

Microornamentación de las escamas en Lacertini, I: *Archaeolacerta*, *Algyroides*, *Hellenolacerta*, *Iberolacerta*, *Darevskia*, *Dalmatolacerta*, *Dinarolacerta*, *Parvilacerta*, *Apathya* y *Teira*

Oscar J. ARRIBAS

Avgda. Francesc Cambó 23. 08003 Barcelona (España).

Email: oarribas@xtec.cat

RESUM

S'ha estudiat la microornamentació de les escates (*oberhautchen*) mitjançant la realització de motlles (en negatiu) amb un esmalt, o amb trossos de muda (motlle positiu en la seva cara superior o negatiu en la inferior de la escata) i la seva observació per transparència mitjançant microscopi òptic a 40x, 400x i 1000x. En aquest estudi hem trobat una notable uniformitat en tots els gèneres de Lacertini estudiats (ja coneguda, tot i que ampliant notablement el nombre d'espècies estudiades anteriorment). A la llum dels resultats obtinguts, sembla que l'ús de la microornamentació de les escates en taxonomia és limitat. Presenta un notable grau de variació i probablement d'homoplàsia, com passa en tants caràcters de Lacertini. Tampoc està clarament lligat a condicions determinades del medi, tot i que és possible que tingui una certa importància en mecanismes com l'evapotranspiració i potser en la cripsi mitjançant la seva influència en la reflectància de les escates. Les escates poden presentar protuberàncies (com monticles) en la seva superfície (caràcter derivat) en *Algyroides* (en les quatre espècies), i *Algyroides marchi* també sembla presentar petites fossetes a la superfície. En la major part de lacèrtids les cel·les ("cells") de l'oberhautchen solen ser estretes (o curtes anteroposteriorment, si es prefereix), d'entre 1 i 4 micres, tenint l'aspecte de cintes o corretges transverses ("straps"). Mides més estretes (derivades) apareixen més o menys marcades en *Algyroides* spp, *Darevskia praticola* complex, *Parvilacerta* spp i en *Dinarolacerta mosorensis* (encara que no en *D. montenegrina*) i és difícil d'interpretar. Excepte en *Dinarolacerta*, a les altres espècies coincideix que són espècies de sòl o d'interfície sòl-roca, i les cel·les estretes podrien tenir a veure amb la reflectància (imitar la de la vegetació o el medi entre la qual es mouen, d'acord amb l'hipòtesi d'Allam et al.). En el cas de *Dinarolacerta*, molt saxícola, probablement és el grup germà de *Algyroides* i podria tenir un origen filogenètic en la seva relació amb *Algyroides*. Tampoc hi ha relació amb l'humitat, ja que algunes són de llocs secs i altres de molt humits. El vorell posterior de les cel·les pot estar una mica muntat a la cel·la següent (caràcter primitiu) però apareix força aixecat (caràcter derivat) en *Algyroides nigropunctatus* (bastant menys a *A. moreoticus* i *A. marchi*, i aparentment poc o gens en *A. fitzingeri*). El vorell posterior de les cel·les pot ser llis, ondulat o amb osques. A les nostres mostres, apareixen vores posteriors irregulars (i fins dentades) en nombroses *Darevskia* com *D. derjugini*, *D. parvula*, *D. raddei* complex (*D. raddei raddei*, *D. r. vanensisi*, *D. nairensis*), en el grup de *D. rudis* (*D. rudis* spp. i *D. bithynica* spp.), diverses *Iberolacerta* (*I. bonnali*, *I. horvathi* i *I. monticola astur*), així com en *Teira dugesii*. El caràcter apareix, encara que menys marcat en *Algyroides* (més a *A. moreoticus*, però menys marcat o poc visible en les altres), en *Hellenolacerta graeca*, i altres *Iberolacerta* (*I. aurelioi*, *I. martinezricai*, tot just marcat en *I. cyreni*). Molt poc marcat en *Darevskia mixta*, una mica més a *D. dryada* i res en *D. clarkorum*, i també marcat en el grup de *D. saxicola* (*D. saxicola*, *D. brauneri brauneri*, *D. b. darevskii*, *D. lindholdmi*, *D. szczerbaki*), *Dalmatolacerta oxycephala*, *Dinarolacerta mosorensis* (només en la mostra de Biokovo, i no en la de Durmitor o a *D. montenegrina*), *Apathya cappadocica*, en zones de les escates de *Parvilacerta fraasii* (però no en *P. parva*) i molt poc en *D. (p) hungarica*, les restants del grup de *D. rudis* (*D. valentini valentini*, *D. v. lantzicyreni*, *D. rudis bolkardaghica*, *D. portschinskii*), i algunes espècies partenogenètiques (*D. armeniaca*, *D. dahli*, *D. rostombekowi*) però no en *D. unisexualis*, *D. uzzelli*, *D. sapphirina*, *D. bendimahiensis* ni a l'híbrid triploide entre *D. unisexualis* i *D. nairensis*. En aquestes espècies partenogenètiques sembla una regla general que el caràcter de la crenulació o irregularitat de la vora posterior de les cel·les s'assembli més al de l'espècie paterna que a la materna. L'excepció és l'híbrid triploide [sorgit de l'hibridació de *D. unisexualis* (femella partenogenètica, sense el caràcter) i un mascle de

D. nairensis (amb el caràcter força desenvolupat)] que no té el caràcter, i en aquest cas és més similar a l'espècie materna, de la qual té dues dotacions genètiques, davant de només una de la paterna.

PARAULES CLAU: Microornamentació; Oberhautchen; Lacertini; escates; motlles d'esmail.

ABSTRACT

The microornamentation of the scales (*oberhautchen*) has been studied by means of enamel casts (in negative), or with detached skin pieces (positive cast in the upper face or negative in their lower face of the scales) and its observation by transparency with optical microscopy at 40x, 400x and 1000x. In this study we have found a remarkable uniformity in all genera of Lacertini studied (already known, although significantly expanding the number of species previously studied). In light of the results obtained, it seems that the use of the microornamentation of the scales in taxonomy is limited. There is a remarkable degree of variation and probably of homoplasy, as it happens in so many characters of Lacertini. Nor is it clearly linked to certain conditions of the environment, although it may have a certain importance in mechanisms such as evapotranspiration and perhaps in the crypsis through its influence on the reflectance of the scales. These scales can present protuberances (like small tubercles) on their surface (derived character) in *Algyroides* (the four species), and in the case of *Algyroides marchi* also seems to present small pits on its scale surface. In most lacertids the cells of the "oberhautchen" are usually narrow (or short anteroposteriorly, if preferred), between 1 and 4 µm, having the appearance of ribbons or transverse straps. Smaller sizes (derived) appear more or less marked in *Algyroides* spp, *Darevskia praticola* complex, *Parvilacerta* spp and in *Dinarolacerta mosorensis* (although not in *D. montenegrina*) and is difficult to interpret. Except in *Dinarolacerta*, in the other species it coincides that they are ground or ground-rock interface species, and the coarser stripes could have to do with reflectance (imitating the vegetation or the medium between which they move, according to the hypothesis of Allam et al.). In the case of *Dinarolacerta*, very saxicolous, it is probably the sister group of *Algyroides* and the common morphology could have a phylogenetic origin linked to its relationship with *Algyroides*. There is also no relationship with moisture since some come from dry places and others are from very wet areas. The posterior flange of the cells may be slightly mounted in the next cell (primitive character) but appears quite raised (derived character) in *Algyroides nigropunctatus* (much less in *A. moreoticus* and *A. marchi*, and apparently little or nothing in *A. fitzingeri*). The rear flange of the cells can be smooth, corrugated or notched. In our samples, irregular (and even dentate) posterior ridges appear in numerous *Darevskia* such as *D. derjugini*, *D. parvula*, *D. raddei* complex [*D. raddei raddei*, *D. r. vanensis* and *D. nairensis*], in part of the group of *D. rudis* [*D. rudis* spp. and *D. bithynica* spp.], several *Iberolacerta* (*I. bonnali*, *I. horvathi* and *I. monticola astur*), as well as in *Teira dugesii*. The character appears, although less marked in *Algyroides* (more in *A. moreoticus*, but less marked or barely visible in the others), in *Hellenolacerta graeca*, and other *Iberolacerta* (*I. aurelioi*, *I. martinezricai*, and scarcely marked in *I. cyreni*). Very little marked in *Darevskia mixta*, somewhat more in *D. dryada* and none in *D. clarkorum*, and also appears in the group of *D. saxicola* (*D. saxicola*, *D. brauneri brauneri*, *D. b. darevskii*, *D. lindholdmi*, *D. szczerbaki*), *Dalmatolacerta oxycephala*, *Dinarolacerta mosorensis* (only in the Biokovo sample, and not in Durmitor or *D. montenegrina*), *Apathya cappadocica*, in some places of the scales of *Parvilacerta fraasii* (but not in *P. parva*) and very little in *D. (p) hungarica*; also in the remaining group of *D. rudis* (*D. valentini valentini*, *D. v. lantzicyreni*, *D. rudis bolcardaghica*, *D. portschinskii*), and some parthenogenetic species (*D. armeniaca*, *D. dahli*, *D. rostombekowi*) but not in *D. unisexualis*, *D. uzzelli*, *D. sapphirina*, *D. bendimahiensis* or in the triploid hybrid between *D. unisexualis* and *D. nairensis*. In these parthenogenetic species it seems a general rule that the character of the crenulation or irregularity of the posterior flange of the cells resembles that of the paternal rather than the maternal species. The exception is the triploid hybrid [arisen from the hybridization of *D. unisexualis* (parthenogenetic female, without the character) and a male of *D. nairensis* (with fairly developed character)] that lacks character, and in this case is more similar to the maternal species of which has two genetic sets compared to only one of the paternal one.

KEY WORDS: Microornamentation; Oberhautchen; Lacertini; Scales; Enamel skin casts.

RESUMEN

Se ha estudiado la microornamentación de las escamas (*oberhautchen*) mediante la realización de moldes (en negativo) con un esmalte, o con trozos de muda (molde positivo en su cara superior o negativo en la inferior de la escama) y su observación por transparencia mediante microscopio óptico a 40x, 400x y 1000x. En este estudio hemos encontrado una notable uniformidad en todos los géneros de Lacertini estudiados (ya conocida, aunque ampliando notablemente el número de especies estudiadas anteriormente). A la luz de los resultados obtenidos, parece que el uso de la microornamentación de las escamas en taxonomía es limitado. Presenta un notable grado de variación y probablemente de homoplasia, como ocurre en tantos caracteres de Lacertini. Tampoco está claramente ligado a condiciones determinadas del medio, pese a que es posible que tenga una cierta importancia en mecanismos como la evapotranspiración y quizá en la cripsis mediante su influencia en la reflectancia de las escamas.

Las escamas pueden presentar protuberancias (como montículos) en su superficie (carácter derivado) en *Algyroides* (en las cuatro especies), y *Algyroides marchi* también parece presentar pequeñas fositas en su superficie. En la mayor parte de lacértidos las celdillas ("cells") del oberhautchen suelen ser estrechas (o cortas anteroposteriormente, si se prefiere), de entre 1 y 4 μm , teniendo el aspecto de cintas o correas transversas ("straps"). Tamaños más estrechos (derivados) aparecen más o menos marcados en *Algyroides* spp, *Darevskia praticola* complex, *Parvilacerta* spp y en *Dinarolacerta mosorensis* (aunque no en *D. montenegrina*) y es difícil de interpretar. Excepto en *Dinarolacerta*, en las otras especies coincide que son especies de suelo o de interfaz suelo-roca, y las celdillas apretadas podría tener que ver con la reflectancia (imitar la de la vegetación o el medio entre la que se mueven, de acuerdo con la hipótesis de Allam et al.). En el caso de *Dinarolacerta*, muy saxicola, probablemente es el grupo hermano de *Algyroides* y podría tener un origen filogenético en su relación con *Algyroides*). Tampoco hay relación con la humedad ya que algunas son de lugares secos y otras muy húmedos. El reborde posterior de las celdas puede estar un poco montado en la celda siguiente (carácter primitivo) pero aparece bastante levantado (carácter derivado) en *Algyroides nigropunctatus* (bastante menos en *A. moreoticus* y *A. marchi*, y aparentemente poco o nada en *A. fitzingeri*). El reborde posterior de las celdas puede ser liso, ondulado o con muescas. En nuestras muestras, aparecen rebordes posteriores irregulares (y hasta dentados) en numerosas *Darevskia* como *D. derjugini*, *D. parvula*, *D. raddei* complex (*D. raddei raddei*, *D. r. vanensis* and *D. nairensis*), en el grupo de *D. rudis* (*D. rudis* ssp. y *D. bithynica* ssp.), varias *Iberolacerta* (*I. bonnali*, *I. horvathi* e *I. monticola astur*), así como en *Teira dugesii*. El carácter aparece, aunque menos marcado en *Algyroides* (más en *A. moreoticus*, pero menos marcado o apenas visible en las otras), en *Hellenolacerta graeca* y otras *Iberolacerta* (*I. aurelioi*, *I. martinezricai*, apenas marcado en *I. cyreni*). Muy poco marcado en *Darevskia mixta*, algo más en *D. dryada* y nada en *D. clarkorum*, y también marcado en el grupo de *D. saxicola* (*D. saxicola*, *D. brauneri brauneri*, *D. b. darevskii*, *D. lindholdmi*, *D. szczerbaki*), *Dalmatolacerta oxycephala*, *Dinarolacerta mosorensis* (solo en la muestra de Biokovo, y no en la de Durmitor o en *D. montenegrina*), *Apathya cappadocica*, en zonas de *Parvilacerta fraasii* (pero no en *P. parva*) y muy poco en *D. (p) hungarica*, las restantes del grupo de *D. rudis* (*D. valentini valentini*, *D. v. lantziyreni*, *D. rudis bolgardaghica*, *D. portschinskii*), y algunas especies partenogenéticas (*D. armeniaca*, *D. dahli*, *D. rostombekowi*) pero no en *D. unisexualis*, *D. uzzelli*, *D. sapphirina*, *D. bendimahiensis* ni en el híbrido triploide entre *D. unisexualis* y *D. nairensis*. En estas especies partenogenéticas parece una regla general que el carácter de la crenulación o irregularidad del reborde posterior de las celdas se parezca más al de la especie paterna que a la materna. La excepción es el híbrido triploide [surgido de la hibridación de *D. unisexualis* (hembra partenogenética, sin el carácter) y un macho de *D. nairensis* (con el carácter bastante desarrollado)] que carece del carácter, y en este caso es más similar a la especie materna de la que tiene dos dotaciones genéticas frente a solo una de la paterna.

PALABRAS CLAVE: Microornamentación; Oberhautchen; Lacertini; escamas; moldes de esmalte.

INTRODUCCIÓN

Los Squamata son animales terrestres que se han independizado del agua. Uno de los

factores clave en esa emancipación es la presencia de un tegumento escamoso con baja permeabilidad al agua que también protege del

daño mecánico durante los desplazamientos por el substrato. Esa epidermis tiene seis capas constituidas de varios tipos de células, y sus capas más externas son periódicamente mudadas, como es bien conocido (SWADZBA *et al.*, 2016). Las escamas protegen el cuerpo, permiten el mantenimiento de la humedad, ayudan en la locomoción, ocasionalmente ayudan a la captura de presas y por último, pero no menos importante, alteran características de la superficie como la rugosidad, ayudando al camuflaje (ABO-ELENEEN & ALLAM, 2011; ALLAM *et al.*, 2017) o por el contrario produciendo iridiscencias y brillos.

Los Squamata presentan en sus escamas estructuras rígidas que consisten en una capa B (“b-layer”, de betaqueratina) que se encuentra por encima de la capa denominada meso y la capa A (“a-layer”), producidas por células de la parte basal de la epidermis (*stratum germinativum*). La capa beta está recubierta por la microornamentación externa, que es comúnmente denominada por la palabra alemana “oberhautchen” (que aquí llamaremos microornamentación y algún autor ha llamado también microestructura) y que corresponde con la b-layer (IRISH *et al.*, 1988). Esta capa frecuentemente presenta formas y dibujos tridimensionales microscópicos complejos que fueron descritos por primera vez por LEYDIG (1873). Estudios pioneros de esta microornamentación en Lacertini fueron los de KERBERT (1877) en *Lacerta agilis*, BLANCHARD (1880) en *Timon lepidus*, BRYANT *et al.* (1967) en *Zootoca vivípara*, SANMARTANO (1976), PETERSON (1984) en el *Lacerta viridis* complex y BOWKER *et al.* (1987) en *Podarcis bocagei* (u otra especie del gr. de *Podarcis hispanicus*). Cuando la capa beta y el oberhautchen maduran, no existen límites celulares coherentes entre ellas. En ese momento las celdas superficiales (o sus límites visibles) no necesariamente corresponden a límites

celulares (ARNOLD, 2002), por eso las llamaremos mejor celdas que células (ambas “cells”, en inglés). Además, esta microornamentación puede tener crestas o protuberancias (RUIBAL, 1968), también llamadas ultradermatoglifos (LARSEN *et al.*, 1963), dermatoglifos (BURSTEIN *et al.*, 1974), microdermatoglifos (DOWLING *et al.*, 1972), microestructura (PERRET & WEST, 1983) o microarquitectura (PETERSON, 1984).

Microornamentaciones similares (análogas, no homólogas) existen en artrópodos (ver por ejemplo LINDROTH, 1974; MACHADO, 1992; ORTUÑO & ARRIBAS, 1992). Uno de los modelos que aparecen con más frecuencia, el transversal, consiste en polígonos tan estirados transversalmente que no se distinguen los lados, y cuyos puntos de unión se distribuyen irregularmente (muy parecido al de los Lacertini). En su estado más desarrollado el aspecto es de finas líneas paralelas muy apretadas, confluentes; suele llevar asociada fenómenos de iridiscencia (LINDROTH, 1974). En los Lacertini aquí estudiados probablemente también producen la iridiscencia según el ángulo de incidencia de la luz; pero en carábidos por ejemplo pueden empezar a observarse a 40x, y en lacértidos la microornamentación es mucho más pequeña y sólo se observa a 400x o más.

Tanto las escamas de la base de la cola (a veces algo más levantadas) como las del vientre (normalmente muy rayadas y desgastadas por fricción con los sustratos) presentan microornamentaciones similares a las del dorso (BLANCHARD, 1880; ARNOLD, 2002). La microornamentación de las escamas ventrales está constituida por celdas en forma de tiras muy largas, paralelas (en ocasiones cuesta encontrar el límite) y perpendiculares al eje del cuerpo (BLANCHARD, 1880).

Morfológicamente, las diferencias que aparecen en las microornamentaciones de las escamas de los reptiles se deben a varios

factores como el tamaño celular, la forma y perfil de su superficie, la presencia o ausencia de fositas y la existencia de crestas longitudinales o protuberancias (ARNOLD, 2002).

Factores ambientales y evolutivos serían los responsables de la microescultura de las escamas haciendo que los individuos puedan adaptarse mediante las presiones de selección correspondientes, al medio en el que viven. También ha habido intentos de relacionar la microescultura con la sistemática (LEYDIG, 1883, PRICE, 1982; HARVEY & GUTBETLET, 1995; ROCHA-BARBOSA & MORAES E SILVA, 2009), con factores ecológicos (ejemplo GOWER, 2003; CROWE-RIDDELL *et al*, 2016; ALLAM *et al*, 2017) o con ambas cosas (RENOUS & GASC, 1989). Si bien entre grandes grupos parece que las micro-ornamentaciones son diferentes (en forma de mosaico poligonal en gecónidos o iguánidos, respecto a las tiras alargadas en lacértidos, o con crestas muy levantadas entre celdas como en algunos geckos), no parece dar “buenos caracteres” taxonómicos dentro de cada uno de los grupos (BLANCHARD, 1880), si bien en serpientes si tendría más utilidad, al menos para la diagnosis específica (LEYDIG, 1873; BEA, 1978, y otros).

Estas microornamentaciones parece que además confieren ventajas adaptativas. El modelo liso primitivo (el más extendido en los Lacertini) reduce la fricción y dificulta la adherencia de partículas en lagartos de suelo, especialmente en lugares húmedos. No obstante, ARNOLD (2002) indica que presenta un problema de reflectancia, especialmente en escamas grandes, que podría comprometer la crípsis de los animales. Algunos modelos secundarios habrían aparecido como adaptaciones secundarias para eliminar esos reflejos en las escamas grandes, especialmente en especies de sitios secos (menos adherencia) o que trepan en la vegetación lejos de las partículas del suelo. Las fositas, de tamaño

menor que la mayor parte de la longitud de onda del visible, no parecen tener relación con la reducción de la reflectancia.

Según este autor (ARNOLD, 2002), el patrón primitivo son celdas alargadas, en cinta o correa (“strap shaped”) estrechas con rebordes posteriores bajos y solapados, y superficies relativamente lisas. Los modelos derivados tienen más relieve y parecen haberse producido independientemente varias veces, un fenómeno desgraciadamente recurrente en los Lacertini en muchos caracteres y a muchos niveles, aunque afortunadamente, las reverciones son raras.

Una hipótesis cuando menos pintoresca es la de ALLAM *et al.* (2017) que hipotetizan que la microornamentación de la superficie de las escamas imita la topografía (sic., algo así como la textura) del hábitat donde viven los animales. Comparan los distintos modelos que observan con hierba, heno, desierto, la superficie de la costa o la de viejos troncos de árbol (sic.). Estas similitudes, podrían deberse a que una estructura de microornamentación similar a la del hábitat (aunque microscópica y no visible) debe tener un reflectancia de la luz similar y por lo tanto confiere una cierta crípsis en el paisaje, con lo cual, su hipótesis, aunque sin resolver la causa última de la similitud (selección natural, muy probablemente), no iría tan desencaminada como a primera vista parece sino que de hecho es una hipótesis muy atractiva.

MATERIAL Y MÉTODOS

Usualmente esta microornamentación ha sido estudiada mediante técnicas sofisticadas y difícilmente al alcance de mucha gente, como la microscopia electrónico de barrido (“scanning”) o mediante el uso de diversos esmaltes o resinas (FONTARNAU & BEA, 1987; ORTUÑO & ARRIBAS, 1992). No obstante, en este estudio se ha utilizado una técnica sencilla y fácil de realizar: esmalte de uñas trans-

parente, con el cual se obtiene un molde en negativo de la microescultura de las escamas, que es observable directamente al microscopio óptico. En todos los casos se depositó una gota en la región dorsolateral de animales conservados en alcohol. Es conveniente dejarlos secar unos minutos para que desaparezca en alcohol de la parte más sólida de las escamas (no así de la piel que las interconecta, que suele permanecer húmeda rezumando líquido del interior del ejemplar, pero que no interfiere en la obtención de los moldes).

Cuando la gota (que se extiende algo) está seca (o bastante sólida, normalmente algo flexible), con una aguja enmangada se va dando hacia afuera en el borde del área recubierta, hasta lograr levantar un poco la película plástica por sus bordes, y se va dando con la aguja por debajo de esta película para ir separándola de la piel del animal en toda su extensión. Cuando el proceso ya está avanzado, pueden usarse unas pinzas para arrancarlo todo sin tener que estar dando con la aguja. En caso de quedarse algo de esmalte inadvertidamente pegado al animal, éste se pone blanco mate al devolverlo al alcohol, con lo que es fácil de localizar y eliminar.

Otra cosa que puede ocurrir es que algún trozo de piel vieja o cerca de mudarse, se levante y se vaya con el esmalte al arrancarlo. No hay problema ya que esta piel vieja tiene en su parte interior de las escamas un contramolde natural en negativo de la microornamentación que se ha desarrollado (molde, en positivo) en la nueva escama subyacente. Más aún, trozos de muda, pegados a un portaobjetos (por ejemplo con muy poco esmalte) permiten estudiar la microornamentación sin hacer moldes. Afortunadamente estos trozos de muda son bastante traslucidos y permiten su estudio con un microscopio óptico. El resultado de estos trozos de muda por transparencia es tan bueno o incluso mejor que el de los moldes de esmalte o resina.

Las observaciones y fotografías han sido realizadas a través de un microscopio Leitz HM Lux® a 40x (escamas completas) o 400x y 1000x (microornamentación). Ver Apéndice 1 para ver los aumentos de cada una de las fotografías de las figuras.

Las especies estudiadas y sus localidades de procedencia se encuentran en el Apéndice 1.

Nota taxonómica: En el presente artículo se ha seguido la taxonomía actualmente aceptada (ver por ejemplo ARNOLD *et al.*, 2007 y <http://lacerta.de/>). Hemos considerado *D. nairensis* como especie aparte de *D. raddei*. La taxonomía interna de esta última no está muy clara y podría contener varios taxones actualmente bajo el nombre de *D. raddei* s.lat. Por el momento y debido a las diferencias morfológicas, etológicas y genéticas, hemos preferido mantener *D. nairensis* como taxón diferenciado y no como ssp. De *D. raddei*. Ambas posibilidades están abiertas (ver p.ej. BOBYN *et al.*, 1996, pero también OMELCHENKO *et al.*, 2016). También hemos considerado como válida *Darevskia (praticola) hungarica*, con gran diferencia genética y muy lejana geográficamente respecto a los otros taxones del complejo de *D. praticola* (*D. praticola* y *D. pontica*), tal y como muestran FREITAS *et al.* (2016a). Por último, también hemos considerado aparte *Darevskia dryada* que aunque no mostró diferencias genéticas consistentes con *D. clarkorum* (FU, 1999), pero que parece tener alguna pequeña diferencia en aspectos morfológicos, al menos con *D. clarkorum* (datos propios), y su estatus y los resultados de los estudios que se han hecho (ej. SCHMIDTLER *et al.*, 2002) podrían estar oscurecidos por el hecho de que al parecer es simpátrica en su localidad tipo con la verdadera *D. clarkorum*, según ALTUNISIK & EKSILMEZ (2018), lo que podría haber dado lugar a confusiones en los ejemplares estudiados o resultado en muestras compuestas de ambas. Por último, recientemente KURNAZ *et al.* (2019)

han sugerido que existe una tercera especie inédita y muy diferente dentro del grupo de *D. parvula*. Sin embargo estos autores han ignorado la lectotipificación de *D. parvula* hecha por ARRIBAS *et al.* (2018) que restringe la localidad tipo de la especie a la localidad de Artvin. Esta localidad cae dentro del área de la supuesta nueva especie, por lo que ese clade tan diferente no es otro que la verdadera *D. parvula* (s. str.), mientras que lo que KURNAZ *et al.* (2019) llaman “*D. parvula*” es lo que ARRIBAS *et al.* (2018) denominan “inland *D. adjarica*”, de estatus aun no claro a falta de un estudio más profundo de las localidades georgianas, y más cercana a *D. adjarica* que a *D. parvula*.

RESULTADOS

Seguiremos los diferentes caracteres morfológicos y su polaridad evolutiva sugeridos por ARNOLD (2002). Los resultados se encuentran de forma esquemática en la Tabla 1.

- Características de las escamas completas:

Superficie general de la escama: Todas las especies estudiadas presentan la superficie de las escamas lisa, excepto *Algyroides marchi* que parece presentar pequeñas fositas en su superficie.

La mayoría de especies de Lacertini presentan este modelo primitivo de superficie lisa, aunque *Iranolacerta* (no estudiada aquí) y *Apathya cappadocica* (no observado en el ejemplar de *A. c. wolteri* estudiado aquí) las tienen, según ARNOLD (2002). *Takydromus sexlineatus* tiene fosetas muy densas que ocupan prácticamente la mitad de superficie de la escama (en otros *Takydromus* la escama es lisa o no están estudiadas aun).

En *Algyroides* (al menos en *A. nigropunctatus* y *A. fitzingeri*, aparecen unos polígonos (¿pigmentarios?) doble de anchos que largos, y con generalmente con 4 a 6 caras, rodeando a

lo que aparentemente son poros (sensitivos) (Fig. 124).

Gallotiinae presenta el carácter variable: *Gallotia atlantica* presenta superficie lisa, mientras que *Psammodromus algirus* presenta fositas dispersas. También aparecen fositas en mayor o menor número en algún Eremiadini como *Australolacerta* y *Omanosausa jayakari* (no en *O. cyanura*) que también pueden ser más raramente lisas como en *Atlantolacerta*, *Adolfus jacksoni*, *A. vauereselli*, *Tropidosaura* sp. y *Poromera fordii* (ARNOLD, 2002). La presencia de estas fosetas podría estar relacionada con la aridez.

Pústulas en superficie de las escamas: Las escamas pueden presentar protuberancias (como montículos) en su superficie. Normalmente no existen (carácter primitivo), pero aparecen como carácter derivado en *Algyroides* (en las cuatro especies) y en *Adolfus africanus*, que curiosamente y hasta 1973 (ARNOLD, 1973) se consideraba un *Algyroides*. La convergencia no solo es a nivel macroscópico, sino microscópico, y probablemente está relacionada con modos de vida paralelos. Estas pústulas en las escamas han sido observadas en todas las especies de *Algyroides*, pero no en nuestra muestra de *A. fitzingeri* (Figs. 3, 5, 6, 9 y 12).

En *Iberolacerta martinezricai* (Fig. 26) y *Darevskia saxicola* (Fig. 55) aparecen unas máculas aparentes, especialmente en esa última, pero son más probablemente manchas pigmentarias en la escama y no protuberancias.

Tamaño de las escamas dorsales: Normalmente son pequeñas (carácter primitivo), pero aparecen ensanchadas (por fusión de escamas pequeñas, ARRIBAS, 1999) en todo o parte del cuerpo de *Psammodromus*, *Zootoca*, *Dinarolacerta*, *Algyroides*, *Takydromus*, *Adolfus*, *Holaspis*, *Philochtus hardeggi*, *Tropidosaura*, *Gastropholis*, *Ichnotropis* y *Ophisops*.

-Características de las celdillas de la microescultura

Forma de las celdas: Como ya indicamos, estas celdas visibles no tienen por qué corresponder con los límites de células. En todos los Lacertini estudiados aquí, las celdas tienen la forma típica ya descrita por ARNOLD (2002). Son estrechas (1-4 μm) y variablemente alargadas como tiras, orientadas transversalmente al eje anteroposterior de la escama, sobresaliendo un poco en su parte posterior, como si estuvieran ligerísimamente montadas sobre la celda siguiente (en algún *Gallotia*, el reborde del margen posterior está tan levantado que es casi perpendicular la superficie de la siguiente celda; ej. Fig. 121).

Margen de las celdas imbricado: El reborde posterior de las celdas, que puede estar un poco montado en la celda siguiente, normalmente apenas está imbricado y por lo tanto hace poco ángulo con la siguiente (carácter primitivo y más extendido).

En las muestras estudiadas aquí, solo *Algyroides nigropunctatus* parece tener el reborde posterior de las escamas claramente algo levantado (Fig. 13 y 14), y este carácter aparece bastante menos insinuado en *A. moreoticus* (Fig. 10, 11) y *A. marchi* (Fig. 8), sin que se observe que destaque nada en *A. fitzingeri* (Fig. 4).

Los caracteres derivados implican un reborde y ángulo bien marcado (*Gallotia*, *Phoenicolacerta laevis*, *Parvilacerta parva* –no *P. fraasii*– *Algyroides* spp., *Takydromus* spp., *Adolfus alleni* y *A. africanus*), o más raramente, que no haya imbricación e incluso exista un pequeño surco separando las celdas (*Nucras boulengeri* y *N. tessellatus*), o incluso reborde subidos entre celdas (*Heliobolus spekii*, *Ichnotropis* y *Pseuderemias*), según ARNOLD (2002). En la muestra estudiada en este trabajo, no se nota ese reborde levantado en *P. parva* (Fig. 114, 115, *contra* ARNOLD, 2002) ni tampoco en *P. fraasii* (Fig. 116, 117, 118).

Denticulación reborde posterior de celdas: El reborde posterior de las celdas puede ser liso, ondulado o con muescas. Si el reborde posterior de la celda está levantado, es más fácil que presente denticulaciones, según ARNOLD (2002).

En las muestras estudiadas aparecen rebordes posteriores irregulares (y hasta dentados) en *Darevskia derjugini* (Fig. 33, 34), *D. raddei raddei* (Fig. 41, 42), *D. r. vanensis* (Fig. 43) y *D. nairensis* (Fig. 44), en algunas especies del grupo de *D. rudis* [*D. r. obscura* –de Turquía (Fig. 72), pero no en nuestra muestra de Georgia (Fig. 73)–, *D. r. macromaculata* (Fig. 74, 75), *D. r. chechenica* (Fig. 78, 79), *D. r. swanetica* (Fig. 80), *D. bythinica bythinica* (Fig. 83, 84), *D. b. tristis* (Fig. 85, 86)], algunas *D. parvula* (de Turquía)(Fig. 88, 89), *Iberolacerta bonnali* (Fig. 19), *I. horvathi* (Fig. 20) y nuestra muestra de *I. monticola astur* (Fig. 23) (no en *I. m. monticola* de Galicia, zona más oceánica; Fig. 21), así como en *Teira dugesii* (Fig. 122, 123).

El carácter aparece, aunque menos marcado o solo en algunas zonas, en las cuatro especies de *Algyroides* (más en *A. moreoticus*, pero menos marcado o apenas visible en las otras) (Fig. 10, 11 para *A. nigropunctatus* y Fig. 10, 11 para *A. moreoticus*), en *Hellenolacerta graeca* (Fig. 15, 16), *Iberolacerta aurelioi* (Fig. 18), *I. martinezricai* (Fig. 27) y apenas marcado en nuestra *I. cyreni* (Fig. 28). Muy poco marcado en *Darevskia mixta* (Fig. 30), algo más en *D. dryada* (Fig. 31, 32) pero nada en *D. clarkorum*. También marcado en el grupo de *D. saxicola* [*D. saxicola* (Fig. 56, 57), *D. brauneri brauneri* (Fig. 49), *D. b. darevskii* (Fig. 50), *D. lindholdmi* (Fig. 52), *D. szczerbaki* (Fig. 53, 54)], *D. valentini valentini* (Fig. 65, 66), *D. v. lantzicyreni* (Fig. 67), *D. rudis bolkardaghica* (Fig. 81, 82), *D. portschinskii* (Fig. 87), algunas especies partenogenéticas como *D. armeniaca* (Fig. 95), *D. dahli* (Fig. 96), *D. rostombekowi* (Fig. 97) (pero no en *D. unisexualis* [Fig. 98, 99], *D.*

uzzelli [Fig. 103], *D. sapphirina* [Fig. 104], *D. bendimahiensis* [Fig. 105, 106] ni en el híbrido triploide entre *D. unisexualis* y *D. nairensis*), *Dalmatolacerta oxycephala* (Fig. 107, 108), *Dinarolacerta mosorensis* (solo en la muestra de Biokovo [Fig. 111], pero no marcado en Durmitor [Fig. 110], ni en *D. montenegrina* [Fig. 113]), *Apathya cappadocica* (Fig. 119) en zonas de *Parvilacerta fraasii* (Fig. 116, 117, 118) (pero no en *P. parva* [Fig. 114, 115]) y muy poco en *D. (p) hungarica* (Fig. 64).

Estas denticulaciones (según ARNOLD, 2002) pueden ser dispersas e irregulares (p ej. *Algyroides moreoticus*, en grupos distintos - *Poromera foordi*- o campos de espinas -*Gallotia stehlini*-; ARNOLD, 2002). El modelo más primitivo y extendido es que este reborde sea liso. Raramente aparece algo denticulado (*Psammodromus* spp -pequeños-, *Gallotia* -*G. atlantica* y *G. gallotii*- y dentro de *Algyroides*, solo en *A. moreoticus*. Y sólo excepcionalmente grandes campos de espinas muy desarrolladas (como en *G. stehlini*).

Crestas longitudinales: En algunos grupos, las celdas en tira pueden presentar crestas longitudinales que las cruzan anteroposteriormente, convergiendo (como en *Takydromus*) o divergiendo (como en *Pilochortus*), corriendo paralelos o anastomosándose, como en *Psammodromus algirus*. ARNOLD (2002) dice que observó este carácter en *Parvilacerta parva* (no en *P. fraasii*). En nuestras muestras no se observa ni en *P. parva* ni en *P. fraasii*, al menos a los aumentos utilizados.

En otros grupos de Lacertidae puede existir reticulación o crestas alrededor, ligeramente levantadas rodeando estas celdas (ARNOLD, 2002).

Perfil de la superficie de las celdas: La superficie de las celdas es plana en todas las especies estudiadas, raramente (en otros grupos como en algunos Eremiadini) hundidas como platos por el centro (hundidas solo en

Ichnotropis, algunos *Pedioplanis* y *Ophisops*) (ARNOLD, 2002).

Las formas poligonales están reservadas a algunos géneros de Eremiadini (*Heliobolus*, *Ichnotropis*, *Pedioplanis* y *Ophisops*, y no en todas las especies de esos géneros; Ver ARNOLD, 2002).

Crestas longitudinales: El carácter primitivo es que estén ausentes, como en casi todos los Lacertini (y todos los aquí estudiados) y *Psammodromus* spp. pequeños. El carácter derivado es que estén presentes como en los *Psammodromus* spp. grandes, los *Takydromus* (todos los estudiados por ARNOLD (2002), *Gastropholis* spp., *Philochortus hardeggeri*, y algunos *Ophisops* como *O. leschenaultii* y *O. minor* (ARNOLD, 2002).

Dimensiones de las celdas (en sentido anteroposterior): En la mayor parte de lacértidos suelen ser estrechas (o cortas anteroposteriormente, si se prefiere), de entre 2 y 10 µm. La inmensa mayoría de las especies estudiadas en este artículo pertenecen a esta categoría "normal" (carácter primitivo) pero algunos taxa presentan celdas más estrechas y apretadas como en las cuatro especies de *Algyroides* (Fig.3-14), en el complejo de *Darevskia praticola* (los tres taxa estudiados; Fig. 59, 61, 64), *Dinarolacerta mosorensis* (Fig. 109-111) (no perceptible en *D. montenegrina* [Fig. 112, 113]) y las dos *Parvilacerta* (*P. parva* [Fig. 114-115] y *P. fraasii* [Fig. 116-118]). Las muestras que hemos estudiado aquí de *Parvilacerta* apenas tienen celdas mucho más estrechas que las de otros Lacertini (*Dinarolacerta*, o *Darevskia praticola* s. lat. Por ejemplo).

Según ARNOLD (2002) las celdas de tamaño normal (primitivo), de entre 2 y 10 µm, aparecen en *Psammodromus algirus*, *Zootoca*, *Timon*, *Lacerta*, *Iberolacerta*, *Dinarolacerta*, *Dalmatolacerta*, *Iranolacerta*, *Darevskia*, *Hellenolacerta*, *Apathya*, *Phoenicolacerta*, *Teira*,

Podarcis, *Takydromus* spp, *Australolacerta*, *Omanosaura*, *Adolfus* spp. *Holaspis*, *Gastropholis*, *Nucras*, *Philochortus*, *Latastia*, *Heliobolus* y *Meroles*.

El modelo derivado (de menos de 2 μm), de celdillas muy estrechas, estaría presente según ARNOLD (2002) en *Psammodromus* spp. – especies pequeñas-, *Gallotia*, *Parvilacerta*, *Atlantolacerta*, *Algyroides*, *Takydromus amurensis*, *Adolfus vauereselli*, *Tropidosaura*, *Poromera foordi* y *Ophisops elegans*). Existe otro modelo derivado, mucho más ancho, mayores de 10 μm , no presente en las especies aquí estudiadas, pero que parece según ARNOLD (2002) en *Ichnotropis*, *Pseuderemias*, algunos *Pedioplanis* y *Ophisops* spp.

Fosetas en las celdas: No aparecen en ninguna de las especies estudiadas aquí. Según ARNOLD (2002) existen en Gallotiinae (*Psammodromus algirus*), en Lacertini (en *Iranolacerta* y *Apathya*) y en numerosos Eremiadini como *Nucras* spp, *Gastropholis* spp, etc. Nosotros no las hemos detectado en nuestra muestra de *Apathya c. wolteri* (Fig. 119) aunque es posible que puedan existir y verse a más aumentos que los alcanzados aquí.

Pústulas en las celdas: Según ARNOLD (2002) existen en *Algyroides*, aunque como en el caso anterior, hacen falta más aumentos para poder observarlas.

Como puede verse, existe una notable uniformidad en todos los géneros de Lacertini estudiados. Dentro de las pocas diferencias encontradas, algunas especies que viven en el suelo presentan, independientemente de su parentesco, quillas en las escamas (*Darevskia chlorogaster* complex, *D. praticola* complex o *Algyroides* spp.). Este carácter parece estar relacionado de algún modo con el desplazamiento entre la vegetación a ras de suelo. El tamaño de las celdillas (más estrechas de lo normal y primitivo) aparece más o menos marcado en *Algyroides* spp, *Darevskia praticola*

complex, *Parvilacerta* spp y en *Dinarolacerta mosorensis* (aunque no en *D. montenegrina*) y es difícil de interpretar. Excepto en *Dinarolacerta*, en las otras especies coincide que son especies de suelo o de interfaz suelo-roca, y podría tener que ver con la reflectancia (imitar la de la vegetación entre la que se mueven). El caso de *Dinarolacerta*, muy saxícola, y que probablemente es el grupo hermano de *Algyroides*, podría tener un origen filogenético en su relación con *Algyroides*. Si la hipótesis de ABO-ELENEEN & ALLAM (2011) es cierta, estas tiras apretadas imitarían, al menos en lo que a su reflectancia se refiere, la de la hierba del hábitat en el que viven. También podrían tener que ver en el suelo con el “detaching dirty”, un efecto antiadherente, evitando, especialmente en hábitats húmedos, la adherencia de partículas del suelo a las escamas.

En escamas relativamente planas, existe una amplia reflectancia según el ángulo de incidencia (ARNOLD, 2002; Fig. 14), mientras que en las granulares esta reflectancia es puntual y solo en un ángulo muy concreto.

No encontramos ninguna relación coherente entre la humedad o sequedad del hábitat y el tipo de microornamentación de las diferentes especies.

Por taxa estudiados

Archaeolacerta (*A. bedriagae bedriagae* y *A. b. paessleri*) (Fig. 1,2) presenta los patrones primitivos del grupo: celdas alargadas, planas y moderadamente estrechas, sin reborde posterior levantado ni irregular o con denticulaciones. Escamas sin quillas, fosetas, ni pústulas.

Algyroides (Fig. 3-14) se aparta en algunos de sus caracteres del patrón primitivo. Sus celdas son alargadas y planas, pero bastante estrechas comparadas con otros géneros. El reborde posterior, parece levemente más levantado en alguna zona (pero no en general)

de *A. marchi*, *A. moreoticus* y *A. nigropunctatus*, aunque no lo apreciamos en *A. fitzingeri*. El reborde posterior de las escamas aparece algo irregular y denticulado en *A. moreoticus*, y levemente insinuado o presente en *A. marchi* y *A. fitzingeri*, o apenas visible (pero también presente) en *A. nigropunctatus*. Escamas aquilladas en las 4 especies. *Algyroides marchi* parece tener pequeñas fosetas en la superficie de las escamas. Excepto *A. fitzingeri* en el que apenas se notan pústulas en las escamas, las otras tres especies las presentan bien visibles.

Hellenolacerta (*H. graeca*) (Fig. 15, 16) presenta los patrones primitivos del grupo: celdas alargadas, planas y moderadamente estrechas, sin reborde posterior levantado, aunque por zonas se aprecia ligeramente irregular. Escamas sin quillas, fosetas, ni pústulas,

Iberolacerta (ocho especies del N de la península Ibérica, Pirineos, E de los Alpes y cadenas Dináricas) (Fig. 17-28) presenta los patrones primitivos de los Lacertini: celdas alargadas, planas y moderadamente estrechas, sin reborde posterior levantado. Escamas sin quillas, fosetas, ni pústulas. Algunas especies presentan el reborde posterior de las celdas irregular o ligeramente denticulado. Lo hemos encontrado claramente denticulado en *I. bonnali*, *I. horvathi* e *I. m. astur*, mientras que solo más ligeramente desarrollado en *I. aurelioi*, *I. martinezricai* e *I. cyreni*.

Darevskia es un género muy extenso que en general muestra los patrones primitivos de los Lacertini. Todas tienen las celdas alargadas, planas y moderadamente estrechas, sin reborde posterior levantado. *Darevskia defilippii* por ejemplo (entre otras, ver más abajo), presenta estados primitivos en absolutamente todos los caracteres estudiados. El grado de desarrollo de la irregularidad del reborde posterior (derivado) presenta muchos grados de desarrollo. Es bien irregular en *D. derjugini*, *D. raddei raddei*, *D. raddei vanensis*, *D. nairensis*

(raramente más liso por zonas) y algunos taxones del grupo de *D. rudis* (*D. r. obscura* –en el ej. turco estudiado, no en el georgiano–, *D. r. macromaculata*, *D. r. chechenica*, *D. r. swanetica*, *D. bithynica bithynica* y *D. b. tristis*). Esta irregularidad o crenulación aparece muy limitada o poco desarrollada pero aun adivinable en *D. mixta* (apenas discernible en nuestra muestra), *D. dryada*, *D. brauneri brauneri*, *D. b. darevskii*, *D. lindholdmi*, *D. szczerbaki*, *D. saxicola*, *D. valentini valentini*, *D. v. lantzicyreni*, *D. rudis bolgardaghica*, *D. parvula* (pero solo en una muestra de Kiliçkaya, Tr), las partenogenéticas (*D. armeniaca*, *D. dahli*, *D. rostombekowi*, pero no en las otras especies unisexuales –*D. unisexualis*, *D. uzzelli*, *D. sapphirina*, *D. bendimahiensis* o el híbrido triploide–). Algunos taxa tienen celdas bastante estrechas: hasta cierto punto parece ser en *D. chlorogaster*, y en el grupo de *D. praticola* [*D. (p.) praticola*, *D. (p.) pontica* y *D. (p.) hungarica*, en esta última algo menos marcado en nuestra muestra]. Todas las especies tienen escamas sin quillas, fosetas, ni pústulas (excepto *D. chlorogaster*, en realidad un complejo de varios taxones y los taxa del complejo de *D. praticola* con escamas claramente aquilladas).

Dalmatolacerta (*D. oxycephala*) presenta los patrones primitivos del grupo: celdas alargadas, planas y moderadamente estrechas, sin reborde posterior levantado ni irregular (puede aparecer ligeramente irregular). Escamas sin quillas, fosetas, ni pústulas.

Dinarolacerta (*D. mosorensis* y *D. montenegrina*) también presenta los patrones primitivos del grupo: celdas alargadas, planas y sólo moderadamente estrechas en *D. montenegrina*, pero bastante estrechas en *D. mosorensis*, todas sin reborde posterior levantado. El reborde posterior puede aparecer irregular en alguna muestra (ej. Biokovo) pero no lo parece en Durmitor ni en *D. montenegrina* de Prokletije. Escamas sin quillas, fosetas, ni pústulas.

Parvilacerta (*P. parva* y *P. fraasii*) presenta varias características singulares. Aunque ARNOLD (2002) indica que *P. parva* tiene los rebordes posteriores de las celdas levantados, pero nosotros no hemos observado este carácter en nuestra muestra (ni en *P. fraasii*, cosa que sí coincide con ARNOLD, 2002). Este reborde posterior es liso en *P. parva*, pero puede ser más o menos liso o irregular (por zonas) en *P. fraasii*.

Apathya (*A. cappadocica*) presenta los patrones primitivos del grupo: celdas alargadas, planas y moderadamente estrechas, sin reborde posterior levantado, pero sí irregular. Escamas sin quillas, fosetas, ni pústulas.

Teira (*T. dugesii*) presenta también los patrones primitivos del grupo: celdas alargadas, planas y moderadamente estrechas, sin reborde posterior levantado, pero muy irregular y dentado. Escamas sin quillas, fosetas, ni pústulas.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

A la luz de los resultados obtenidos, parece que el uso de la microornamentación de las escamas en taxonomía es limitado, como mucho algunos caracteres derivados parecen ser compartidos independientemente por diversos pequeños grupos no directamente relacionados entre sí. Presenta un notable grado de variación y probablemente de homoplasia, como ocurre con tantos caracteres en Lacertini. Tampoco está claramente ligado a condiciones determinadas del medio, pese a que es posible que tenga una cierta importancia en mecanismos como la evapotranspiración y quizá en la crípsis mediante su influencia en la reflectancia de las escamas.

-*Algyroides* resulta bastante característico entre los Lacertini estudiados, pero sus caracteres derivados presentan una distribución muy irregular y desigual en las distintas especies (*A.*

fitzingeri es el menos diferente a otros Lacertini en nuestras muestras). *Dinarolacerta mosorensis* (pero no *D. montenegrina*) presenta alguna característica como la anchura de las celdillas, similar a *Algyroides*, lo que es coherente con su posible cercanía a ese género. En este caso si habría una cierta señal filogenética en ese carácter.

-En géneros amplios como *Iberolacerta* o sobre todo *Darevskia*, existe mucha variación. Por ejemplo, el reborde posterior de las celdas irregular aparece disperso por el género, como en *I. bonnali*, *I. horvathi* e *I. m. astur*, y menos marcado en otras como *I. galani*, *I. martinezricai*, *I. aurelioi* e *I. m. monticola*, especies completamente mezcladas en los árboles filogenéticos con las anteriores (en general, el carácter está presente en el género y se expresa en las distintas especies en distinto grado). Hay completa variación incluso en un grupo pequeño como las *Pyrenesaura*, donde el carácter no es visible en *I. aranica*, o está plenamente desarrollado en *I. bonnali*.

Darevskia es un género muy extenso que en general muestra los patrones primitivos de los Lacertini. Algunas especies muestran todos los caracteres primitivos, como *Darevskia defilippii*, *D. clarkorum*, *D. adjarica* o los taxones cercanos a *D. caucasica* (*D. c. caucasica*, *D. c. vedenica*, *D. daghestanica*), *D. alpina*, alguna ssp de *D. rudis* (*D. r. rudis* y *D. r. bischoffi*), así como las partero genéticas *D. uzzelli*, *D. bendimahiensis* y *D. sapphirina*. El grado de desarrollo de la irregularidad del reborde posterior nos arroja algunos grupos naturales como el de *D. raddei* (característico a nivel osteológico e insertado en el "grupo caucasica" de MURPHY et al, 2000): *D. raddei raddei*, *D. raddei vanensis*, *D. nairensis*; también del complejo de *D. rudis* (*D. r. obscura*, *D. r. macromaculata*, *D. r. chechenica*, *D. r. swanetica*, *D. bithynica bithynica*, *D. b. tristis* y *D. rudis bolkardaghica*) y la cercana *D. valentini* (*D. valentini valentini*, *D. v. lantzicyreni*).

También muestra diferencia entre nuestra muestra de *D. clarkorum* (reborde liso) y *D. dryada* (reborde irregular); y aparece marcado en todas las especies afines a *D. saxicola* (MURPHY *et al*, 2000), como *D. brauneri brauneri*, *D. b. darevskii*, *D. lindholdmi*, *D. szczyrbaki* y *D. saxicola*.

Esta crenulación en el reborde posterior de las celdas aparece en algunas especies partenogenéticas como *D. armeniaca*, *D. dahli*, *D. rostombekowi*, pero no en las otras como *D. unisexualis*, *D. uzzelli*, *D. sapphirina*, *D. bendimahiensis* o el híbrido triploide. En las partenogenéticas que sí presentan algo de crenulación, parece una regla que el carácter se parezca más a como lo tenga la especie paterna que a la materna. Así, *D. armeniaca* tiene el carácter moderadamente desarrollado como las dos especies posibles paternas (*D. valentini* o *D. portschinskii* –ver TARKHNISHVILI *et al*, 2017-) y más visible que en la materna, *D. mixta*. *Darevskia dahli*, de reborde moderadamente irregular, lo tiene como *D. portschinskii* (la especie paterna) y más desarrollado que la materna, *D. mixta*. *Darevskia rostombekowi*, lo tiene como la paterna *D. portschinskii* y mucho menos desarrollado que la materna, *D. raddei* que lo presenta muy desarrollado. *Darevskia unisexualis*, que no lo presenta desarrollado, es más similar a la especie paterna *D. valentini*, que lo presenta moderado, que a la materna *D. nairensis* que lo tiene mucho más desarrollado. Las tres especies partenogenéticas que presentan el reborde posterior de las celdas liso (*D. uzzelli*, *D. sapphirina* y *D. bendimahiensis*) se parecen también más a su especie paterna, que apenas lo presenta desarrollado (probablemente todas *D. valentini lantzicyreni* s.lat) que a sus maternas que lo presentan muy desarrollado (*D. nairensis* para la primera y *D. raddei vanensis* para las dos últimas) (FREITAS *et al*, 2016b). Sin embargo, el híbrido triploide entre *D. unisexualis* (hembra partenogenética,

sin el carácter) y un macho de *D. nairensis* (con el carácter bastante desarrollado) lo tiene, como excepción a la regla arriba expresada, igual que la madre (de la que tiene dos dotaciones genéticas), es decir, sin presentar el carácter.

Las especies de *Parvilacerta* también aparecen unidas por el carácter derivado de la reducida anchura de las celdas (y la denticulación del reborde posterior de las celdas, según ARNOLD 2002, aunque nosotros no lo hemos observado en *P. parva*).

También algunos otros taxa parecen tener celdas bastante estrechas: hasta cierto punto parece ser así en *D. chlorogaster* (en realidad un complejo de varios taxones) y en el complejo de *D. praticola* [*D. (p.) praticola*, *D. (p.) pontica* y *D. (p.) hungarica*, esta última algo menos marcado en nuestra muestra]. Todas estas especies viven en el suelo y tienen escamas aquilladas probablemente relacionadas con el desplazamiento entre la vegetación. Las celdas estrechas (también en *Algyroides* y las *Parvilacerta* –al menos en parte-) podrían estar relacionadas con la cripsis en el suelo.

AGRADECIMIENTOS

Mucha gente ha contribuido en los últimos 30 años con ejemplares a este y otros estudios. Nada de esto hubiera sido posible sin su ayuda. Cabe citar (en orden alfabético, que no necesariamente de importancia) a Wolfgang Böhme (Bonn), Giorgio Colombetta (Trieste), Ilya S. Darevsky (†) (San Petersburgo), Igor Doronin (San Petersburgo), Claude P. Guillaume (Montpellier), Souad Hraoui-Bloquet (Beirut), Çetin Ilgaz (Izmir), Benedetto Lanza (Florenza), Katarina Ljubisavljevic (Podgorica), Bob Murphy (Ontario), Göran Nilson (Goteborg), Evgeny Roytberg (Bonn), Josef F. Schmidtler (Munich), Anatoly Tokar (Kiev) y Boris Tuniyev (Sochi).

REFERENCIAS

- ABO-ELENEEN, R.E. & ALLAM, A.A. (2011): Comparative morphology of the skin of *Natrix tessellata* (Family: Colubridae) and *Cerastes vipera* (Family: Viperidae). *Zoolog. Sci.* 28 (10), 743–748.
- ALLAM, A. A.; ABO-ELENEEN, R. E. & OTHMAN, S. I. (2017): Microesculture of scales in selected lizard species. *Saudi Journal of Biological Sciences.* 26(1): 129–136.
- ALTUNISIK, A. & EKSILMEZ, H. (2018): Demographic life history traits in a population of a critically endangered species, *Darevskia dryada* (Darevsky & Tuniyev, 1997). *Animal Biology*, 68 (2018): 27-37. DOI: <https://doi.org/10.1163/15707563-17000092>
- ARNOLD, E.N. (2002): History and function of scale microornamentation in lacertid lizards. *Journal of Morphology*, 252 (2): 145-169.
- ARNOLD, E. N.; ARRIBAS, O. J. & CARRANZA, S. (2007): Systematics of the Palearctic and Oriental lizard tribe Lacertini (Squamata: Lacertidae: Lacertinae), with descriptions of eight new genera. *Zootaxa*, 1430, 1 – 86.
- ARRIBAS, O.; ÇETIN, I & KUMLUTAS, Y. (2018): Reevaluation of the intraspecific variability in *Darevskia parvula* (Lantz and Cyren, 1913): an integrated approach using morphology, osteology and genetics (Squamata: Lacertidae). *Zootaxa*. 4472:71–099.
- BEA, A. (1978): Contribución a la sistemática de *Vipera seoanei* Lataste, 1879 (Reptilia, Viperidae) I. Ultraestructura de la cutícula de las escamas. *Butll. Inst. Cat. Hist. Nat.* 42 (secc. Zool. 2): 107-118.
- BOBYN, M.L.; DAREVSKY, I.S.; KUPRIYANOVA, L.A.; MACCULLOCH, R.D.; UPTON, D.E.; DANIELYAN, F.D. & MURPHY, R.W. (1996): Allozyme variation in populations of *Lacerta raddei* and *Lacerta nairensis* (Sauria: Lacertidae) from Armenia. *Amphibia-Reptilia*, 17 (3): 233-246.
- BOWKER, R.G.; SPINDLER, H.S.; TILDEN A.; BAIROS, V.A. & MURRAY, R. (1987): Reflections on lizard skin: the ultrastructure of the scales of *Cnemidophorus exsanguis* and *Podarcis bocagei*. In: Van Gelder, J.J.; Strijbosch, H.& Bergers, P.J.M.(editors). Proc 4th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica. Nijmegen: Societas Europaea Herpetologica. p 83–86.
- BRYANT, S.V.; BREATHNACH, A.S. & BELLAIRS, A. D'A. (1967): Ultrastructure of the epidermis of the lizard (*Lacerta vivipara*) at the resting stage of the sloughing cycle. *J. Zool. Lond.* 152:209–219.
- BURSTEIN, N.; LARSEN, K.R. & SMITH, H.M.(1974): A preliminary survey of dermatoglyphic variation in the lizard genus *Sceloporus*. *J. Herpetol.* 8:359–369.
- DOWLING, H.G.; GILBOA, I.; GENNARO, J.F. & GENNARO, A.L. (1972): Microdermatoglyphics: a new tool for reptile taxonomy (Abstract). *Herpetol. Rev.* 4:200.
- FONTARNAU, R. & BEA, A. (1987): A Quick, Simple Method of Replicating for Scanning Electron Microscopy Applied to the Oberhäutchen Micro-Ornamentation Study. *Journal of Herpetology*, 21 (4): 366-369.
- FREITAS, S.; VAVAKOU, A.; ARAKELYAN, M.; DROVETSKI, S.V.; CRNOBRNJA-ISAILOVIC, J.; KIDOV, A.A.; COGALNICEANU, D.; CORTI, C.; LYMBERAKIS, P.; HARRIS, D.J. & CARRETERO, M.A. (2016a): Cryptic diversity and unexpected evolutionary patterns in the meadow lizard, *Darevskia praticola* (Eversmann, 1834). *Systematics and Biodiversity*, 14 (2): 1-14. DOI 10.1080/14772000.2015.1111267
- FREITAS, S.; ROCHA, S.; CAMPOS, J. ; AHMADZADEH, F.; CORTI, C. ; SILLERO, N. ; ILGAZ, C.; KUMLUTAŞ, Y. ; ARAKELYAN, M. ; HARRIS, D.J. & CARRETERO, M.A. (2016b): Parthenogenesis through the ice ages: A biogeographic analysis of Caucasian rock lizards (genus *Darevskia*). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 102: 117–127.
- FU, J. (1999): *Phylogeny of Lacertid Lizards (Squamata: Lacertidae) and the evolution of the unisexuality*. Ph. Dr. Thesis. Department of Zoology. University of Toronto. 183 pp.

- GOWER, D.J. (2003): Scale microornamentation of Uropeltid snakes. *J. Morphol.* 258:249–268.
- HARVEY, M.B. & GUTBERLET, R.L. (1995): Microstructure, evolution and ontogeny of scales in Cordylid and Gerrhosaurid Lizards. *J. Morphol.* 226: 121–139.
- IRISH, F.J.; WILLIAMS, E.E.; SELING, E. (1988): Scanning electron microscopy of changes in epidermal structure occurring during the shedding cycle in squamate reptiles. *J. Morphol.* 197: 105–126.
- KERBERT, G. (1877): Ueber die Haut der Reptilien und anderer Wirbelthiere. *Archiv für mikr. Anatomie*, XIII: 205.
- KURNAZ, M; KUTRUP, B; HOSSEINIAN-YOUSEFKHANI, S; KOC, H; BÜLBÜL, U. & EROGLU, A. I. (2019): Phylogeography of the red-bellied lizard, *Darevskia parvula* in Turkey. Mitochondrial DNA. Part A. 1-11 [https://doi.org/10.1080/24701394.2019.1580270]
- LARSEN, K.N.; BURSTEIN, N.; SMITH, H.M. (1973): Phylogenetic trends in the ultra dermatoglyphics of the lizard genus *Sceloporus*. *HISS News* 1:12.
- LEYDIG, F. (1873): Über die äusseren Bedeckungen der Reptilien und Amphibien. *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 9: 753–794.
- LINDROTH, C.H. (1974): On the elytral microsculpture of carabid beetles (Col. Carabidae). *Ent. scand.* 5 (3-4): 251-264.
- MACHADO, A.(1992): *Monografía de los carábidos de las Islas Canarias (Insecta, Coleoptera)*. Instituto de Estudios Canarios. La Laguna. 734 pag.
- MURPHY, R.W.; FU, J.; MACCULLOCH, R.D.; DAREVSKY, I.S. & KUPRIYANOVA, L.A. (2000): A fine line between sex and unisexuality: the phylogenetic constraints on parthenogenesis in lacertid lizards. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 130 (4), 527–549. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1096-3642.2000.tb02200.x>
- OMELCHENKO, A.V.; GIRNYK, A.E. ; OSIPOV, F.A.; VERGUN, A.A. ; PETROSYAN, V.G. ; DANIELYAN, F.D. ; ARAKELYAN, M.S. & RYSKOV, A.P. (2016): Genetic differentiation among natural populations of the lizard complex *Darevskia raddei* as inferred from genome microsatellite marking. *Russian Journal of Genetics*, 52 (2): 231-235.
- ORTUÑO, V.; ARRIBAS, O. (1992): El complejo poblacional de *Abax pyrenaicus* Dejean, 1828 (Col. Caraboidea, Pterostichidae). *Graellsia*, 48: 109-120
- PERRET, J.-L.; WUEST, J.(1983): La microstructure des écailles de quelques Scincides africains et plearctiques (Lacertilia), observé au microscope électronique a balayage, II. *Rev. suisse Zool.* 90:913–928.
- PETERSON, J.A.(1984): The scale microarchitecture of *Sphenodon punctatus*. *J. Herpetol.* 18:40–47.
- ROCHA-BARBOSA, O. & MORAES E SILVA, R.B.(2009): Analysis of the microstructure of Xenodontinae snake scales associated with different habitat occupation strategies. *Braz. J. Biol.* 69 (3): 919–923.
- RUIBAL, R. (1968): The ultrastructure of the surface of lizard scales. *Copeia*, 1968:698–703.
- SAMMARTANO, F.(1976): Microornamentazioni delle scaglie di alcuni sauri. *Animalia*, 3:195–205.
- SWADZBA, E.; KHANNOON, E.R.; MASLAK, R. & RUPIK, W. (2016): The structural and ultrastructural comparative studies of skin differentiation in two lepidosaurian species – sand lizard (*Lacerta agilis* L.) and Egyptian cobra (*Naja haje* L.). *Cracoviensia Series Botanica*, 58 (1): 59.
- TARKHNISHVILI, D.; MURTSKHVALADZE, M & ANDERSON, C. L. (2017): Coincidence of genotypes at two loci in two parthenogenetic rock lizards: how backcrosses might trigger adaptive speciation *Biological Journal of the Linnean Society*, 2017, 121, 365–378

TAXA	MICROORNAMENTACION				ESCAMA	
	CELDA EN FORMA DE TIRAS ALARGADAS	REBORDE POSTERIOR CELDAS LEVANTADO	DENTICULAC. REBORDE POSTERIOR CELDAS	ANCHURA CELDAS	FOSETAS SUPERFICIE ESCAMAS	PUSTULAS SUPERFICIE ESCAMAS
<i>Archaeolacerta b.bedriagae</i>	0	0	0	0	0	0
<i>A. bedriagae paessleri</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Algyroides fitzingeri</i>	0	0	0 (1)	1/0	0	0
<i>Algyroides marchi</i>	0	0 (1)	0 (1)	1/0	1	1
<i>Algyroides moreoticus</i>	0	0 (1)	1	1/0	0	1
<i>Algyroides nigropunctatus</i>	0	(1)	0 (1)	1/0	0	1
<i>Hellenolacerta graeca</i>	0	0	(1)	0	0	0
<i>Iberolacerta aranica</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Iberolacerta aurelioi</i>	0	0	0 (1)	0	0	0
<i>Iberolacerta bonnali</i>	0	0	1	0	0	0
<i>Iberolacerta horvathi</i>	0	0	1	0	0	0
<i>Iberolacerta m. monticola</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Iberolacerta monticola astur</i>	0	0	1	0	0	0
<i>Iberolacerta galani</i>	0	0	0 (1)	0	0	0
<i>Iberolacerta martinezricai</i>	0	0	0 (1)	0	0	0
<i>Iberolacerta cyreni castiliana</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Dalmatolacerta oxycephala</i>	0	0	0 (1)	0	0	0
<i>Dinarolacerta mosorensis</i>	0	0	0 / 1	0 (1)	0	0
<i>Dinarolacerta montenegrina</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Parvilacerta parva</i>	0	0	0	0 (1)	0	0
<i>Parvilacerta fraasii</i>	0	0	0 / 1	0 (1)	0	0
<i>Apathya cappadocica wolteri</i>	0	0	0 (1)	0	0	0
<i>Gallotia gallotii</i>	0	0	1	0	0	0
<i>Teira dugesii</i>	0	0	1	0	0	0

Tabla 1: Tabla resumen de los principales caracteres de la microornamentación de las escamas en los taxones estudiados (excepto *Darevskia*). Códigos: 0=ausente; 1=presente; (0) o (1)=carácter presente, pero de forma atenuada o poco visible; 0/1= ambos caracteres presentes en proporciones similares.

TAXA	MICROORNAMENTACION				ESCAMA	
	CELDA EN FORMA DE TIRAS ALARGADAS	REBORDE POSTERIOR CELDAS LEVANTADO	DENTICULAC. REBORDE POSTERIOR CELDAS	ANCHURA CELDAS	FOSETAS SUPERFICIE ESCAMAS	PUSTULAS SUPERFICIE ESCAMAS
<i>Darevskia clarkorum</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Darevskia mixta</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Darevskia dryada</i>	0	0	0 (1)	0	0	0
<i>Darevskia derjugini</i>	0	0	1 (0)	0	0	0
<i>Darevskia daghestanica</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Darevskia c. caucasica</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Darevskia caucasica vedenica</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Darevskia chlorogaster</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Darevskia raddei raddei</i>	0	0	1 (0)	0	0	0
<i>Darevskia raddei vanensis</i>	0	0	1	0	0	0
<i>Darevskia nairensis</i>	0	0	(0)1	0	0	0
<i>Darevskia defilippii</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Darevskia b. brauneri</i>	0	0	0 (1)	0	0	0
<i>Darevskia b. darevskii</i>	0	0	0 (1)	0	0	0
<i>Darevskia lindholmi</i>	0	0	0 (1)	0	0	0
<i>Darevskia szczerbaki</i>	0	0	0 (1)	0	0	0
<i>Darevskia saxicola</i>	0	0	0 (1)	0	0	0
<i>Darevskia alpina</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Darevskia (p.) praticola</i>	0	0	0	0 (1)	0	0
<i>Darevskia (p.) pontica</i>	0	0	0	0 (1)	0	0
<i>Darevskia (p.) hungarica</i>	0	0	0 (1?)	0 (1)	0	0
<i>Darevskia v. valentini</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Darevskia v. lantzcicyreni</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Darevskia r. rudis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Darevskia r. bischoffi</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Darevskia r. obscura</i>	0	0	1	0	0	0
<i>Darevskia r. macromaculata</i>	0	0	1	0	0	0
<i>Darevskia r. mirabilis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Darevskia r. chechenica</i>	0	0	1 (0)	0	0	0
<i>Darevskia rudis swanetica</i>	0	0	1	0	0	0
<i>Darevskia r. bolgardaghica</i>	0	0	0 (1)	0	0	0
<i>Darevskia bithynica bithynica</i>	0	0	1	0	0	0
<i>Darevskia b. tristis</i>	0	0	1	0	0	0
<i>Darevskia portschinskii</i>	0	0	0 (1)	0	0	0
<i>Darevskia parvula</i>	0	0	0 / 1	0	0	0
<i>Darevskia adjarica</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Darevskia armeniaca (p)</i>	0	0	0 (1)	0	0	0
<i>Darevskia dahli (p)</i>	0	0	0 (1)	0	0	0
<i>Darevskia rostombekowi (p)</i>	0	0	0 (1)	0	0	0
<i>Darevskia unisexualis (p)</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Darevskia unisexualis x D. nairensis (Triploide)(p)</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Darevskia uzzelli (p)</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Darevskia sapphirina (p)</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Darevskia bendimahiensis (p)</i>	0	0	0	0	0	0

Tabla 1 (cont.): género *Darevskia*. Códigos: 0 = ausente; 1 = presente; (0) o (1) = carácter presente, pero de forma atenuada o poco visible; 0/1 = ambos caracteres presentes en proporciones similares. (p) taxón partenogénico.

APENDICE 1: Relación de especies y subespecies estudiadas [y su ilustración y aumentos].

- Archaeolacerta bedriagae bedriagae* Camerano, 1885**
Córcega (Francia). [Fig. 1 (1000 x)]
- Archaeolacerta bedriagae paessleri* (Mertens, 1927)**
Monte Limbara (Cerdeña, Italia). [Fig. 2 (1000 x)]
- Algyroides fitzingeri* (Wiegmann, 1834)**
Punta Cupetti, Siniscola (Nuoro, Cerdeña). [Figs. 3 (40 x), 4 (1000 x)]
- Algyroides marchi* Valverde, 1958**
Los Chorros, Riopar (Albacete, España). [Figs. 5 (40 x), 6 (100 x), 7 (400 x) y 8 (1000 x)]
- Algyroides moreoticus* Bibron et Bory, 1833**
Panakaikon (Grecia). [Figs. 9 (40 x), 10 (400 x), 11 (1000 x)]
- Algyroides nigropunctatus* (Duméril et Bibron, 1839)**
Corfú (Grecia). [Figs. 12 (40 x), 13 (400 x), 14 (1000 x), 124 (400 x)]
- Hellenolacerta graeca* (Bedriaga, 1886)**
Kastania, Taygetos Mt. (Grecia). [Figs. 15 (400 x), 16 (1000 x)]
- Iberolacerta aranica* (Arribas, 1993)**
Estany de Liat (Val d'Aran, España). [Fig. 17 (1000 x)]
- Iberolacerta aurelioi* (Arribas, 1994)**
Port de Rat (Andorra). [Fig. 18 (1000 x)]
- Iberolacerta bonnali* (Lantz, 1927)**
Puerto de Benasque (Huesca, España). [Fig. 19 (1000 x)]
- Iberolacerta horvathi* (Méhely, 1904)**
Val Dogna (Udine, Italia). [Fig. 20 (1000 x)]
- Iberolacerta monticola monticola* (Boulenger, 1905)**
A Torre, Serra da Estrela (Beira Alta, Portugal). [Fig. 21 (1000 x)]
- Iberolacerta monticola astur* Arribas et Galan, 2014**
Salientes (León, España). [Fig. 23 (400 x)]
- Iberolacerta galani* Arribas, Carranza et Odierna, 2006**
Laguna de los Peces, Sanabria (Zamora, España). [Figs. 24 (400 x), 25 (1000 x)]
- Iberolacerta martinezricai* (Arribas, 1996)**
Peña de Francia (Salamanca, España). [Figs. 26 (400 x), 27 (1000 x)]
- Iberolacerta cyreni castiliana* (Arribas, 1996)**
Circo de Gredos (Ávila, España). [Fig. 28 (1000 x)]
- Darevskia clarkorum* (Darevsky et Vedmerja, 1977)**
Cankurtaran Gec., Artvin (Turquía). [Fig. 29 (1000 x)]
- Darevskia mixta* (Méhely, 1909)**
Zekari (Adjaria, Georgia). [Fig. 30 (1000 x)]
- Darevskia dryada* (Darevsky et Tuniyev, 1997)**
Charnali river gorge, Chelvachauri district (Adjaria, Georgia). [Figs. 31 (400 x), 32 (1000 x)]
- Darevskia derjugini* (Nikolsky, 1898)**
Mlashe (Georgia). [Figs. 33 (1000 x), 34 (1000 x)]
- Darevskia daghestanica* (Darevsky, 1967)**
Khvarshi (Daghestan, Rusia). [Fig. 35 (1000 x)]
- Darevskia caucasica caucasica* (Méhely, 1909)**
Cañón del río Terek (Georgia). [Figs. 36 (400 x), 37 (1000 x)]
- Darevskia caucasica vedenica* (Darevsky et Roytberg, 1999)**
Vedeno, Andii Range (Chechenia). [Fig. 38 (1000 x)]
- Darevskia chlorogaster* (Boulenger, 1908)**
Alexiefska (Azerbaiján). [Figs. 39 (400 x), 40 (1000 x)]

- Darevskia raddei raddei* (Boettger, 1892) (s. lat.)
Lichk (Armenia). [Figs. 41 (1000 x), 42 (1000 x)]
- Darevskia raddei vanensis* (Eiselt, Schmidtler et Darevsky, 1993)
Bendimahi, Muradiye, Van (Turquía). [Fig. 43 (1000 x)]
- Darevskia nairensis* (Darevsky, 1967)
Agin (Armenia). [Figs. 44 (400 x), 45 (1000 x), 46 (1000 x)]
- Darevskia defilippii* (Camerano, 1877)
Lar valley, Tehran (Irán). [Figs. 47 (400 x), 48 (1000 x)]
- Darevskia brauneri brauneri* (Méhely, 1909)
Inguri river gorge (Georgia). [Fig. 49 (1000 x)]
- Darevskia brauneri darevskii* (Szczerbak, 1962)
Dagomys, circa Sochi (Rusia).[Figs. 50 (400 x), 51 (400 x)]
- Darevskia lindholmi* (Szczerbak, 1962)
Bakhchisarai, Crimea (Ucrania). [Fig. 52 (400 x)]
- Darevskia szczerbaki* (Lukina, 1963)
Anapa (Rusia). [Figs. 53 (400 x), 54 (1000 x)]
- Darevskia saxicola* (Eversmann, 1834)
Kislovodsk, Stavropol (Rusia). [Figs. 55 (40 x), 56 (400 x), 57 (1000 x)]
- Darevskia alpina* (Darevsky, 1967)
Mt. Elbrus (Kabardino-Balkariya, Rusia). [Fig. 58 (1000 x)]
- Darevskia (praticola) praticola* (Eversmann, 1834)
Stavropol Region, Rusia. [Figs. 59 (400 x), 60 (1000 x)]
- Darevskia (praticola) pontica* (Lantz et Cyrén, 1919)
Kutorskaya (Krasnodar, Rusia). [Figs. 61 (400 x), 62 (1000 x)]
- Darevskia (praticola) hungarica* (Sobolevsky, 1930)
Vrsacki Breg, (Serbia). [Figs. 63 (40 x), 64 (400 x)]
- Darevskia valentini valentini* (Boettger, 1892)
Karvansaray (Armenia). [Figs. 65 (400 x), 66 (1000 x)]
- Darevskia valentini lantziyreni* (Darevsky et Eiselt, 1967)
Yûkari Narlica, Van (Turquía). [Fig. 67 (1000 x)]
- Darevskia rudis rudis* (Bedriaga, 1886)
Maçka, Trabzon, NE Anatolia. [Figs. 68 (400 x), 69 (1000 x)]
- Darevskia rudis bischoffi* (Böhme et Budak, 1977)
Balçılar Village, Borçka, Artvin, NE Anatolia (Turquía). [Figs. 70 (400 x), 71 (1000 x)]
- Darevskia rudis obscura* (Lantz et Cyrén, 1936)
Kutul Plateau, Ardanuç, Artvin, NE Anatolia (Turquía). [Fig. 72 (400 x)]
Achaldaba (Georgia). [Fig. 73 (1000 x)]
- Darevskia rudis macromaculata* (Darevsky, 1967)
Between Ardahan and Şavşat, Ardahan, NE Anatolia (Turquía).[Figs. 74 (400 x), 75 (1000 x)]
- Darevskia rudis mirabilis* Arribas, Ilgaz, Kumlutaş, Durmuş, Avcı et Üzümlü, 2013
Ovit Pass, Trabzon, NE Anatolia (Turquía). [Figs. 76 (400 x), 77 (1000 x)]
- Darevskia rudis chechenica* (Eiselt et Darevsky, 1991)
Khvarshi (Daghestan, Rusia). [Figs. 78 (400 x), 79 (1000 x)]
- Darevskia rudis swanetica* (Darevsky et Eiselt, 1890)
Mestia, Swanetia (Georgia). [Fig. 80 (1000 x)]
- Darevskia rudis bolkardaghica* Arribas, Ilgaz, Kumlutaş, Durmuş, Avcı et Üzümlü, 2013
Karagöl, Ulukışla, Niğde, Central Anatolia (Turquía) [Figs. 81 (400 x), 82 (1000 x)]
- Darevskia bithynica bithynica* (Mehely, 1909)
Kirazlı Plateau, Uludağ, Bursa, Northwestern Anatolia (Turkey).[Figs. 83 (400 x), 84 (1000 x)]

- Darevskia bithynica tristis (Lantz et Cyren, 1936)**
Güzeldere Village, Düzce, NW Anatolia (Turquía).[Figs. 85 (400 x), 86 (1000 x)]
- Darevskia portschinskii (Kessler, 1878)**
Rbemoshuri (Georgia). [Fig. 87 (1000 x)]
- Darevskia parvula (Lantz et Cyrén, 1913)**
Between Kılıçkaya and Karadağ, NE Anatolia (Turkey).[Figs. 88 (400 x), 89 (1000 x)]
- Darevskia adjarica (Darevsky et Eiselt, 1980)**
19 km W of Ardahan, NE Anatolia (Turquía).[Figs. 90 (400 x), 91 (1000 x)]
Guneice, NE Anatolia (Turquía).[Figs. 92 (400 x), 93 (1000 x)]
Adskuri (Georgia). [Fig. 94 (1000 x)]
- Darevskia armeniaca (Méhely, 1909)** (partenogenética)
Arpalich (Armenia). [Fig. 95 (1000 x)]
- Darevskia dahli (Darevsky, 1957)** (partenogenética)
Jodieri, circa Tiflis (Georgia).[Fig. 96 (1000 x)]
- Darevskia rostombekowi (Darevsky, 1957)** (partenogenética)
Zurnabad (Azerbaijan). [Fig. 97 (1000 x)]
- Darevskia unisexualis (Darevsky, 1966)** (partenogenética).
Tsomakaberd (Armenia). [Figs. 98 (400 x), 99 (1000 x)]
- Darevskia unisexualis x D. nairensis** (Triplóide híbrido)
Aragatz Mt., Kutchak (Armenia). [Figs. 100 (400 x), 101 (1000 x), 102 (1000 x)]
- Darevskia uzzelli (Darevsky et Danielyan, 1977)** (partenogenética)
Horasan (Turquía). [Fig. 103 (1000 x)]
- Darevskia sapphirina (Schmidtler, Eiselt et Darevsky, 1994)** (partenogenética).
Patnos (Turquía). [Fig. 104 (1000 x)]
- Darevskia bendimahiensis (Schmidtler, Eiselt et Darevsky, 1994)** (partenogenética)
Bendimahi., Muradiye falls, Van (Turquía). [Figs. 105 (400 x), 106 (1000 x)]
- Dalmatolacerta oxycephala (Duméril et Bibron, 1839)**
Nicsic-Trubjela (Croacia). [Figs. 107 (400 x), 108 (1000 x)]
- Dinarolacerta mosorensis (Kolombatovic, 1886)**
Zminje jezero, Durmitor (Montenegro). [Figs. 109 (400 x), 110 (1000 x)]
Biokovo Mt. (Croacia) [Fig. 111 (1000 x)]
- Dinarolacerta montenegrina Ljubisavljević, Arribas, Džukić et Carranza, 2007**
Debeza, Prokletije Mt.(Montenegro). [Figs. 112 (400 x), 113 (1000 x)]
- Parvilacerta parva (Boulenger, 1887)**
Localidad desconocida (probablemente Turquía). [Figs. 114 (400 x), 115 (1000 x)]
- Parvilacerta fraasii (Lehrs, 1910)**
Sanine Mt. (Líbano). [Figs. 116 (400 x), 117 (1000 x), 118 (1000 x)]
- Apathya cappadocica wolteri (Bird, 1936)**
Kirikan, Amanus Mts. (Turquía). [Fig. 119 (1000 x)]
- Gallotia gallotii (Oudart, 1839)**
Canarias –sin localidad- (España). [Figs. 120 (400 x), 121 (1000 x)]
- Teira dugesii (Milne-Edwards, 1829)**
Lisboa (Portugal). [Figs. 122 (400 x), 123 (1000 x)]



1.- A. b. bedriagae



2.- A. b. paessleri



3.- Algyroides fitzingeri



4.- Algyroides fitzingeri



5.- Algyroides marchi



6.- Algyroides marchi



7.- Algyroides marchi



8.- Algyroides marchi



9.- Algyroides moreoticus



10.- Algyroides moreoticus



11.- Algyroides moreoticus



12.- Algyroides nigropunctatus



13.- Algyroides nigropunctatus



14.- Algyroides nigropunctatus



15.- Hellenolacerta graeca



16.- Hellenolacerta graeca



17.- Iberolacerta aranica



18.- Iberolacerta aurelioi



19.- Iberolacerta bonnali



20.- Iberolacerta horvathi



21.- Ib. m. monticola (Port.)



22.- Ib. m. monticola (Esp.)



23.- Ib. monticola astur



24.- Ib. galani



25.- Ib. galani



26.- Ib. martinezricai



27.- Ib. martinezricai



28.- Ib. cyreni castilliana



29.- Darevskia clarkorum



30.- D. mixta



31.- D. dryada



32.- D. dryada



33.- D. derjugini



34.- D. derjugini



35.- D. daghestanica



36.- *D. c. caucasica*



37.- *D. c. caucasica*



38.- *D. c. vedenica*



39.- *D. chlorogaster*



40.- *D. chlorogaster*



41.- *D. r. raddei*



42.- *D. r. raddei*



43.- *D. r. vanensis*



44.- *D. nairensis*



45.- *D. nairensis*



46 *D. nairensis*



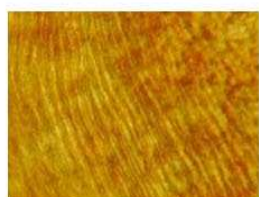
47.- *D. defilippii*



48.-*D. defilippii*



49.- *D. b. brauneri*



50.- *D. b. darevskii*



51.- *D. b. darevskii*



52.- *D. lindholmi*



53.- *D. szczerbaki*



54.- *D. szczerbaki*



55.- *D. saxicola*



56.- *D. saxicola*



57.- *D. saxicola*



58.- *D. alpina*



59.- *D. (p.) praticola*



60.- *D. (p.) praticola*



61.- *D. (p.) pontica*



62.- *D. (p.) pontica*



63.- *D. (p.) hungarica*



64.- *D. (p.) hungarica*



65.- *D. v. valentini*



66.- *D. v. valentini*



67.- *D. v. lantzyreni*



68.- *D. r. rudis*



69.- *D. r. rudis*



70.- *D. r. bischoffi*



71.- D r. bischoffi



72.- D r. obscura (Turquia)



73.-D. r. obscura (Georgia)



74.- D. r. macromaculata



75.- D. r. macromaculata



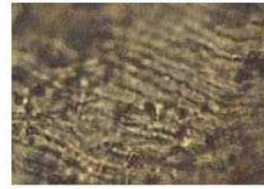
76.- D. r. mirabilis



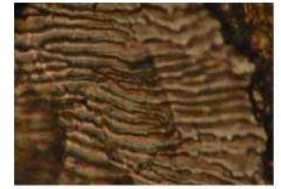
77.- D. r. mirabilis



78.- D. r. chechenica



79.- D. r. chechenica



80.- D. r. swanetica



81.- D r. bolcardaghica



82.- D r. bolcardaghica



83.- D. b. bithynica



84.- D. b. bithynica



85.- D. b. tristis



86.- D. b. tristis



87.- D. portschinskii



88.- D. parvula



89.- D. parvula



90.- D. adjarica (Ardahan)



91.- D. adjarica (Ardahan)



92.- D. adjarica (Guneice)



93.- D. adjarica (Guneice)



94.- D. adjarica (Georgia)



95.- D. armeniaca



96.- D. dahli



97.- D rostombekowi



98.- D unisexualis



99.- D. unisexualis



100.-Triploid (unisex. x nair.)



101.-Triploid (unisex. x nair.)



102.-Triploid (unisex. x nair.)



103.- D. uzzelli



104.- D. sapphirina



105.- D. bendimahiensis



106.- *D. bendimahiensis*



107.- *Dalmat. oxycephala*



108.- *D. oxycephala*



109.-*D. mosorensis*(Durmitor)



110.-*D. mosorensis*(Durmitor)



111.- *D. mosorensis* (Biokovo)



112.- *D. montenegrina*



113.- *D. montenegrina*



114.- *Parvilacerta parva*



115.- *P. parva*



116.- *P. fraasii*



117.- *P. fraasii*



118.- *P. fraasii*



119.- *Apathya cappadocica*



120.- *Gallotia galloti*



121.- *Gallotia galloti*



122.- *Teira dugesii*



123.- *T. dugesii*



124.-*Alg. nigropunctatus*