele soorten kunnen zich niet langer voortplanten wanneer ze geïsoleerd raken terwijl facultatief parthenogenetische soorten dat dan nog wel kunnen. Maar nogmaals, om hier sluitende uitspraken over te kunnen doen is meer kennis nodig over het voorkomen van facultatieve parthenogenese in wilde dieren.



Python molurus bivittatus. Foto M. Poots



Mechanisme van seksuele voortplanting: In diploide lichaamcellen (1) is alle erfelijke informatie dubbel aanwezig, waarbij steeds één exemplaar van elke ouder afkomstig is. De haploide geslachtscellen (2) bevatten echter slechts één exemplaar. Na versmelting met een geslachtscel van een ander dier (bevruchting, 3) ontstaat er weer een diploide cel (4), met erfelijke informatie van beide ouders.

Mechanismen van asexuele voortplanting (parthenogenese) bij reptielen: (1) de nakomelingen zijn een exacte kopie van de moeder, of (2) de nakomelingen hebben twee identieke exemplaren van de helft van de genetische informatie van de moeder.

Diagrammen: Z.L. Haberham

SLOTOPMERKING

De mogelijkheid van facultatieve parthenogenese bevat een belangrijke les voor terrariumhouders. Eieren van dieren die nog nooit, of lang geleden, gepaard hebben hoeven niet per definitie geen jongen te bevatten. Ze direct weggooien zou dan ook onverstandig zijn. De auteur komt graag in contact met personen die dieren bezitten welke voor nakomelingen hebben gezorgd terwijl ze nog nooit, of slechts lang gelden, hebben gepaard.

LITERATUUR

BIRKHEAD, T.R. & A.P. MØLLER, 1993. Sexual selection and the temporal separation of reproductive events: sperm storage data from reptiles, birds and mammals. *Biological Journal of the Linnean Society* 50: 295-311.
DAREVSKY, I.S., L.A. KUPRIYANOVA & T. UZZEL, 1985. Parthenogenesis in Reptiles. In: C. GANS & F. BILLETT (red.) *Biology of the Reptilia*. Vol. 15,

pp 411-526. New York: John Wiley and Sons.
DUBACH, J., A. SAJEWICS & R. PAWLEY, 1997. Parthenogenesis in the Arafuran Filesnake (*Acrochordus arafurae*). *Herpetological Natural History* 5: 11-18.
FOX, H., 1976. The Urinogenital System of Reptiles. In: C. GANS & T.S. PARSONS (red.) *Biology of the Reptiles*. Vol 6, pp 1-157. London and New York: Academic Press. .
GROOT, T.V.M., E. BRUINS & J.A.J. BREEUWER, 2003. Molecular genetic evidence for parthenogenesis in the Burmese python, *Python molurus bivittatus*. *Heredity* 90 (2):130-135
MACCULLOCH, R.D., R.W. MURPHY, L.A. KUPRIYANOVA & I.S. DAREVSKY, 1997. The Caucasian rock lizard *Lacerta rostombekovi*: a monoclonal parthenogenetic vertebrate. *Biochemical Systematics and Ecology* 25: 33-37.
MAGNUSSON, W.E., 1979. Production of an embryo by an *Acrochordus javanicus* isolated for years. *Copeia* 1979: 744-745.



Python molurus bivittatus. Foto M. Poots

SCHUETT, G.W., P.J. FERNANDEZ, W.F. GERGITZ, N.J. CASNA, D. CHIZAR, H.M. SMITH, J.B. MITTON, S.P. MACKESSEY, R.A. ODUM & M.J. DEMLOG, 1997. Production of offspring in the absence of males: evidence for facultative parthenogenesis in bisexual snakes. *Herpetological Natural History* 5: 1-10.

SUOMALAINEN, E., A. SAURA & J. LOKKI, 1987. *Cytology and Evolution in Parthenogenesis*. Boca Raton, Florida: CRC Press.

SETTEN, H. van & M. van SETTEN, 2003. Onze ervaringen met *Lepidodactylus lugubris*. *Lacerta* 61: 28-31.

PARTHENOGENESIS IN REPTILES

The author gives a review of the current knowledge of parthenogenesis occurring in reptiles. In reptiles, two kinds of parthenogenesis are described: obligatory parthenogenesis and facultative parthenogenesis. Obligate parthenogenesis occurs in

some lizard species and one snake (Table 1). These species are unable to reproduce sexually. The offspring are genetic clones of their mothers. Most obligatory parthenogenetic species are hybrids of two related sexual species. Facultative parthenogenetic reproduction occurs in species that normally reproduce sexually. Only when there is no sperm available, a female will reproduce asexually. Facultative parthenogenesis has only recently been described for the first time. Since it can only be distinguished from sperm storage by complicated and expensive DNA analyses, proof for facultative parthenogenesis is available for six species only (Table 2). Facultative parthenogenesis results in completely homozygous sons in some species; while in other species females are produced that are genetically identical to their mother. In the discussion it is argued that it is unlikely that many new obligatory parthenogenetic species will be discovered in the future. However, more reports on facultative parthenogenetic species can be expected.