

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <http://www.researchgate.net/publication/279955108>

Anatomia opisowa i porównawcza czaszki wybranych gatunków jaszczurek z rodzaju Podarcis (Squamata: Lacertidae)

THESIS · JULY 2015

READS

52

1 AUTHOR:



[Tomasz Skawiński](#)

University of Wrocław

10 PUBLICATIONS 1 CITATION

SEE PROFILE

Uniwersytet Wrocławski
Wydział Nauk Biologicznych

Tomasz Skawiński

221955

Praca magisterska

Anatomia opisowa i porównawcza czaszki wybranych gatunków jaszczurek z rodzaju *Podarcis* (Squamata: Lacertidae)

Descriptive and comparative cranial anatomy of *Podarcis* lizards (Squamata: Lacertidae)

Praca wykonana pod kierunkiem
dr. Bartosza Borczyka
w Zakładzie Biologii Ewolucyjnej
i Ochrony Kręgowców
Instytutu Biologii Środowiskowej

Wrocław, 2015

Składam najserdeczniejsze podziękowania mojemu Promotorowi, Doktorowi Bartoszowi Borczykowi, za nieocenioną pomoc okazywaną mi na każdym etapie pisania niniejszej pracy.

Dziękuję również Magister Edycie Turniak za równie cenną pomoc, Doktorowi Robertowi Maślakowi za pozwolenie na wykorzystanie okazów z jego zbiorów, Pawłowi Kaczmarkowi za dyskusje o statystyce oraz Doktorowi Petrosowi Lymberakisowi za literaturę i niepublikowane informacje.

Tomasz Skawiński
(imiona i nazwisko)

(adres zameldowania)

(aktualny adres do korespondencji)

(numer PESEL)

tomasz.skawinski@o2.pl
(adres e-mail)

Wydział Nauk Biologicznych
(wydział)

Biologia
(kierunek studiów)

(rodzaj i forma studiów)*

(numer albumu)

O Ś W I A D C Z E N I E **o autorskim wykonaniu pracy dyplomowej**

Niniejszym oświadczam, że złożoną do oceny pracę dyplomową zatytułowaną:

Anatomia opisowa i porównawcza czaszki wybranych gatunków jaszczurek z rodzaju
Podarcis (Squamata: Lacertidae)

wykonałem(am) samodzielnie pod kierunkiem promotora:

dr. Bartosza Borczyka

Oświadczam, że powyższe dane są zgodne ze stanem faktycznym i znane mi są przepisy ustawy z dnia 4 lutego 1994 r. o prawie autorskim i prawach pokrewnych (tekst jednolity: Dz. U. z 2006 r. Nr 90, poz. 637, z późniejszymi zmianami), oraz że treść pracy dyplomowej przedstawionej do obrony, zawarta na przekazanym nośniku elektronicznym, jest identyczna z jej wersją drukowaną.

Wrocław, 2015 – 06 – 19

(rrrr – mm - dd)

.....

(czytelny podpis)

*)

rodzaj:

I stopnia (licencjackie, inżynierskie)	- I st.
II stopnia	- II st.
jednolite magisterskie	- jmgr

forma:

stacjonarne	- st.
niestacjonarne	- nst.

Spis treści

Streszczenie	7
Summary	7
1. Wstęp	8
2. Materiał i metodyka.....	11
3. Wyniki	13
3.1. Osteologia opisowa <i>Podarcis cretensis</i>	13
3.1.1. Puszka mózgowa	13
3.1.2. Dach czaszki, kości okołoczodołowe i okołoskroniowe	15
3.1.3. Kości szczęki i podniebienia	18
3.1.4. Żuchwa	21
3.2. Osteologia porównawcza.....	22
3.3. Analizy morfometryczne	24
4. Dyskusja	31
Bibliografia.....	37

Streszczenie

Podarcis to rodzaj jaszczurek z grupy Lacertidae. Obejmuje ponad dwadzieścia gatunków i jest przykładem jednej z największych radiacji gadów na kontynencie europejskim. Jaszczurki *Podarcis* są silnie zróżnicowane molekularnie, jednak stosunkowo jednorodnie morfologicznie. W tej pracy opisuję osteologię czaszki gatunków *P. muralis*, *P. siculus*, *P. hispanicus**, *P. melisellensis*, *P. erhardii*, *P. peloponnesiacus* i *P. cretensis*. Gatunki *P. erhardii* i *P. cretensis*, do niedawna klasyfikowane w obrębie jednego gatunku i uznawane za bardzo słabo zróżnicowane morfologicznie, różnią się kilkoma cechami czaszki. Badana populacja *P. cretensis*, pochodząca z wyspy Elafonisos u wybrzeża Krety, wykazuje pewne cechy heterochroniczne, takie jak trójdzielna budowa kłykcia potylicznego, niski wyrostek wstępujący kości nadpotylicznej, otwarty dół ciemieniowy czy słabiej zaznaczony dymorfizm płciowy. Heterochronia mogła odegrać rolę również w ewolucji *P. hispanicus**, na co wskazuje m.in. brak grzebienia pośrodkowego na brzusznej stronie kości ciemieniowej. Analizy morfometryczne potwierdzają występowanie dymorfizmu płciowego u tych jaszczurek – samce cechują się stosunkowo dłuższą i wyższą czaszką niż samice, dzięki czemu mogą zaciskać szczęki z większą siłą. Pozwala im to zjadać twardszy pokarm, zwiększa szanse w walkach z innymi osobnikami i zapewnia pewniejszy uchwyt samicy podczas kopulacji.

Słowa kluczowe: dymorfizm płciowy, heterochronia, morfologia, morfometria, osteologia

Summary

Podarcis is a genus of lacertid lizards. It contains over twenty species and represents one of the largest radiations of reptiles in Europe. *Podarcis* lizards show high molecular diversity but are relatively similar morphologically. Here, I describe cranial osteology of *P. muralis*, *P. siculus*, *P. hispanicus**, *P. melisellensis*, *P. erhardii*, *P. peloponnesiacus* and *P. cretensis*. *P. erhardii* and *P. cretensis* – until recently regarded as conspecific and considered very similar morphologically – differ in several cranial characters. The studied population of *P. cretensis*, coming from Elafonisos island, shows some apparently heterochronic traits, such as tripartite occipital condyle, low ascending process of the supraoccipital, open parietal fossa and less well pronounced sexual dimorphism. Heterochrony could also play role in the evolution of *P. hispanicus**. This is supported by the absence of median crest of the parietal. Morphometric analyses confirm sexual dimorphism in *Podarcis* lizards – males have relatively longer and higher skull which results in a higher bite force. This allows them to eat harder prey, enhances their chances in combats and helps maintain a secure grip during copulation.

Key words: sexual dimorphism, heterochrony, morphology, morphometrics, osteology

1. Wstęp

Podarcis WAGLER, 1830 to rodzaj jaszczurek z rodziny Lacertidae. Obejmuje ponad 20 gatunków przeważnie niewielkich jaszczurek, zasiedlających praktycznie całą południową Europę, sięgając na północ do wysp na Kanale La Manche (Michaelides i in. 2015), Holandii, Niemiec, Czech, Słowacji, Węgier i Krymu. Występują również w Azji Mniejszej i północnej Afryce (Arnold i in. 2007). Ponadto kilka gatunków, zwłaszcza *Podarcis siculus*¹ i *P. muralis*, zostało introdukowanych poza obszarami naturalnego występowania; *P. muralis* również w Polsce (Wirga i Majtyka 2013). Przed okresem zlodowaceń *Podarcis* sięgał dalej na północ; np. z osadów plioceńskich z południowej Polski opisano skamieniałości, które mogą reprezentować *P. siculus* i *P. muralis* (Ivanov 2007).

Rodzaj *Podarcis* został nazwany w 1830 roku przez Waglera, który zaliczył do niego trzy gatunki, opisane pierwotnie pod nazwami *Seps muralis*, *Lacerta velox* i *Lacerta grammica*. Na gatunek typowy tego rodzaju wybrano później *Seps muralis* (Arnold 2000). Przez wiele lat gatunki włączane obecnie do rodzaju *Podarcis* były klasyfikowane w rodzaju *Lacerta*; niekiedy grupie *Podarcis* nadawano rangę podrodzaju wewnątrz *Lacerta* (np. Fejérváry 1915, Klemmer 1957). Od czasu prac Arnolda (1973, 1989) powszechnie przyjmuje się jednak jej odrębność na poziomie rodzajowym.

Analizy filogenetyczne zdecydowanie wspierają koncepcję o monofiletyzmie rodzaju *Podarcis* – zarówno w przypadku badań morfologicznych (Arnold 1973, 1989), jak i molekularnych (np. Oliverio i in. 2000, Arnold i in. 2007). Prawdopodobnie kład ten powstał w oligocenie na terenie południowo-zachodniej Europy (Oliverio i in. 2000), a następnie przeszedł gwałtowną radiację pod koniec miocenu i rozprzestrzenił się w kierunku wschodnim oraz na południowy zachód, sięgając północnej Afryki (Oliverio i in. 2000, Poulakakis i in. 2005a, b) – liczba kolonizacji tego kontynentu jest jednak niejasna (Arnold i in. 2007). W tym względzie można dostrzec pewne podobieństwa do rodzaju *Anolis* – sztandarowego przykładu radiacji adaptacyjnej wśród gadów (np. Losos 2009). Między innymi z tego powodu pokrewieństwa i systematyka wewnątrz rodzaju *Podarcis* nie są dobrze ustalone i wciąż opisuje się nowe gatunki, głównie w wyniku rewizji taksonomicznych i podnoszenia dawnych podgatunków do rangi odrębnych gatunków (np. Sá-Sousa i Harris 2002, Lymberakis i in. 2008, Geniez i in. 2014). Mimo licznych badań, najwięcej kontrowersji budzi systematyka kompleksu

¹ Kwestia rodzaju gramatycznego nazwy *Podarcis* była przedmiotem sporów wśród taksonomów. Większość autorów traktowała ją tak, jakby była rodzaju żeńskiego (z zakończeniami przymiotnikowych epitetów gatunkowych *-a*, np. *sicula*), jednak Böhme (1997) zasugerował, że jest ona rodzaju męskiego, co pociągałoby za sobą zmianę przyrostków przymiotnikowych epitetów gatunkowych na *-us*. Spotkało się to z krytyką niektórych autorów (Arnold 2000, Lanza i Boscherini 2000), jednak wydaje się, że stanowisko Böhme i Köhlera (2005) spotkało się z akceptacją większości autorów (choć nie wszystkich; np. Arnold i in. 2007) i obecnie częściej używa się nazwy *Podarcis* w rodzaju męskim.

gatunkowego *Podarcis hispanicus* – monofiletycznej grupy obejmującej co najmniej kilkanaście linii ewolucyjnych. Tradycyjnie wyróżniano w niej dwa gatunki – *P. hispanicus* i *P. bocagei*, później wyróżniono kilka kolejnych, jednak taksonomia dalej nie jest ustalona – niektóre z nowo wydzielonych gatunków mogą okazać się synonimiczne względem innych, a gatunek *P. hispanicus* prawdopodobnie jest parafiletyczny (Harris i Sá-Sousa 2001, Pinho i in. 2007, 2008, Carretero 2008, Kaliontzopoulou i in. 2011, 2012a, Geniez i in. 2014). Zbliżona sytuacja występuje w kładzie zasiedlającym Grecję kontynentalną i wyspy Morza Egejskiego. Do niedawna uznawane były dwa gatunki – *P. peloponnesiacus* i *P. erhardii*, w obrębie którego wyróżniano nawet ponad trzydzieści podgatunków (Arnold 1973, Lymberakis i in. 2008). Badania molekularne wykazały istnienie dużej „ukrytej różnorodności” wewnątrz tego kładu. Niektóre osobniki zaliczane do *P. erhardii* okazały się bliżej spokrewnione z *P. peloponnesiacus* niż z innymi *P. erhardii* (Poulakakis i in. 2003, 2005a, b, Lymberakis i in. 2008). W związku z tym jeden z podgatunków *P. erhardii* – *P. e. cretensis* – podniesiony został do rangi odrębnego gatunku, podobnie jak populacja zasiedlająca wyspę Pori, której nadano nazwę *P. lewendis* (Lymberakis i in. 2008). Problem w badaniu systematyki i filogenezy rodzaju sprawia również występowanie naturalnej hybrydyzacji pomiędzy niektórymi jego przedstawicielami (np. Capula 1993). Może ona mieć istotne implikacje, jak np. transfer sporego fragmentu mitochondrialnego DNA *P. muralis* do genomu jądrowego *P. siculus*; nie można jednak w tym przypadku całkowicie wykluczyć aseksualnego horyzontalnego transferu genów. Możliwe, że obecność tego jądrowego pseudogenu u *P. siculus* jest przyczyną prawdopodobnie błędnego łączenia tych dwóch gatunków w jeden kład w niektórych analizach filogenetycznych (Podnar i in. 2007) – wynik taki uzyskano np. w analizach przeprowadzonych przez Poulakakisa i in. (2005a) czy Pyrona i in. (2013).

Podarcis cechuje się dużą różnorodnością ekologiczną; wyróżnić można dwa główne ekomorfotypy – jaszczurki preferujące pionowe siedliska naskalne oraz prowadzące naziemny tryb życia (np. Urošević i in. 2012, Kaliontzopoulou i in. 2015), przy czym tego typu zmienność może występować również na poziomie wewnątrzgatunkowym (np. Kaliontzopoulou i in. 2010). Podobnie jak u wielu gatunków z rodziny Lacertidae, u *Podarcis* występuje dymorfizm płciowy w rozmiarach i kształcie czaszki – samce mają stosunkowo większe głowy (np. Kaliontzopoulou i in. 2006, 2008, Ljubisavljević i in. 2010), dzięki czemu są w stanie z większą siłą zaciskać szczęki (np. Herrel i in. 1996, 2001); ogólnie samce osiągają większe rozmiary, czym różnią się np. od rodzaju *Lacerta* (Arnold i in. 2007). Procesem rozwojowym mogącym odpowiadać za różnice międzypłciowe u przynajmniej niektórych gatunków jest hipermorfoza – jeden z typów peramorfozy, w którym okres wzrostu ulega wydłużeniu, przebiegając wzdłuż tej samej trajektorii rozwojowej (Kaliontzopoulou i in. 2008, Piras i in. 2011), przy czym drobne różnice

między płciowe występują już u osobników juvenilnych (Kaliontzopoulou i in. 2008). Prawdopodobnie na dymorfizm płciowy wpływ mają również dobery naturalny i płciowy – samce wykorzystują głowę do unieruchomienia samicy podczas kopulacji, jak również do walk o terytorium z innymi samcami (Herrel i in. 1996, Kaliontzopoulou i in. 2007, 2012b). Większość Lacertidae jest uznawana za generalistów pokarmowych (np. Verwaijen i Van Damme 2007); *Podarcis* jest bardziej zmienny pod względem pobieranego pokarmu od większości pozostałych rodzajów tego kladu. Większość gatunków to owadożercy, jednak przynajmniej kilka, jak *P. atratus* i *P. lilfordi*, pobiera również stosunkowo duże (co najmniej 5%, niekiedy ponad 10%) ilości pokarmu roślinnego (Van Damme 1999, Herrel i in. 2004, Metzger i Herrel 2005), w tym nektar (Cooper Jr. i in. 2014). Nawet u gatunków uznawanych za typowo owadożerne mogą występować odstępstwa od normy – np. u *P. erhardii* zaobserwowano zjadanie owoców i jaj (Brock i in. 2014). Spory udział w diecie niektórych śródziemnomorskich gatunków *Podarcis* mają mrówki, co jest rzadkie wśród jaszczurek nienależących do kladów Iguania lub Gekkota (Pianka i Vitt 2003).

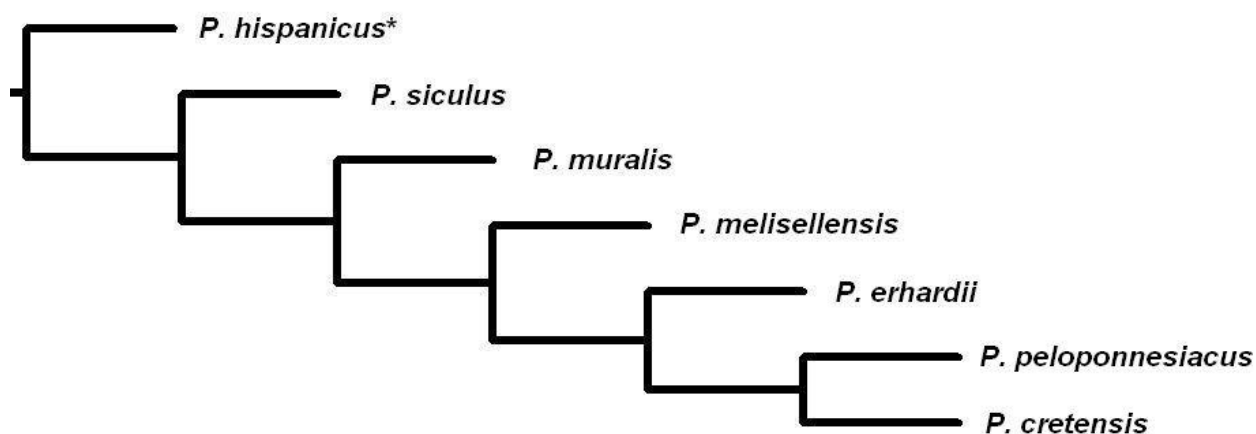
Wpływ diety na budowę czaszki jest dobrze udokumentowany u różnych grup zwierząt, w tym jaszczurek. Czaszki drapieżnych jaszczurek przeważnie bywają dłuższe i mają dłuższy pysk, natomiast żuchwy mają dłuższą listwę zębową i dłuższy wyrostek zastawowy niż czaszki roślinożerców, które z kolei zwykle są wyższe (Metzger i Herrel 2005), przy czym należy pamiętać, że dany sposób żerowania nie zawsze wiąże się z konkretną morfologią (Verwaijen i Van Damme 2007). Różnice w budowie czaszki występują również pomiędzy ekomorfotypami – naziemnym a naskalnym. W porównaniu do gatunków naziemnych, naskalne cechują się bardziej płaską głową, dłuższą kością ciemieniową, wydłużoną podstawą czaszki, skróconą przednią częścią czaszki, większymi jamami dla mięśnia przywodziciela żuchwy i większymi otworami podoczodołowymi (Urošević i in. 2012). Ogólnie, *Podarcis* cechuje się budową czaszki typową dla większości palearktycznych Lacertidae, charakteryzującą się m.in. osobnymi kośćmi czołowymi oraz kośćmi zaoczodołową i zczołową, obecnością wyrostka kwadratowo-jarzmowego kości jarzmowej czy złożony staw pomiędzy kośćmi czołową a ciemieniową (Arnold 1989).

Osteologia czaszki jaszczurek *Podarcis* była przedmiotem licznych publikacji, jednak wiele z nich koncentrowało się na różnych aspektach rozwoju czaszki (Rieppel 1987, Barahona i Barbadillo 1998), formach kopalnych (Rauscher 1992) lub pojedynczych gatunkach (Fejérváry 1915), zaś prace porównawcze są rzadsze (Klemmer 1957, Barahona i Barbadillo 1997, 1998). W połączeniu z istotnymi rewizjami taksonomicznymi sprawia to, że osteologia czaszki niektórych gatunków należących do rodzaju *Podarcis* nigdy nie była opisywana. Potencjalne różnice morfologiczne pomiędzy gatunkami kryptycznymi niejednokrotnie były przedmiotem

badan (np. Wiens i Penkrot 2002, Smith i in. 2011, Gvoždík i in. 2013, a w przypadku jaszczurek *Podarcis* – Kaliontzopoulou i in. 2005, 2012a), rzadko jednak podejmowano próby odróżnienia takich gatunków na podstawie cech osteologicznych (np. Conrad 2015). Jednym z celów niniejszej pracy jest uzupełnienie tej luki.

2. Materiał i metodyka

W badaniach wykorzystano czaszki 93 jaszczurek reprezentujących gatunki: *P. muralis*, *P. siculus*, *P. hispanicus*^{*}, *P. melisellensis*, *P. erhardii*, *P. peloponnesiacus* i *P. cretensis* (ryc. 1), znajdujące się w zbiorach Zakładu Biologii Ewolucyjnej i Ochrony Kręgowców Uniwersytetu Wrocławskiego. Okazy *P. hispanicus*^{*}² pozyskano z Narodowego Muzeum Nauk Przyrodniczych w Madrycie (MNCN), *P. erhardii* i *P. cretensis* – z Kreteńskiego Muzeum Historii Naturalnej (NHMC; *P. erhardii* zostały zebrane na Santorynie, a *P. cretensis* – na Elafonisos), *P. melisellensis* i *P. peloponnesiacus* zostały udostępnione przez dr. Roberta Maślaka, a pozostałe pochodzą ze zbiorów Muzeum Przyrodniczego Uniwersytetu Wrocławskiego. Okazy *P. hispanicus*^{*} pozyskano jako szkielety, natomiast pozostałe były preparowane ręcznie i czyszczone 0,2% roztworem wodorotlenku potasu (KOH).



Ryc. 1. Prawdopodobne powiązania filogenetyczne pomiędzy badanymi gatunkami. Kompilacja na podstawie prac Oliverio i in. (2000), Poulakakisa i in. (2003, 2005a, 2005b) oraz Lymberakisa i in. (2008).

Osteologia czaszki *Podarcis cretensis* została szczegółowo opisana poniżej. Ponieważ wszystkie dostępne czaszki tego gatunku są w pełni połączone stawowo, morfologię wewnętrznych powierzchni niektórych kości opisano u *P. hispanicus*^{*}. U pozostałych gatunków

² Okazy te pochodzą z okolic Madrytu (być może z wyjątkiem jednego osobnika, o nieznanym miejscu pochodzenia) i oznaczone zostały jako *P. hispanicus*. Nominotypowa forma *P. hispanicus* występuje jedynie w południowej Hiszpanii (Geniez i in. 2007), stąd też wiadomo, że jaszczurki z okolic Madrytu należą do innego gatunku. Na tym obszarze występują tzw. „typ 1B” i „typ 2”, obecnie podniesione do rangi odrębnych gatunków *P. guadarramae* (podgatunek nominatywny) i *P. virescens* (Pinho i in. 2007, 2008, Geniez i in. 2014).

wskazano cechy różniące je od *P. cretensis*; posłużono się przede wszystkim klasyfikacją przedstawioną przez Barahonę i Barbadillo (1997). Użyte w niniejszej pracy nazewnictwo kości i wyrostków oparto w szczególności na pracach Evans (2008) oraz Barahony i Barbadillo (1997, 1998). Zastosowano tradycyjne terminy dotyczące pozycji i kierunku poszczególnych struktur, takie jak „przedni” i „tylny”, a nie ich weterynaryjne odpowiedniki („rostralny”, „kaudalny”; np. Wilson 2006).

W badaniach morfometrycznych uwzględniono czaszki 77 zwierząt (załącznik 2). Z dokładnością do 1 mm zmierzono odległość od czubka pyska do kloaki (SVL). Na czaszce wyznaczono 32 dystanse morfometryczne, które zmierzono za pomocą suwmiarki cyfrowej z dokładnością do 0,01 mm (pełna lista cech i skrótów w załączniku 1). Podstawowe proporcje czaszki obrazują wskaźniki wysokości i szerokości, obliczane jako iloraz maksymalnej długości czaszki (mierzonej od przedniej krawędzi kości przedczołowej do końca kłykcia potylicznego) i dzielonej przez jej maksymalną szerokość (na poziomie kości jarzmowych albo szwu pomiędzy kośćmi przedczołową i łuskową) lub wysokość (Klemmer 1957). W przypadku pomiarów kości parzystych mierzono prawą kość – jeśli nie było to możliwe, pomiar wykonywano po lewej stronie. Uzyskane wyniki zostały poddane transformacji logarytmicznej (\log_{10}). Na macierzy korelacji przeprowadzono analizę składowych głównych (PCA) w celu określenia różnic w rozmiarze i kształcie czaszki pomiędzy badanymi jednostkami. Ze względu na znaczną niekompletność niektórych okazów przeprowadzono drugą analizę, tym razem uwzględniającą jedynie czaszki, na których udało się wykonać co najmniej połowę pomiarów, w tym przynajmniej jedną z długości czaszki. W trzeciej analizie wykluczono również niedojrzałe osobniki *P. melisellensis* oraz samicę *P. muralis* i samca *P. hispanicus**, ponieważ były to jedyne osobniki w swoich grupach. Następnie przeprowadzono wieloczynnikową analizę wariancji (MANOVA).

Ponieważ większość zmienności w badaniach morfometrycznych wynika z różnic wielkości pomiędzy osobnikami (np. Leonart i in. 2000), wykonano również PCA i MANOVA na resztach, co ma za zadanie usunięcie wpływu wielkości na wyniki analizy. Reszty obliczono na SVL oraz obu długościach czaszki (SL_bo i SL_par), ponieważ SVL jest cechą silnie dymorficzną płciowo (Braña 1996, Kratochvil i in. 2003, Borczyk i in. 2014). U niektórych osobników SVL lub SL_bo są nieznane, więc osobniki te były wykluczane z poszczególnych analiz. Na resztach przeprowadzono również analizy funkcji dyskryminacyjnej (DFA), pokazujące, jakie cechy pozwalają na najdokładniejsze rozróżnienie badanych grup – uwzględniały one te same osobniki, co analogiczne PCA. Wszystkie analizy przeprowadzono w programie komputerowym IBM SPSS Statistics v. 20.

3. Wyniki

3.1. Osteologia opisowa *Podarcis cretensis*

3.1.1. Puszka mózgowa

Kość podstawnopotyliczna (*os basioccipitale*) tworzy tylną część spodniej strony puszeki mózgowej. Z przodu styka się z kością podstawnoklinową, z tyłu zakończona jest kłykiem potylicznym, kontaktującym się z dźwigaczem, a od strony grzbietowej i po bokach styka się z kością klinowo-potyliczną. Jest to stosunkowo krótka i szeroka kość. Jej przednia część zwęża się nieznacznie, przechodząc w kość podstawnoklinową. Szew pomiędzy nimi jest zwykle względnie prosty, choć u niektórych osobników przebiega nieco ukośnie lub jest zakrzywiony, skierowany wybruszeniem ku tyłowi. Przednio-boczny punkt kości tworzą guzki klinowopotyliczne, po obu bokach kości przechodzące ku tyłowi w stosunkowo niewielkie podłużne wybrzuszenia, tworzące spodnią krawędź bocznego otworu *recessus scalae tympani*. Kość zwęża się od połowy tego otworu w kierunku kłyka potylicznego, w widoku od strony brzusznej przyjmując mniej więcej kształt pięciokąta. Kość jest delikatnie wybruszona w środkowej części – wybruszenie to opada w kierunku kłyka potylicznego. Kłykiec potyliczny jest dobrze odgraniczony od reszty kości. Cechuje się budową trójguzkową – tylko guzek środkowy tworzony jest przez kość podstawnopotyliczną, guzki boczne – przez kość klinowopotyliczną, od których jest odgraniczony wyraźnymi rowkami. Tylko u największej z samic rowki są nieco gorzej zaznaczone, ale w dalszym ciągu widoczne.

Kość podstawnoklinowa (*os basisphenoideum*) tworzy przednią część spodniej strony puszeki mózgowej. Z tyłu styka się z kością podstawnopotyliczną, z przodu z kością przyklinową (która jednak nie jest skostniała u żadnego z badanych okazów), od strony grzbietowej z kością przeduszną, a od strony przednio-grzbietowej – z kością skrzydłową. W przyśrodkowej części kości znajduje się wyraźne, w przybliżeniu okrągłe wgłębienie, z tyłu stykające się ze szwem z kością podstawnopotyliczną. *Processi ventrolaterales* niezbyt silnie wykształcone, skierowane w kierunku tylnobocznym, nie tworzą guzków klinowopotylicznych, choć u niektórych osobników stykają się tylną krawędzią z ich podstawą. Z przodu kości znajdują się dwa wyrostki podstawnoskrzydłowe (*processi basiptygoidei*), skierowane przednio-bocznie i ku stronie brzusznej. Zewnętrzna strona wyrostka jest w przybliżeniu półokrągła, natomiast przyśrodkowa – nieco ostrzej zakończona. Wyrostki te kontaktują się z wgłębieniem na przyśrodkowej stronie wyrostka tylnego kości skrzydłowej. Na ich grzbietowej stronie znajdują się niewielkie rowki dla bocznych żył głowy.

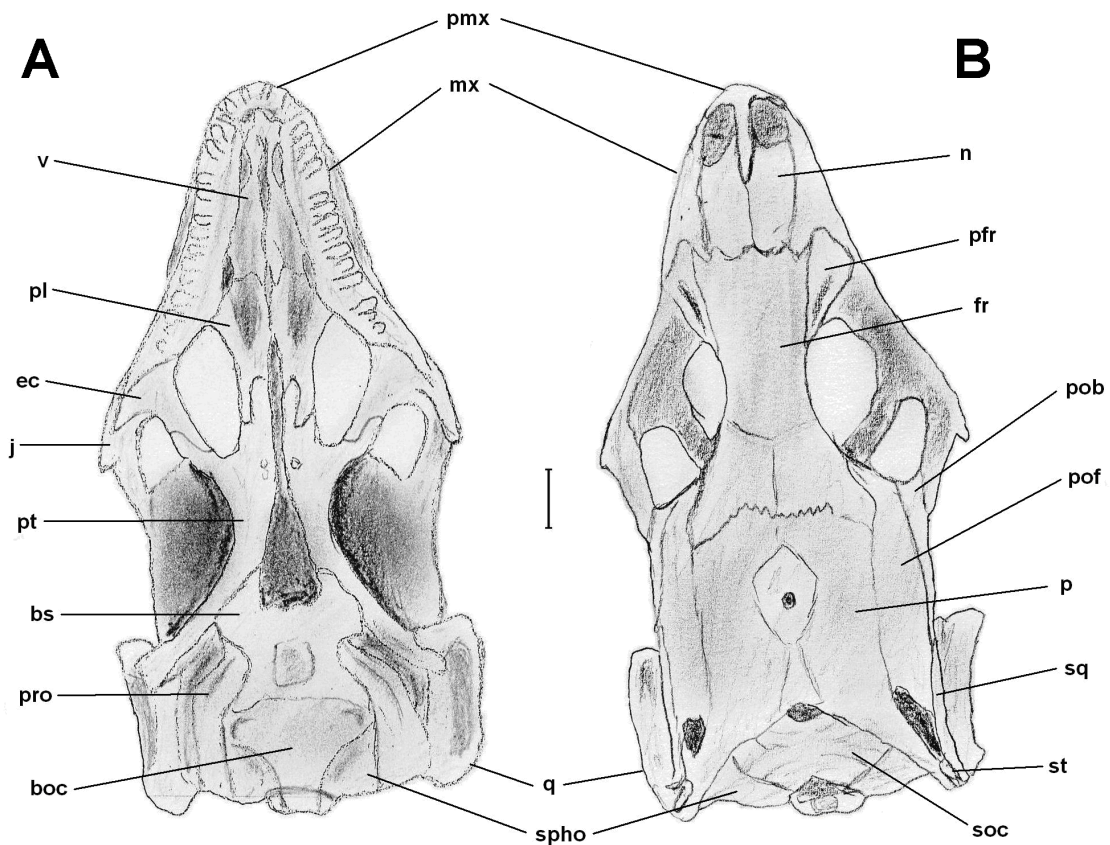
Kość klinowo-potyliczna (*os sphenooccipitale*) jest parzystą kością tworzącą boczną oraz część spodniej strony tylnej części puszeki mózgowej. Powstaje w wyniku zrośnięcia się kości bocznotylicznej (*os exoccipitale*) i zausznej (*os opisthoticum*). Od strony grzbietowej

kontaktuje się z kośćmi nadpotyliczną i przeduszną, od strony brzuszno-bocznej – z podstawnopotyliczną, z którą współtworzy kłykieć potyliczny. Bocznie skierowany wyrostek przypotyliczny (*processus paroccipitalis*) styka się z wyrostkiem tylnym kości ciemieniowej (*processus posterioris*), kością nadskroniową i tylną krawędzią kości kwadratowej. Wyrostek ten jest stosunkowo krótki (zwłaszcza u mniejszych osobników), zakończony rozszerzeniem po stronie zewnętrznej. Po bocznej stronie kości, poniżej wyrostka przypotylicznego, znajdują się dwa otwory – otwór owalny (*fenestra ovalis*) o niemal owalnym kształcie, oddzielony cienką kostną belką od znajdującego się pod nim bocznego otworu *recessus scalae tympani*. Jest on niższy, lecz dłuższy od *fenestra ovalis*. Tworzy kąt około 40° w stosunku do spodniej strony puszeki mózgowej.

Kość nadpotyliczna (*os supraoccipitale*) tworzy tylną część grzbietowej strony puszeki mózgowej i grzbietową część *foramen magnum*. Od przodu styka się z kośćmi przedusznymi, a po stronie brzuszno-bocznej – z kośćmi klinowo-potylicznymi. Szew pomiędzy nią a tymi ostatnimi przebiega ukośnie w stosunku do długiej osi czaszki, choć kąt ten może być niewielki. W środkowej części kości znajduje się niewielki wyrostek wstępujący (*processus ascendens*), skostniały głównie u podstawy i niewystający wyraźnie poza kość. Zazwyczaj ani wyrostek wstępujący, ani inne części kości nadpotylicznej nie stykają się po stronie grzbietowej z kością ciemieniową, choć u niektórych osobników może dojść do kontaktu pomiędzy nimi.

Kość przeduszną (*os prooticum*) od strony brzusznej styka się z kośćmi klinowo-potyliczną i podstawnoklinową, a od tyłu – z kością nadpotyliczną i wyrostkiem przypotylicznym. Po bocznej stronie kości, nad szwem z kością bocznopotyliczną biegnie grzebień przedusny (*crista prootica*) – zaczynający się na wysokości podstawy wyrostka przypotylicznego i opadający ku przodowi aż do styku z grzbietową stroną wyrostka podstawnoskrzydłowego. Pomiedzy wyrostkami podstawnoskrzydłowymi, położone nieco bardziej w kierunku grzbietowym, znajdują się wyrostki przednie wewnętrzne (*processi anterior inferior*), skierowane przednio-grzbietowo. Po grzbietowej stronie kości, nad grzebieniem przedusnym, znajduje się wyrostek skrzydłowy (*processus alaris*), również skierowany w kierunku przednio-grzbietowym. Grzbietowa krawędź wyrostka styka się z bocznymi krawędziami brzusznej strony kości ciemieniowej, a jego przednia krawędź kontaktuje się z kością nadskrzydłową.

Kość nadskrzydłowa (*os epipterygoideum*) ma formę kostnego pręta, o nieco zaostrowym grzbietowym krańcu. Brzuszna powierzchnia kości opiera się na grzbietowej stronie kości skrzydłowej, natomiast powierzchnia grzbietowa styka się z wyrostkiem skrzydłowym kości przedusznej.



Ryc. 2. Czaszka samca *P. cretensis* (NHMC 80.3.51.21). A – widok od strony brzusznej, B – widok od strony grzbietowej. Pasek skali odpowiada 1 mm; bs – kość podstawnoklinowa, boc – kość podstawnopotyliczna, ec – kość zewnętrzno-skrzydłowa, fr – kość czołowa, j – kość jarzmowa, mx – kość szczękowa, n – kość nosowa, p – kość ciemieniowa, pfr – kość przedczołowa, pl – kość podniebienna, pmx – kość przedszczękowa, pob – kość zaoczodołowa, pof – kość zczołowa, pro – kość przeduszna, pt – kość skrzydłowa, q – kość kwadratowa, soc – kość nadpotyliczna, spho – kość klinowo-potyliczna, sq – kość łuskowa, st – kość nadskroniowa, v – kość lemieszowa.

3.1.2. Dach czaszki, kości okołoczodołowe i okołoskroniowe

Kość ciemieniowa (*os parietale*) tworzy tylną część dachu czaszki. Z przodu kontaktuje się z kośćmi czołowymi, po bokach – z kośćmi zczołowymi, a po stronie tylnobocznej tworzy część górnego okna skroniowego. W kierunku tylnobocznym odchodzą smukłe wyrostki tylne (*processi posteriori*), zakrzywione w stronę brzuszną, stykające się wierzchołkiem z wyrostkami przypotylicznymi i bocznie z kośćmi nadskroniowymi. U samców wyrostki te odchodzą nieco bardziej na boki, są też dłuższe – w widoku od strony grzbietowej u największego samca sięgają do poziomu tylnej krawędzi kłykcia potylicznego, podczas gdy u samic – mniej więcej do poziomu górnej krawędzi *foramen magnum*. U mniejszych samic kość ciemieniowa prawie na całej długości tylnej krawędzi przylega do kości nadpotylicznej, przez co okna zaskroniowe (*fenestrae posttemporales*) są niemal całkowicie zamknięte. W widoku od strony grzbietowej tylna krawędź kości ciemieniowej jest niemal prosta, choć u największego samca występuje

drobne wklęsnięcie. Pośrodku tylnej części kości u większości osobników widoczny jest odcisk niewielkiej tarczki potylicznej. Przyśrodkowo, tylna krawędź kości ciemieniowej nie sięga przedniej krawędzi kości nadpotylicznej, tworząc dół ciemieniowy (*fossa parietalis*). Otwór ciemieniowy znajduje się mniej więcej pośrodku kości. Szew pomiędzy kością ciemieniową a czołowymi ma typowy, „ząbkowany” kształt. Brzuszna strona kości ciemieniowej *P. hispanicus** jest niemal płaska – grzebienie boczne (*cristae laterales*) są niewielkie, biegną wzdłuż bocznych krawędzi kości, dopiero przed wyrostkami tylnymi kierują się przyśrodkowo. Grzebienia pośrodkowego (*crista mediana*) brak. Przyśrodkowo w tylnej części kości, pod tarczką ciemieniową, znajduje się niewielkie wgłębienie.

Kość czołowa (*os frontale*) jest parzystą kością tworzącą górną kostną krawędź oczodołu. Z przodu styka się z kośćmi nosowymi, przednio-bocznie – z wyrostkiem twarzowym kości szczękowej i kością przedczołową, z tyłu – z kością ciemieniową, a tylnobocznie – z kością zczołową. Na całej swojej długości kontaktuje się z drugą kością czołową – szew pomiędzy nimi może być bardzo słabo widoczny od strony grzbietowej. Przednia krawędź kości czołowej zakończona jest przyśrodkowo wyrostkiem wchodzącym pomiędzy kości nosowe. Większy wyrostek znajduje się na przednio-bocznej krawędzi kości, wchodząc pomiędzy kości nosową a szczękową. Kość stopniowo zwęża się ku tyłowi, najwęższy punkt osiągając nieco przed *sulcus interfacialis*, a następnie ponownie rozszerzając się ku tyłowi; największą szerokość osiąga na szwie czołowo-ciemieniowym. Na brzusznej stronie kości znajduje się *crista cranii frontalis*, zaczynająca się mniej więcej na wysokości 1/4 kości i biegnąca wzdłuż granicy oczodołu do szwu z kością zczołową. Jej przednia krawędź zakrzywiona jest w stronę brzuszną, tworząc wyrostek podniebienny (*processus palatinus*), stykający się z kością podniebienną. Pomiedzy nim a znajdującą się z boku kością przedczołową przebiega niewielki rowek. Za wyrostkiem podniebiennym *cristae cranii* są słabo wykształcone, przez co znajdujące się pomiędzy nimi *cavum cerebellum* ma niewielką głębokość.

Kość przedczołowa (*os praefrontale*) to parzysta kość tworząca przednią krawędź oczodołu. Przyśrodkowo kontaktuje się z kością czołową, od przodu z kością szczękową, a od strony brzusznej – z kością podniebienną. Wyrostek tylny (*processus posterioris*) nie sięga najwęższego punktu kości czołowej. W widoku tylnogrzbietowym widoczny jest niewielki rowek pomiędzy kośćmi przedczołową a szczękową.

Kość nosowa (*os nasale*) jest niewielką parzystą kością otaczającą nozdrza od tyłu. Przyśrodkowo styka się z drugą kością nosową oraz wyrostkiem nosowym kości przedszczękowej. Od strony zewnętrznej kontaktuje się z kością szczękową. Przednia krawędź kości jest wklęsła w widoku od strony grzbietowej, tym bardziej, że przyśrodkowo znajduje się wyrostek przednio-przyśrodkowy (*processus anteromedialis*) sięgający do około 1/3 długości

wyrostka nosowego kości przedszczękowej. Wyrostek ten wchodzi na niewielką głębokość pomiędzy kości nosowe, nigdy jednak nie rozdziela ich całkowicie.

Kość jarzmowa (*os jugale*) to główna kość tworząca dolną krawędź oczodołu. Z przodu styka się z kością szczękową, przyśrodkowo – z kością zewnętrzno-skrydłową, a tylnogrzbietowo – z kością zaoczodołową. Szew z kością szczękową cechuje się charakterystycznym „schodkiem” – w widoku bocznym fragment kości jarzmowej znajdujący się przed tym schodkiem zostaje w dużym stopniu zakryty przez kość szczękową i jest słabo widoczny. Nie występuje wyrostek przyśrodkowy (*processus medialis*), natomiast wyraźny jest wyrostek kwadratowo-jarzmowy (*processus quadratojugalis*), choć jego kształt jest zmienny osobniczo – u niektórych osobników jest dość tępo zakończony, podczas gdy u innych tylna krawędź jest bardziej zaostroszona. Wyrostek wstępujący (*processus ascendens*) biegnie pod kątem około 100° w stosunku do przedniego odgałęzienia, stykając się stroną grzbietową przyśrodkowo z kością zaoczodołową.

Kość łzowa (*os lacrimale*) jest niewielką kością rozdzielającą kości szczękową i przedczołową w przedniej krawędzi oczodołu. W widoku bocznym jest tylko ledwie zauważalna.

Kość zczołowa (*os postfrontale*) to parzysta kość stanowiąca tylną krawędź oczodołu. Przyśrodkowo kontaktuje się z kośćmi ciemieniową i czołową, a zewnętrznie – z kośćmi zaoczodołową i łuskową. Tylna krawędź kości tworzy przednią granicę górnego okna skroniowego. Z przodu znajduje się smukły wyrostek przednio-przyśrodkowy (*processus anteromedialis*) stykający się z kością czołową, choć niesięgający jej najwyższego punktu.

Kość zaoczodołowa (*os postorbitale*) tworzy tylną krawędź oczodołu i przednią część górnej krawędzi dolnego okna skroniowego. Od strony przednio-brzuszej styka się z kością jarzmową, przyśrodkowo z kością zczołową. Stopniowo zwęża się ku tyłowi, zaostroszonym końcem kontaktując się z kością łuskową. Kość zaoczodołowa jest stosunkowo krótka, nie sięga do przedniej krawędzi górnego okna skroniowego. Wyrostek przednio-przyśrodkowy (*processus anteromedialis*) jest słabo wykształcony. Przednio-boczna część kości zagina się w stronę brzuszną, stykając od strony zewnętrznej z wyrostkiem wstępującym kości jarzmowej.

Kość łuskowa (*os squamosum*) to niewielka kość kontaktująca się z przodu z kością zaoczodołową, przyśrodkowo – z kością zczołową i stykająca tylnobrzusznie z kością kwadratową. Tylna część kości zakrzywia się w stronę brzuszną, lecz pozostaje bardzo smukła – u jednego osobnika zaobserwowano jednak zgrubienie tylnej części kości łuskowej, skierowane w stronę górnego okna skroniowego.

Kość nadskroniowa (*os supratemporale*) jest otaczana od przodu przez tylną krawędź górnego okna skroniowego, od strony zewnętrznej – przez kość łuskową, przyśrodkowo – przez

wyrostek tylny kości ciemieniowej, od strony tylno-brzuszej styka się z wyrostkiem przypotylicznym.

Kość kwadratowa (*os quadratum*) od strony grzbietowo-przyśrodkowej kontaktuje się kłykiem czaszkowym (*condylus cephalicus*) z powierzchnią stawową tworzoną przez kości łuskową, ciemieniową i nadskroniową oraz wyrostek przypotyliczny, zaś przednio-brzusnie – z wyrostkiem tylnym kości skrzydłowej, na którym opiera się kłykiec zuchwowy (*condylus mandibularis*). Kłykiec ten dzieli się na dwie części – przyśrodkową i zewnętrzną, mniej więcej tej samej wielkości, oddzielone wgłębieniem. Tylna krawędź kości zakrzywia się przed kłykiem czaszkowym, lecz poza tym jest w przybliżeniu prosta. Krawędź przednia jest bardziej zakrzywiona. Wzdłuż niej po zewnętrznej stronie biegnie grzebień bębnekowy (*crista tympanica*) – stosunkowo niski, przez co koncha kości kwadratowej jest względnie płytka.

3.1.3. Kości szczęki i podniebienia

Kość szczękowa (*os maxillare*) to główna kość tworząca szczękę. W widoku bocznym jest w przybliżeniu trójkątna, z wysokim wyrostkiem twarzowym (*processus facialis*), stykającym się z kością nosową, a także – samym skierowanym ku tyłowi zakończeniem – z kośćmi przedczołową i czołową. Tylno-grzbietowa krawędź wyrostka nie sięga do poziomu oczodołu. Wyrostek tylny (*processus posterioris*) na całej długości styka się z kością jarzmową, a w tylnej części kontaktuje się przyśrodkowo z kością zewnętrzno-skrzydłową, tworząc również boczną krawędź otworu podoczodołowego (*foramen suboculare*). W przedniej części tego otworu kość szczękowa styka się również z kością podniebienną. Z przodu tworzy krawędź nozdrza zewnętrznego, od strony brzusznej ograniczanego przez wyrostek przedszczękowy (*processus premaxillaris*), stykający się z kością przedszczękową. Wzdłuż brzusznej krawędzi kości znajdują się otwory dla szczękowego odgałęzienia piątego nerwu czaszkowego. Ich liczba nie przekracza siedmiu, przy czym nie jest ona ściśle zależna od wielkości, może też występować asymetria. W kości szczękowej osadzonych jest około piętnastu zębów, znajdujących się na kostnej półeczce. Tylko kilka pierwszych z nich ma budowę jednoguzkową, pozostałe są dwuguzkowe. Na powierzchni przyśrodkowej kości szczękowej *P. hispanicus** znajduje się *carina maxillaris*, biegnąca mniej więcej równoległe do grzbietowej krawędzi wyrostka twarzowego.

Kość przedszczękowa (*os praemaxillare*) jest pojedynczą, najbardziej wysuniętą ku przodowi kością czaszki. Tworzy przednią i przyśrodkową krawędź nozdrzy zewnętrznych. Na boki skierowane są dwa wyrostki kontaktujące się ukośnym szwem z wyrostkami przedszczękowymi kości szczękowej. W stronę tylno-grzbietową biegnie smukły wyrostek nosowy (*processus nasalis*), wchodzący wyraźnie pomiędzy kości nosowe. Jego boczne

krawędzie są równoległe do siebie, dopiero zakończenie wyrostka jest zaostrome. W widoku od strony brzusznej na kości widoczna jest kostna półeczka – podobnie jak na kości szczękowej – na której znajduje się siedem jednoguzkowych zębów. Z tylnoprzyśrodkową krawędzią półeczki stykają się kości lemieszowe.

Kość lemieszowa (*os vomer*) to parzysta kość tworząca przednią część podniebienia. Niewielki wyrostek pośrodkowy (*processus medianus*) styka się z przodu z tylną krawędzią kości przedszczękowej. Z tyłu kontaktuje się z kością podniebienną. W widoku od strony brzusznej wydaje się, że zewnętrzną krawędzią lemiesz styka się z półeczką kości szczękowej, choć kontakt pomiędzy nimi jest przerywany dwoma otworami – przedni z nich, niewielki, w przybliżeniu elipsoidalny, to otwór dla przewodu lemieszowo-nosowego. Za nim kość rozszerza się w kierunku zewnętrznym, a następnie tworzy znacznie większy otwór nozdrza wewnętrznego. W widoku pod kątem widać jednak, że pomiędzy półeczką kości szczękowej a lemieszem jest przerwa. Przyśrodkowo kość lemieszowa styka się z drugim lemieszem, choć kontakt ograniczony jest do tylnej części kości, z przodu jest między nimi niewielka przerwa. Niewielkie grzebienie na brzusznej stronie otaczają wgłębienie pośrodkowe (*recessus medianus*), biegnące na całej długości kości.

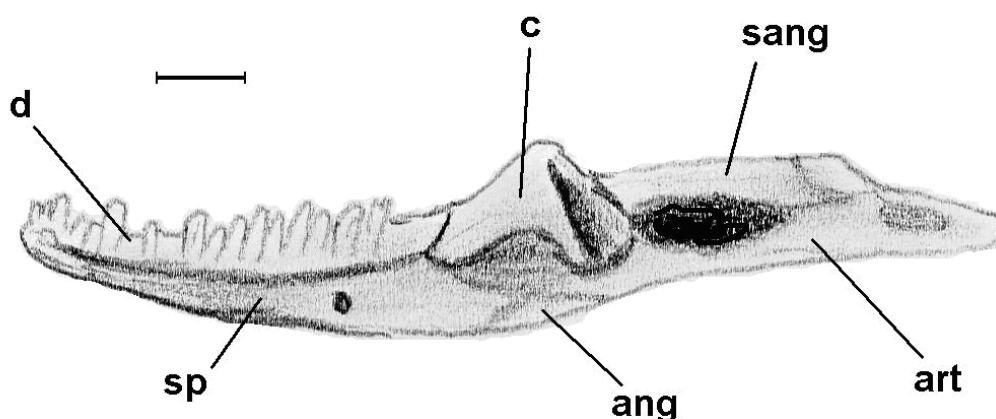
Kość podniebienna (*os palatinum*) to parzysta kość stykająca się z przodu z kością lemieszową. Od nozdrza wewnętrznego niemal do samego końca kości biegnie bruzda otoczana po bokach przez dwa niewielkie grzebienie. Z tyłu kontaktuje się z kością skrzydłową – szew pomiędzy nimi jest w przybliżeniu S-kształtny. Kość podniebienna tworzy przednio-boczną krawędź otworu podoczodołowego. Z przodu po stronie zewnętrznej styka się z kością szczękową. U większych osobników przednia krawędź otworu podoczodołowego jest zaostroma, u mniejszych – bardziej zaokrąglona. W przedniej części styka się przyśrodkowo z drugą kością podniebienną, potem rozdzielają się, tworząc przednią część przestrzeni międzyskrzydłowej. U niektórych osobników jest ona stosunkowo szeroka, zaś u innych przyśrodkowe krawędzie kości podniebiennych biegną wzdłuż siebie w bardzo niewielkiej odległości. Z przodu, od strony grzbietowej styka się z wyrostkiem podniebiennym kości czołowej oraz kością szczękową. Po stronie zewnętrznej znajduje się stosunkowo duży otwór dla nerwu.

Kość skrzydłowa (*os pterygoideum*) jest parzystą kością podniebienia, przypominającą kształtem literę „y”. Wyrostek przedni (*processus anterioris*) styka się z kością podniebienną. U samic kąt pomiędzy wyrostkami przednimi obu kości skrzydłowych jest większy niż u samców (u których biegną one mniej więcej równoległe), choć u największej z samic sytuacja jest bardziej zbliżona do tej obecnej u samców. Pomiedzy wyrostkami bocznym a przednio-bocznym (*processus anterolateralis*) znajduje się wyraźne wgłębienie skrzydłowe (*recessus*

pterygoideus), o zaokrąglonej przedniej krawędzi, tworzące tylny brzeg otworu podoczodołowego. W stronę tylno-boczną biegnie wyrostek tylny (*processus posterioris*), sięgający kłykcia żuchwowego kości kwadratowej. Na przyśrodkowej stronie wyrostka znajduje się rowek, w który wchodzi wyrostek podstawnoskrzydłowy kości podstawnoklinowej. Wzdłuż zewnętrznej strony kości, od wyrostka przednio-bocznego do wyrostka kwadratowego biegnie niewielki grzebień. Po stronie grzbietowej, tuż przed wyrostkiem podstawnoskrzydłowym, na kości skrzydłowej opiera się kość nadskrzydłowa. Na wyrostku przednim lub powierzchni pomiędzy nim a wyrostkiem przednio-bocznym znajduje się kilka niewielkich jednoguzkowych zębów, tworzących jeden rząd. Ich liczba na jednej kości nie zawsze odpowiada liczbie na drugiej, a u niektórych osobników zęby występują tylko na jednej z nich.

Kość zewnętrznoskrzydłowa (*os ectopterygoideum*) tworzy tylno-boczną krawędź otworu podoczodołowego. Zbudowana jest z główki przyśrodkowej, kontaktującej się z wyrostkiem przednio-bocznym kości skrzydłowej, połączonej przewężeniem (szyjką) z główką boczną, stykającą się z kośćmi jarzmową i szczękową. Od strony grzbietowej widać, że główka boczna ciągnie się nad kością szczękową, sięgając wyrostka przednio-bocznego kości podniebiennej.

Kość nozdrzowa (*os septomaxillare*) to niewielka kostna płytką opierająca się na lemieszu i kości szczękowej. Przyśrodkowo nie sięga do wyrostka nosowego kości przedszczękowej. W nozdrzu zewnętrznym widoczna jest jedynie jej przednia krawędź. Wyrostek przedni niedostrzegalny.



Ryc. 3. Żuchwa samca *P. cretensis* (NHMC 80.3.51.21). Widok od strony przyśrodkowej. Pasek skali odpowiada 1 mm; ang – kość kątowa, art – kość stawowa, c – kość dziobiasta, d – kość zębowa, sang – kość nadkątowa, sp – kość okładkowa.

3.1.4. Żuchwa

Kość zębowa (*os dentale*) to główna kość przedniej części żuchwy. Jest lekko zagięta w kierunku brzuszny. Po stronie przyśrodkowej znajdują się dwa grzebienie biegnące wzdłuż kości – jeden po stronie grzbietowej, drugi – brzusznej. Między nimi znajduje się kość okładkowa. Od strony zewnętrznej widoczne są dwa wyrostki – grzbietowy (*processus dorsalis*) i brzuszny (*processus ventralis*), spośród których dłuższy jest brzuszny, choć stopień dysproporcji cechuje się zmiennością międzyosobniczą. Od strony zewnętrznej grzbietowy sięga do wyrostka wargowego kości dziobiastej, zaś od strony przyśrodkowej – do wyrostka przednio-przyśrodkowego. Wyrostek brzuszny kości zębowej z tyłu sięga do kości kątowej. Pomiedzy te dwa wyrostki wchodzi kość nadkątowa i kątowa. Z przodu kości zębowej, po stronie zewnętrznej, znajduje się cztery lub pięć otworów dla żuchwowego odgałęzienia piątego nerwu czaszkowego. W kości osadzonych jest około dwudziestu zębów (u samców zwykle mniej). Tylko kilka położonych najbliżej przodu i nachylonych ku przodowi, ma budowę jednoguzkową, pozostałe są dwuguzkowe.

Kość okładkowa (*os spleniale*) to niewielka i bardzo smukła kość przylegająca do przyśrodkowej części kości zębowej z przodu ostro zakończona, a z tyłu kontaktująca się z kośćmi dziobiastą, kątową i stawową. Na wysokości trzeciego-czwartego od tyłu zęba znajduje się stosunkowo duży otwór.

Kość dziobiasta (*os coronoideum*) tworzy najwyższy punkt żuchwy. Z przodu obejmuje tył kości zębowej wyrostkiem wargowym (*processus labialis*) od zewnątrz i wyrostkiem przednio-przyśrodkowym (*processus anteromedialis*) od strony przyśrodkowej. Wyrostek wargowy wchodzi ostrym zakończeniem pomiędzy grzebienie grzbietowy kości zębowej a kość okładkową. Wyrostek tylnobrzuszny (*processus posteroventralis*) tworzy przednią krawędź dołu przywodziciela żuchwy (*fossa adductor mandibulae*), sięgając w stronę brzuszną do kości kątowej i stawowej. Po stronie przyśrodkowej, od brzusznej krawędzi wyrostka aż do szczytu kości ciągnie się wyraźny grzebień. Sam wierzchołek jest zaokrąglony. Brzuszna krawędź kości, pomiędzy wyrostkami przednio-przyśrodkowym a tylnobrzusznym jest mocno zagięta w stronę grzbietową.

Kość kątowa (*os angulare*) w widoku od strony przyśrodkowej widoczna jest tylko na krótkim odcinku poniżej wyrostka tylnobrzusznego kości dziobiastej. Po stronie grzbietowej kontaktuje się z kością nadkątową, wraz z którą wchodzi pomiędzy wyrostki grzbietowy i brzuszny kości zębowej. Szew pomiędzy nimi jest niemal prosty. Z tyłu kontaktuje się z kością stawową.

Kość nadkątowa (*os supraangulare*) tworzy krawędź grzbietową tylnej części żuchwy oraz grzbietową krawędź dołu przywodziciela żuchwy. Z tyłu po stronie zewnętrznej widoczny

jest otwór dla nerwu. Tuż za nim kość rozszerza się i wygina w stronę grzbietową, tworząc powierzchnię stawową kontaktującą się z kością kwadratową. Niemal dokładnie wzdłuż szwu łączącego kości nadkątową i kątową biegnie stosunkowo słabo wykształcony grzebień.

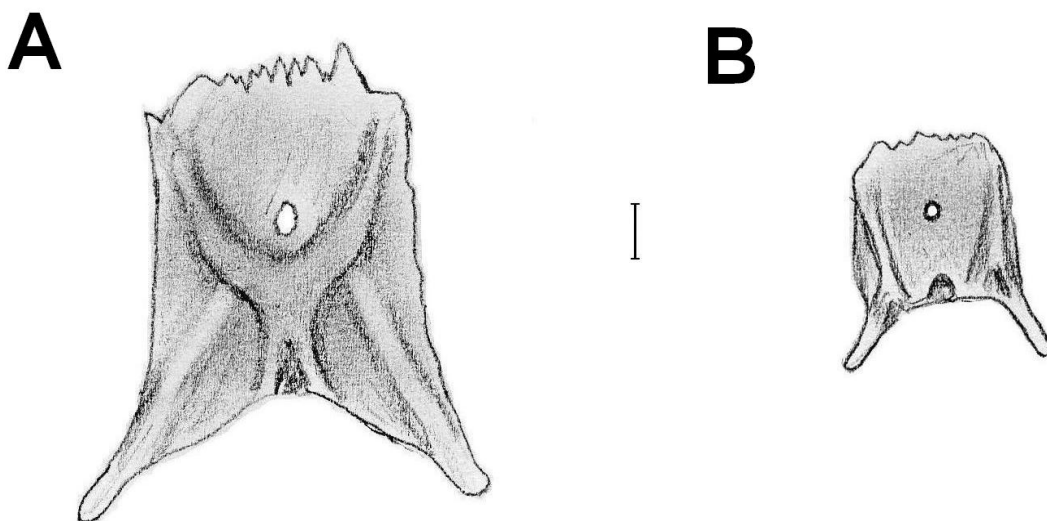
Kość stawowa (*os articulare*) tworzy tylną część żuchwy. Od strony brzusznej i tylnej otacza dół przywodziciela żuchwy. Jej brzuszna krawędź jest stosunkowo prosta w widokach bocznym i przyśrodkowym. Wyrostek zastawowy (*processus retroarticularis*) ma umiarkowaną długość i dość zwężony koniec. Znajduje się na nim wgłębienie skierowane grzbietowo-przyśrodkowo.

3.2. Osteologia porównawcza

Gatunki z rodzaju *Podarcis* cechują się dość dużą jednorodnością w budowie czaszki – większość różnic dotyczy proporcji poszczególnych elementów. Mimo to występują też pewne różnice jakościowe. Różnice w porównaniu z *P. cretensis* (lub *P. hispanicus**) obejmują:

- a) u niektórych osobników *P. muralis* wyrostek nosowy kości przedszczękowej ma kształt liściowaty, tj. rozszerza się od nasady ku końcowi, a następnie ponownie zwęża,
- b) u *P. siculus* i *P. erhardii* może występować osiem zębów na kości przedszczękowej,
- c) brzuszna strona kości ciemieniowej jest znacznie silniej ornamentowana u *P. muralis* i *P. siculus* – grzebień boczny biegną od przednio-bocznej krawędzi kości ku środkowi kości, gdzie tuż za otworem ciemieniowym zostają połączone grzebieniem przyśrodkowym, a następnie prosto do tylnej krawędzi kości (ryc. 4),
- d) duże osobniki *P. siculus* i *P. peloponnesiacus* mają silnie wygięte w stronę brzuszną kości podniebienne i skrzydłowe,
- e) u *P. siculus*, zwłaszcza samców, wyrostki tylne kości ciemieniowej są znacznie masywniejsze,
- f) u *P. hispanicus** wyrostki tylne kości ciemieniowej są znacznie słabiej wygięte w stronę brzuszną,
- g) u *P. peloponnesiacus*, *P. siculus*, *P. erhardii* i *P. muralis*, zwłaszcza większych osobników, tylna krawędź kości kwadratowej jest silniej wygięta, a grzebień bębenkowy – wyższy,
- h) u żadnego osobnika *P. muralis*, *P. melisellensis* i *P. hispanicus** nie zanotowano obecności zębów na kościach skrzydłowych. Największy zbadany samiec *P. erhardii* miał dwa zęby na prawej kości skrzydłowej. U *P. siculus* uzębienie podniebienne jest powszechne – występuje u większości osobników, lecz nie wszystkich. Jedyny zbadany osobnik *P. peloponnesiacus* miał bardzo dobrze wykształcone zęby na obu kościach skrzydłowych,

- i) u większości dużych osobników *P. muralis*, *P. siculus*, *P. peloponnesiacus* i *P. erhardii* kłykiec potyliczny zlewał się w jeden element o nierozróżnialnych częściach,
- j) guzki klinowopotyliczne są znacznie wyższe u dużych osobników *P. siculus* i *P. erhardii*,
- k) u dużych osobników *P. siculus* i *P. erhardii* tylne krawędzie grzebieni brzusznobocznych kości klinowopotylicznej mniej więcej na poziomie guzków klinowopotylicznych,
- l) wyrostki podstawnoskrzydłowe kości podstawnoklinowej znacznie masywniejsze u dużych osobników *P. siculus* i silniej zakrzywione w stronę brzuszną,
- m) wyrostek wstępujący kości nadpotylicznej jest znacznie wyższy u *P. siculus* i *P. erhardii*,
- n) u dużych osobników *P. muralis*, *P. siculus*, *P. peloponnesiacus* i *P. erhardii* tylna krawędź kości ciemieniowej sięga za przednią krawędź kości nadpotylicznej, zamykając dół ciemieniowy,
- o) wyrostek kwadratowo-jarzmowy kości jarzmowej jest zwykle słabo wykształcony u *P. muralis*,
- p) w widoku od strony grzbietowej kość zaoczodołowa oddziela kość zczołową od łuskowej u *P. melisellensis* (ale patrz „Dyskusja”),
- q) u *P. siculus*, zwłaszcza większych osobników, kąt pomiędzy kością szczękową a wyrostkiem przednio-bocznym kości podniebiennej mniejszy, przez co przednia krawędź otworu podoczodołowego bardziej zaostrzona,
- r) u *P. hispanicus** wyrostek brzuszny kości zębowej jest tylko nieznacznie dłuższy od wyrostka grzbietowego.



Ryc. 4. Brzuszna strona kości ciemieniowej. A – *P. siculus* (TS005), B – *P. hispanicus** (MNCN-16499). Pasek skali odpowiada 1 mm.

3.3. Analizy morfometryczne

Analiza proporcji wskazuje, że stosunkowo najniższą czaszką cechują się samce *P. hispanicus**, a w dalszej kolejności: samce *P. cretensis*, samice *P. cretensis*, samice *P. erhardii*, juwenilne samice *P. melisellensis*, *P. muralis*, samce *P. erhardii*, samce *P. siculus*, samice *P. siculus* oraz samce *P. peloponnesiacus*. Proporcjonalnie najwęższą czaszką (według pierwszego wskaźnika, uwzględniającego szerokość w kościach jarzmowych) cechują się samce *P. hispanicus**, a następnie *P. muralis*, samce *P. cretensis*, samice *P. cretensis*, samice *P. siculus*, samice *P. erhardii*, samce *P. erhardii*, juwenilne samice *P. melisellensis*, samce *P. siculus* i samce *P. peloponnesiacus*. Drugi wskaźnik szerokości (na poziomie szwu pomiędzy kośćmi przedczołową a łuskową) pokazuje, że względnie najwęższą czaszkę mają samce *P. hispanicus**, a w dalszej kolejności samce i samice *P. cretensis*, samice i samce *P. siculus*, *P. muralis*, samice i samce *P. erhardii*, samice *P. melisellensis* i samce *P. peloponnesiacus* (tab. 1).

Tab. 1. Podstawowe proporcje czaszki badanych gatunków jaszczurek. Im wyższa wartość danego wskaźnika, tym czaszka proporcjonalnie niższa lub węższa. Dokładniejszy opis w tekście.

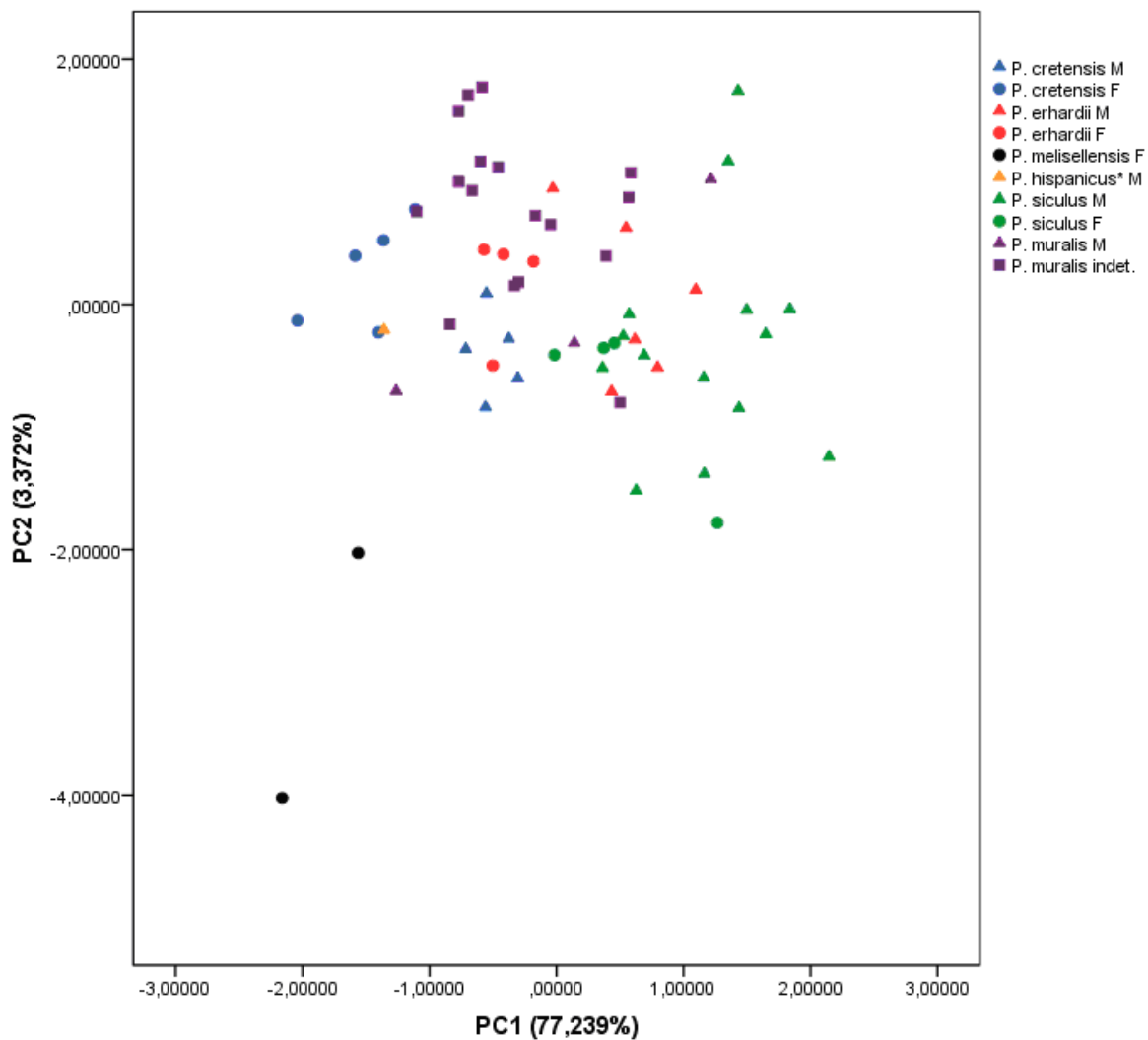
Gatunek	Płeć	Wskaźnik wysokości	Wskaźnik szerokości I	Wskaźnik szerokości II
<i>P. cretensis</i>	M (n = 5)	3,884516	2,033789	2,6636931
	F (n = 4)	3,823047	2,032947	2,585582
<i>P. erhardii</i>	M (n = 6)	3,466196	1,958898	2,3936729
	F (n = 4)	3,768116	1,923815	2,3470851
<i>P. siculus</i>	M (n = 14)	3,333225	1,851513	2,4844642
	F (n = 1)	3,1893	1,997423	2,440945
<i>P. muralis</i>	Nieokreślona (n = 12),	3,655493	2,056951	2,4074568
	M (n = 1)			(n = 10)
<i>P. hispanicus*</i>	M (n = 1)	3,965839	2,276292	2,711253
<i>P. melisellensis</i>	F juv. (n = 2)	3,759684	1,968378	2,301587
				(n = 1)
<i>P. peloponnesiacus</i>	M (n = 1)	2,868852	1,780264	2,212389

Analiza składowych głównych obejmująca wszystkie zmierzone czaszki wyodrębniła trzy istotne składowe główne – PC1 o wartości własnej (*eigenvalue*) 22,160, wyjaśniająca 69,349% wariacji, PC2 (*eigenvalue* – 2,804, 8,761% wariacji) i PC3 (*eigenvalue* – 1,146, 3,582% wariacji), pozostałe składowe miały *eigenvalue* poniżej 0,755 i wyjaśniały nie więcej

niż 2,355% wariancji. Pierwsza składowa opisuje gradient od *P. melisellensis*, samic *P. cretensis*, przez *P. muralis*, samce *P. cretensis*, samice *P. erhardii*, po samce *P. erhardii* i *P. siculus*, przy czym wiele z tych grup silnie się na siebie nakłada. Druga składowa ustawia szereg od *P. melisellensis*, samic *P. cretensis*, *P. muralis*, samic *P. erhardii*, samic *P. siculus*, samców *P. erhardii* i samców *P. siculus*. Zakresy większości z tych grup przynajmniej częściowo na siebie nachodzą. Kompletny okaz *P. hispanicus** grupuje się z samicami *P. cretensis*, natomiast niekompletne okazy są grupą odrębną od pozostałych na PC2. Również najbardziej niekompletne *P. muralis* i *P. siculus* znacznie odstają od kompletnych okazów swoich gatunków.

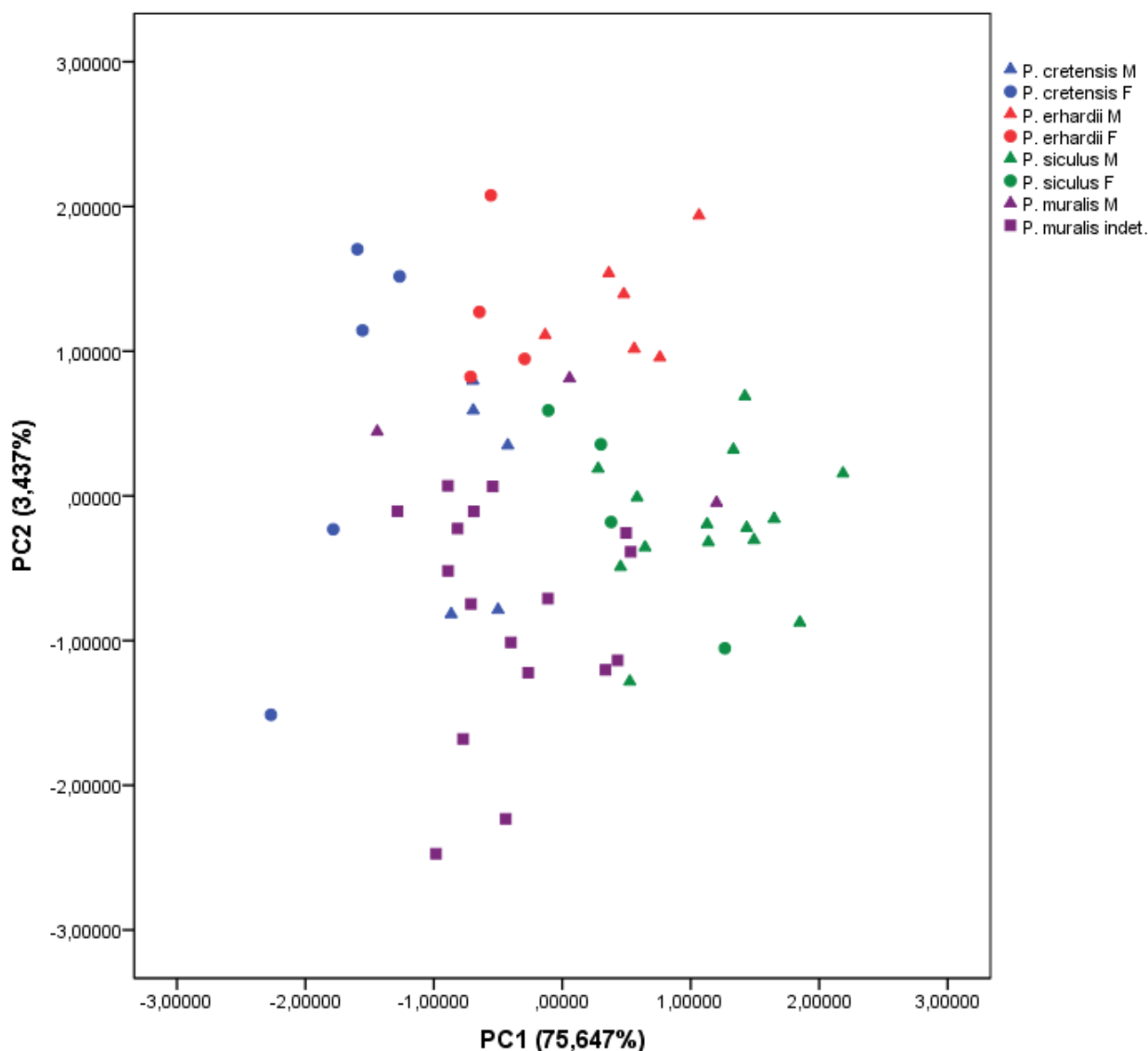
Druga analiza składowych głównych, uwzględniająca kompletne okazy (zobacz „Materiał i metodyka”), wyodrębniła dwie istotne składowe główne – PC1 (*eigenvalue* – 24,716, wyjaśnienie 77,239% wariancji) i PC2 (*eigenvalue* – 1,016, 3,372% wariancji). PC1 opisuje gradient od *P. melisellensis*, samic *P. cretensis* i samca *P. hispanicus**, przez *P. muralis*, samce *P. cretensis* i samice *P. erhardii*, do samców *P. erhardii*, samic *P. siculus* i samców *P. siculus*. Zbiór obejmujący pierwsze trzy grupy jedynie nieznacznie nakłada się na *P. muralis*, lecz pozostałe grupy nachodzą na siebie w większym stopniu. Na PC2 wszystkie gatunki tworzą jedną grupę z bardzo niewielkimi różnicami, jedynie *P. melisellensis* jest od nich wyraźnie odrębny (ryc. 5).

Trzecia analiza również wyodrębniła dwie istotne składowe główne – PC1 (*eigenvalue* – 24,207, 75,647%) i PC2 (*eigenvalue* – 1,1, 3,437%). Najniższe wartości PC1 wykazują samice *P. cretensis*, a następnie *P. muralis*, samce *P. cretensis* i samice *P. erhardii*, samice *P. siculus*, samce *P. erhardii* i samce *P. siculus*. Żadna z grup nie jest odgraniczona od pozostałych, choć samice *P. cretensis* jedynie w niewielkim stopniu nakładają się na *P. muralis*. *P. muralis* zajmuje największy obszar, nachodzący na wartości wszystkich pozostałych grup. Również na PC2 żadna z grup nie odróżnia się od pozostałych. Najmniejsze wartości mają *P. muralis*, niektóre samice *P. cretensis*, niektóre samce i samice *P. siculus*, zaś największe wartości wykazują inne samice *P. cretensis*, osobniki *P. erhardii* i pojedyncze samce *P. siculus*, *P. muralis* i *P. cretensis* (ryc. 6).



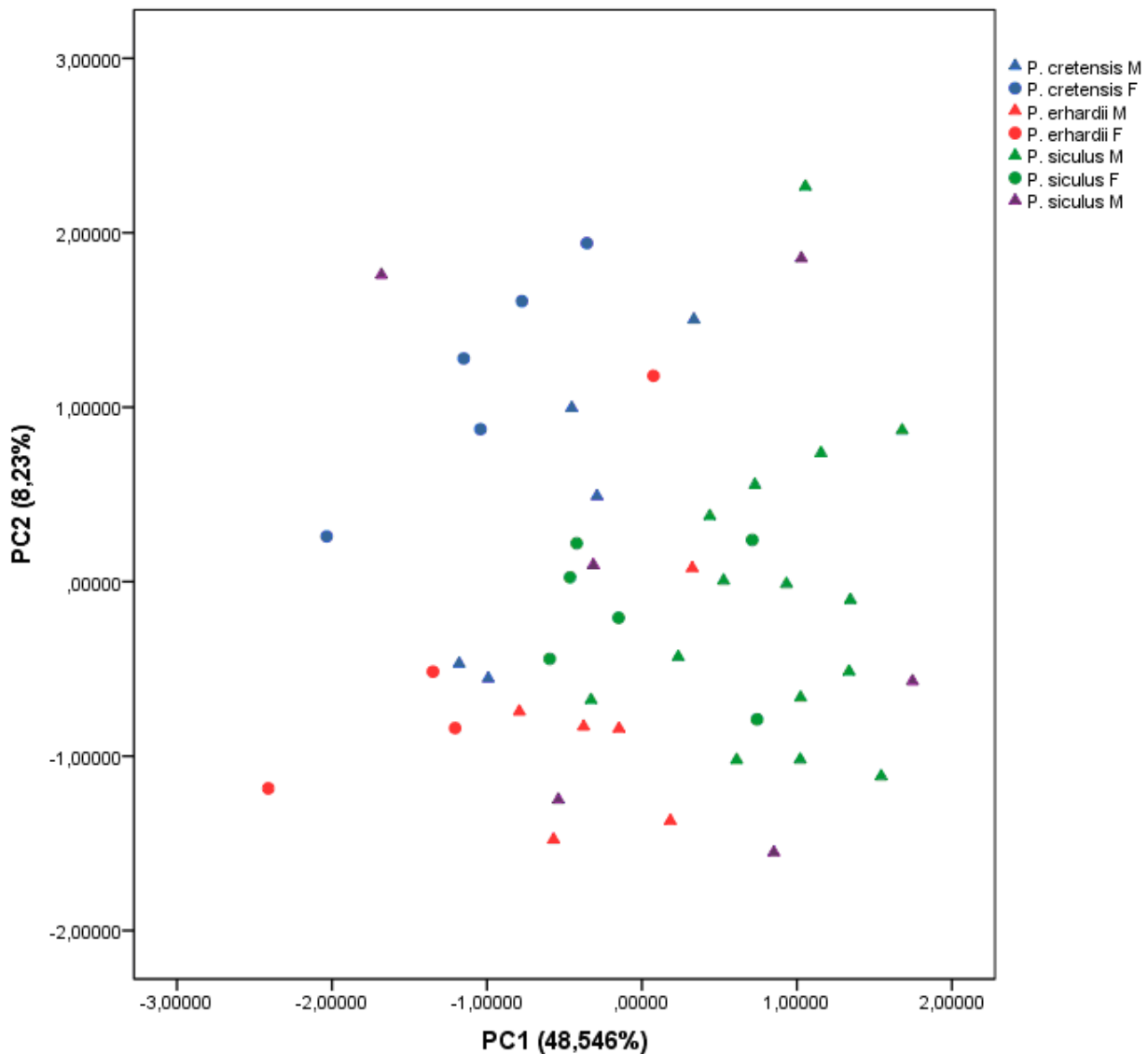
Ryc. 5. Wykres przedstawiający wyniki drugiej analizy składowych głównych na danych poddanych transformacji logarytmicznej.

Wielowymiarowa analiza wariancji wskazuje, że obie składowe główne są istotne statystycznie (lambda Wilksa = 0,125, $F = 12,834$, $p < 0,0001$). Na pierwszej z nich samce *P. cretensis* istotnie statystycznie różnią się od samców *P. erhardii* ($p = 0,026$) i samców *P. siculus* ($p < 0,0001$), samice *P. cretensis* – od samców *P. erhardii* ($p < 0,0001$), samców i samic *P. siculus* (w obu przypadkach $p < 0,0001$), samców *P. muralis* ($p = 0,005$) oraz *P. muralis* o płci nieokreślonej ($p = 0,001$). Oprócz wymienionych, samce *P. erhardii* różnią się od osobników *P. muralis* o płci nieokreślonej ($p = 0,021$), a samice *P. erhardii* – od samców *P. siculus* ($p < 0,0001$). Samce *P. siculus* różnią się od samców *P. muralis* ($p = 0,026$) oraz osobników tego gatunku o płci nieokreślonej ($p < 0,0001$).



Ryc. 6. Wykres przedstawiający wyniki trzeciej analizy składowych głównych na danych poddanych transformacji logarytmicznej.

Kolejną analizę składowych głównych przeprowadzono na resztach obliczonych na SVL. Wyodrębniła ona sześć istotnych składowych głównych – PC1 (*eigenvalue* – 15,535, 48,546%), PC2 (*eigenvalue* – 2,634, 8,23%), PC3 (*eigenvalue* – 1,956, 6,114%), PC4 (*eigenvalue* – 1,577, 4,929%), PC5 (*eigenvalue* – 1,504, 4,699%), PC6 (*eigenvalue* – 1,209, 3,778%). Pierwsza składowa opisuje gradient od samic *P. erhardii* i *P. cretensis*, przez samce *P. cretensis* i *P. erhardii* oraz samice *P. siculus* do samców *P. siculus*, zaś druga – gradient od *P. erhardii*, przez *P. siculus*, do *P. cretensis*. Poszczególne osobniki *P. muralis* zajmują pozycje bliskie skrajności na obu składowych (ryc. 7). MANOVA wskazuje na istotność statystyczną różnic pomiędzy badanymi grupami (lambda Wilksa = 0,309, F = 5,192, $p < 0,0001$). W PC1 istotne różnice występują pomiędzy samcami *P. siculus* i samcami *P. cretensis* ($p = 0,009$), samicami *P. cretensis* ($p < 0,0001$), samcami *P. erhardii* ($p = 0,038$) oraz samicami *P. erhardii* ($p < 0,0001$). W PC2 istotnie różnią się jedynie samice *P. cretensis* i samce *P. erhardii* ($p = 0,009$).

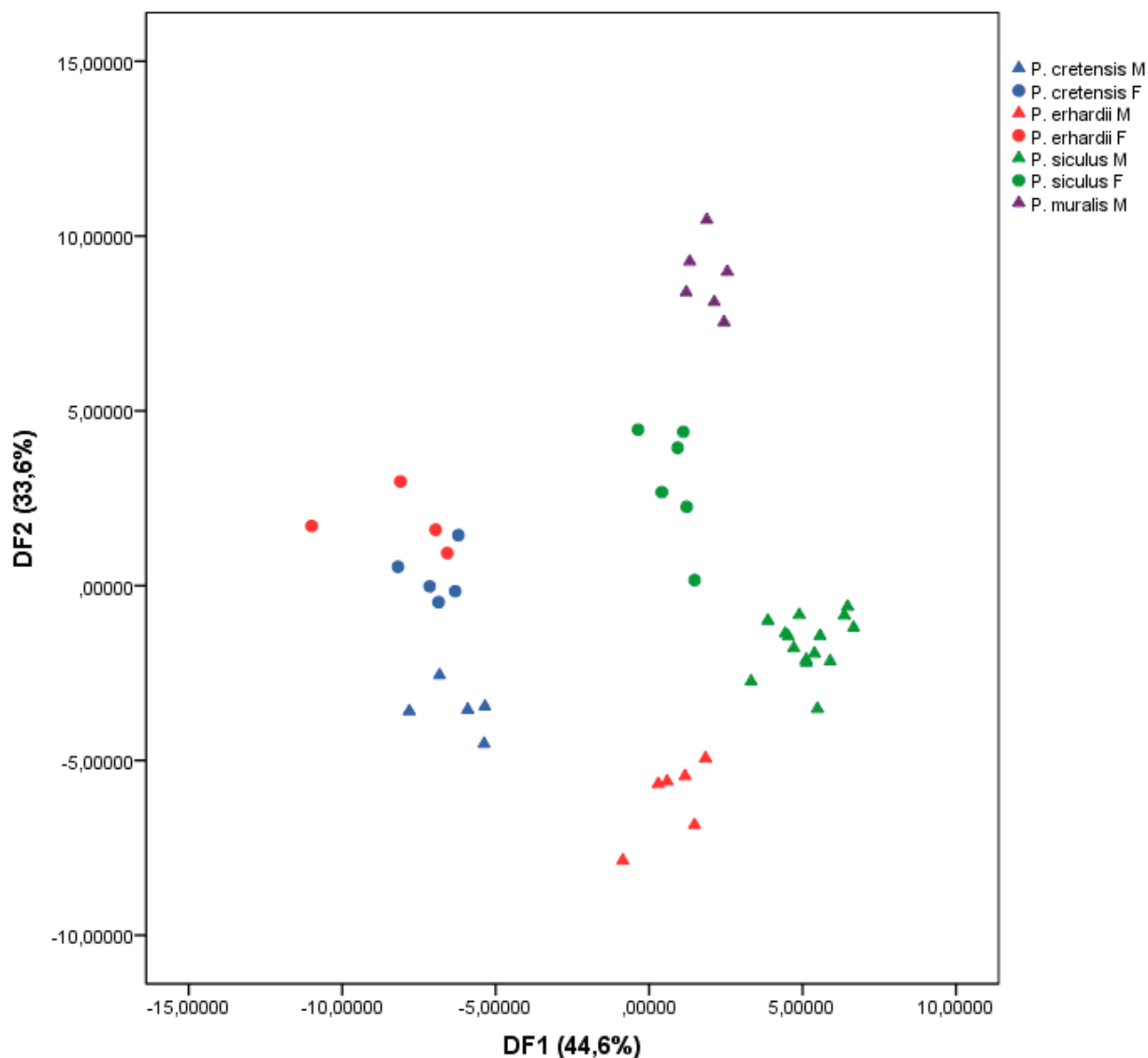


Ryc. 7. Wykres przedstawiający wyniki analizy składowych głównych przeprowadzonej na resztach obliczonych na SVL.

Analizy składowych głównych przeprowadzone na resztach obliczonych na długościach czaszki nie są istotne statystycznie.

Analiza funkcji dyskryminacyjnej (DFA) wykonana na resztach obliczonych na SVL wyodrębniła trzy funkcje istotne statystycznie. Pierwsza z nich ma *eigenvalue* 28,404 i wyjaśnia 44,6% wariacji, druga – 21,401 i 33,6%, a trzecia – 6,009 i 9,4%. Na wykresie stworzonym z dwóch pierwszych funkcji (ryc. 8) morfoprzestrzenie zajmowane przez poszczególne grupy są odrębne, z wyjątkiem niewielkiego nachodzenia na siebie przestrzeni samic *P. erhardii* i samic *P. cretensis*. DF1 opisuje gradient od samic *P. erhardii*, samic i samców *P. cretensis*, przez samce *P. erhardii*, samice *P. siculus* i samce *P. muralis*, po samce *P. siculus*. Najniższe wartości DF2 mają samce *P. erhardii*, a następnie samce *P. cretensis*, samce *P. siculus*, samice *P. cretensis*, samice *P. siculus* i *P. erhardii* oraz samce *P. muralis*. Obydwie funkcje opisują

dymorfizm płciowy u wszystkich gatunków reprezentowanych w tej analizie przez obie płcie, oprócz *P. cretensis*, u którego samce i samice mają zbliżone wartości DF1.

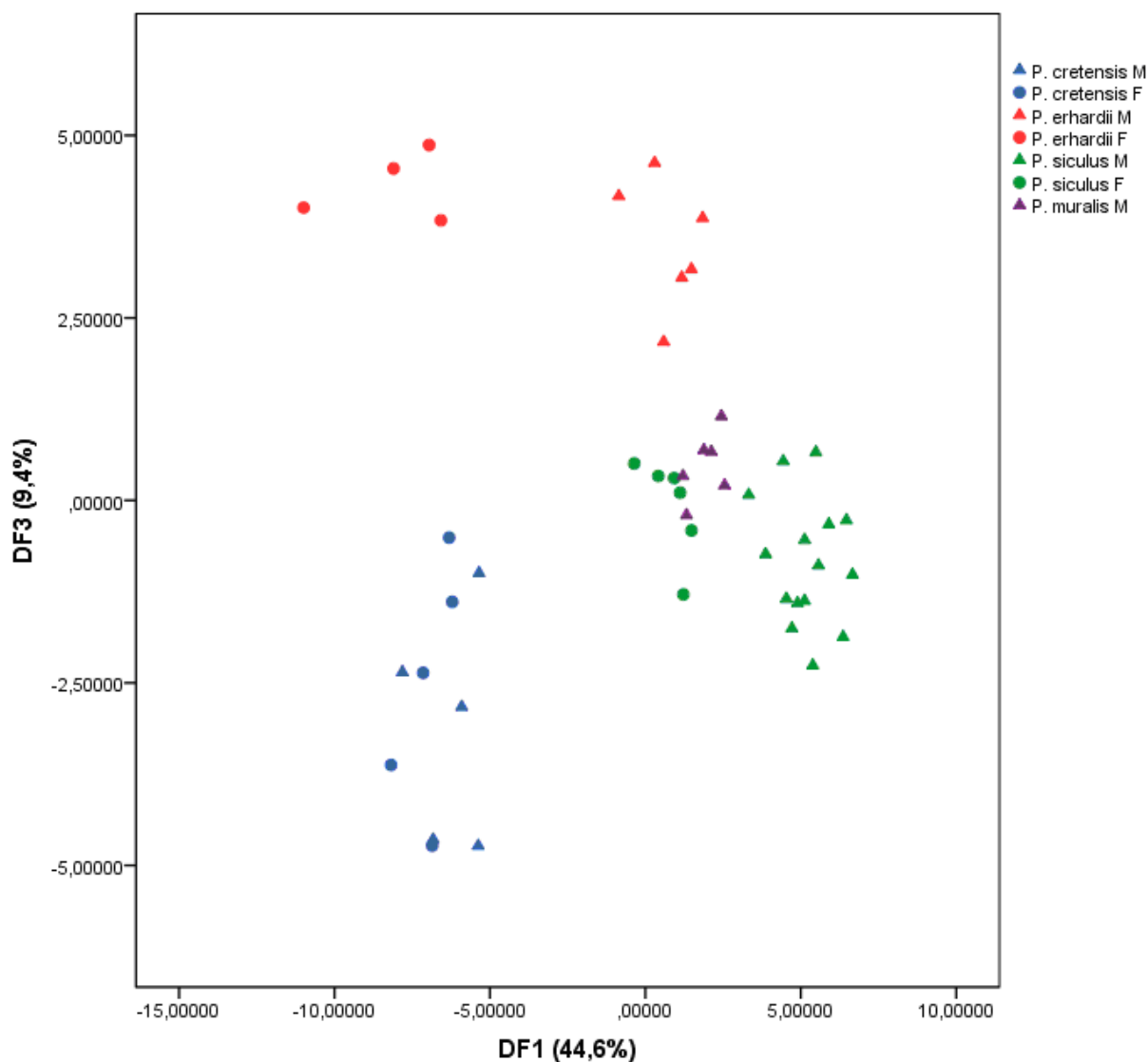


Ryc. 8. Wykres przedstawiający wyniki analizy funkcji dyskryminacyjnej przeprowadzonej na resztach obliczonych na SVL.

Z pierwszą funkcją, opisującą dymorfizm płciowy u *P. siculus* i *P. erhardii* oraz różnice pomiędzy niektórymi gatunkami, najsilniej skorelowane są: długość zuchwy, długość czaszki (mierzona do końca kości ciemieniowej), wysokość czaszki, długość otworu podoczodołowego, długość szeregu zębów zuchwy oraz długość kości szczękowej. Z drugą funkcją najsilniejszą korelację wykazują szerokość kości ciemieniowej oraz wysokość kości szczękowej, przy czym w przypadku drugiej z tych cech jest to korelacja ujemna, zaś z trzecią funkcją – długość kości przedszczękowej, minimalna długość kości ciemieniowej, szerokość czaszki na poziomie szwu pomiędzy kośćmi zaoczodołową i łuskową, maksymalna długość kości ciemieniowej, długość szeregu zębów kości szczękowej, wysokość kości kwadratowej oraz długość kości dziobiastej – spośród nich dodatnią korelację wykazują jedynie długość kości przedszczękowej

oraz szerokość czaszki, pozostałe są skorelowane ujemnie (tab. 2). Trzecia funkcja opisuje gradient od *P. cretensis*, przez *P. siculus* i *P. muralis*, do *P. erhardii*. Zakresy zajmowane przez trzy pierwsze gatunki w sporej mierze pokrywają się ze sobą (*P. cretensis* i *P. muralis* w mniejszym stopniu), natomiast *P. erhardii* jest wyraźnie odrębny od pozostałych (ryc. 9).

Analizy dyskryminacyjne przeprowadzone na resztach obliczonych na długościach czaszki nie przyniosły istotnych statystycznie wyników.



Ryc. 9. Wykres przedstawiający wyniki analizy funkcji dyskryminacyjnej przeprowadzonej na resztach obliczonych na SVL.

Tab. 2. Cechy najsilniej skorelowane z daną funkcją w analizie funkcji dyskryminacyjnej przeprowadzonej na resztach obliczonych na SVL.

Cecha	Funkcja		
	1	2	3
Długość zuchwy	0,229		
Długość czaszki (SL_par)	0,220		
Wysokość czaszki	0,204		
Długość otworu podoczodołowego	0,186		
Długość szeregu zębowego zuchwy	0,149		
Długość kości szczękowej	0,148		
Szerokość kości ciemieniowej		0,102	
Wysokość kości szczękowej		-0,065	
Długość kości przedszczękowej			0,240
Minimalna długość kości ciemieniowej			-0,211
Szerokość czaszki (SW_ps)			0,192
Maksymalna długość kości ciemieniowej			-0,178
Długość szeregu zębowego kości szczękowej			-0,161
Wysokość kości kwadratowej			-0,157
Długość kości dziobiastej			-0,141

4. Dyskusja

Ogólną budową czaszki *Podarcis cretensis* nie odbiega od większości innych palearktycznych przedstawicieli Lacertidae. Ma on jednak kilka godnych uwagi cech – jak dobrze widoczny szew pomiędzy kośćmi podstawnopotyliczną a bocznopotyliczną,

trzyzęściowy kłykieć potyliczny nawet u dorosłych osobników czy obecność zębów na kościach skrzydłowych – które należy interpretować w kontekście rozmiarów osiągniętych przez przedstawicieli tego gatunku i jego biogeografii. *Podarcis cretensis* to gatunek zasiedlający Kretę i kilkanaście niewielkich wysepek położonych u jej wybrzeży. Ewolucja jaszczurek na wyspach może przebiegać w wielu różnych kierunkach – znane są przypadki gigantyzmu i karłowatości. Gigantyzm wydaje się zjawiskiem statystycznie częstszym (choć zależy to od rozpatrywanego poziomu taksonomicznego), jednak wśród niewielkich jaszczurek gatunki wyspowe są zwykle mniejsze niż ich kontynentalni krewniacy (Meiri i in. 2011). Odwrotna sytuacja występuje np. w przypadku blisko spokrewnionego z *P. cretensis* i również zasiedlającego wyspy Morza Egejskiego gatunku *P. gaigeae*, u którego gigantyzm wyspowy może wynikać z obfitości pokarmu i występowania kanibalizmu (Pafilis i in. 2009). Ogólnie *P. cretensis* tylko nieznacznie różni się rozmiarami od blisko spokrewnionego *P. erhardii* (Lymberakis i in. 2008). W obrębie gatunku występuje jednak spore zróżnicowanie rozmiarów pomiędzy populacjami zasiedlającymi poszczególne wyspy – jaszczurki żyjące na Elafonisos należą do najmniejszych przedstawicieli gatunku (Wettstein 1953, Lymberakis i in. 2008, tab. 3).

Tab. 3. Porównanie wielkości (SVL) *P. cretensis* z całego zasięgu oraz wyspy Elafonisos według różnych autorów. Średnia \pm odchylenie standardowe. Wartości podano w milimetrach.

Miejsce	Samce	Samice	Źródło
Cały zasięg	59,4 \pm 0,6 (n = 63)	55,5 \pm 0,6 (n = 46)	Lymberakis i in. 2008
Elafonisos	58 (n = 5)	53 (n = 4)	Wettstein 1953
Elafonisos	57,78 (n = 6)	53,52 (n = 9)	Lymberakis i in. 2008
Elafonisos	54,8 \pm 2,59 (n = 5)	49,4 \pm 2,88 (n = 5)	Niniejsza praca

Barahona i Barbadillo (1998) podzielili rozwój czaszki na cztery stadia, gdzie stadium I odpowiadało dopiero co wyklutej jaszczurce, a IV – osobnikowi dorosłemu. U wszystkich zbadanych okazów *P. cretensis*, włącznie z największymi, szew pomiędzy kośćmi podstawnopotyliczną a bocznopotyliczną jest dobrze widoczny, co najbardziej odpowiada opisowi stadium III u Barahony i Barbadillo (1998). W stadium IV szew ten jest dostrzegalny jedynie ledwo lub wcale. Pełne skostnienie kości ciemieniowej ma miejsce w tym samym czasie, co kości puszkii mózgowej, co zazwyczaj zachodzi w stadium III jako ostatni proces kostnienia, przy czym w stopniu skostnienia poszczególnych kości, w tym kości ciemieniowej i puszkii mózgowej, może występować zmienność osobnicza wśród zwierząt o zbliżonych rozmiarach (Barahona i Barbadillo 1998). Nawet największe badane osobniki *P. cretensis* cechują się pełnym skostnieniem kości ciemieniowej przy widoczności szwów u podstawy mózgowiczaszki, co odpowiada stadium III.

U dorosłych osobników wielu gatunków jaszczurek trzy części tworzące kłykieć potyliczny zrastają się tak mocno, że niemożliwe staje się ich rozróżnienie (Cope 1892). Pozostają one jednak rozpoznawalne u dojrzałych osobników pedomorficznych taksonów Lacertidae, takich jak *Acanthodactylus* (Evans 2008) czy *Parvilacerta parva* (Müller 2002).

Tyłna krawędź kości ciemieniowej nie sięga przedniej krawędzi kości nadpotylicznej, pozostawiając otwarty dół ciemieniowy, co również jest charakterystyczne dla młodszych jaszczurek – otwarty dół ciemieniowy występuje na wcześniejszych etapach rozwoju jaszczurek właściwych (do stadium III u Barahony i Barbadillo 1998) oraz u osobników dorosłych niektórych taksonów, takich jak *Psammmodromus hispanicus*, *Iberolacerta bonnali*, *Acanthodactylus* czy *Zootoca vivipara* (Barahona i Barbadillo 1998).

Te cechy, w połączeniu z niewielkimi rozmiarami *P. cretensis* z Elafonisos, wskazują, że pedomorfoza mogła mieć miejsce w ewolucji tych jaszczurek. Nie byłoby to zjawiskiem niezwykle, ponieważ heterochronie odegrały istotną rolę w ewolucji jaszczurek właściwych – heterochronie wewnątrzgatunkowe (w rozumieniu Reilly’ego i in. 1997) mogą być przyczyną m.in. dymorfizmu płciowego w kształcie czaszki u jaszczurek z rodzaju *Podarcis* (Piras i in. 2011) i innych przedstawicieli tego kladu (np. Müller 2002). Prawdopodobnie pedomorfoza odpowiada za osiągnięcie mniejszych rozmiarów przez niektóre Lacertidae, jak np. u niewielkiej *Parvilacerta parva* (Müller 2002) czy zmniejszenie rozmiarów w ciągu ewolucji *Gallotia simonyi* i *G. stehlini* z Wysp Kanaryjskich. Co prawda dwa ostatnie gatunki należą do największych współczesnych Lacertidae, jednak w przeszłości mogły osiągać znacznie większe rozmiary (Barahona i in. 2000).

Potencjalnie pedomorficzne cechy występują także u *P. hispanicus**, który ma bardzo słabo wykształcone grzebienie na brzusznej stronie kości ciemieniowej, a grzebień pośrodkowy w ogóle nie występuje. U wielu gatunków jaszczurek właściwych o stosunkowo wysokich czaszkach z tylną krawędzią grzebienia przyśrodkowego kontaktuje się nieskostniała część wyrostka wstępującego kości nadpotylicznej, co wspomaga metakinezę (Müller 2002). *P. hispanicus** ma jednak bardzo spłaszczoną czaszkę, a wyrostek wstępujący jest niewielki i skostniały jedynie u nasady, w związku z czym prawdopodobnie nie pełni takiej funkcji, jak u jaszczurek o wyższych czaszkach, a w takim wypadku wytworzenie grzebienia przyśrodkowego kości ciemieniowej staje się zbędne. Analogiczna sytuacja występuje również u *Parvilacerta parva* (Müller 2002). Podobnie, jak u *P. cretensis*, tylna krawędź kości ciemieniowej nie zamyka całkowicie dołu ciemieniowego. Barahona i Barbadillo (1997, 1998) nie podają tej cechy dla *P. hispanicus* – trudno jednak określić, czy rozbieżność ta wynika ze zmienności osobniczej, czy międzygatunkowej, ponieważ autorzy nie podają, skąd pochodzą analizowane przez nich osobniki.

Inną godną uwagi cechą jest obecność uzębienia podniebiennego – u Lacertidae występującego tylko na kościach skrzydłowych. U jaszczurek wykazuje ona zróżnicowanie zarówno między-, jak i wewnątrzgatunkowe (Mahler i Kearney 2006). Taka sytuacja ma miejsce m.in. w rodzaju *Podarcis*, gdzie zęby te stale występują u *P. tauricus* i *P. milensis*, regularnie brak ich u *P. lilfordi* i *P. waglerianus*, zaś u pozostałych zbadanych gatunków występuje zmienność (Klemmer 1957). Obecność zębów podniebiennych jest zwykle uznawana za cechę dużych przedstawicieli Lacertidae o masywnych czaszkach, pojawiającą się zwykle stosunkowo późno w ontogenezie (Arnold 1973, Barahona i Barbadillo 1998, Costantini i in. 2010). Zęby na kościach skrzydłowych występują u wszystkich zbadanych osobników *P. cretensis*, włącznie z najmniejszymi, co może wydawać się zaskakujące, biorąc pod uwagę potencjalną rolę pedogenezy (pedomorfozy na poziomie wewnątrzgatunkowym) w ewolucji populacji z Elafonisi. W badanej próbie blisko spokrewnionego *P. erhardii* zęby podniebienne występują tylko u największego samca, co zgadza się z obserwacjami Klemmera (1957). Może to sugerować, że powszechne występowanie zębów na kościach skrzydłowych jest cechą, która uległa utrwaleniu w linii ewolucyjnej prowadzącej do *P. cretensis* po jej oddzieleniu się od *P. erhardii*. Costantini i in. (2010) nie znaleźli zębów podniebiennych u *P. siculus*; spekulowali więc, że ich brak może być cechą gatunkową. Hipoteza ta jest jednak błędna, ponieważ już Klemmer (1957) i Mahler i Kearney (2006) opisywali osobniki tego gatunku z zębami na kościach skrzydłowych. Obie te prace sugerowały jednak, że jest to cecha stosunkowo rzadka (obecna u, odpowiednio, 27,6% i 33,3% zbadanych osobników). W badanej przeze mnie próbce jej częstotliwość jest zdecydowanie większa – występuje u 15 z 21 osobników (71,4%). Tak duże rozbieżności wynikają prawdopodobnie z faktu, że *P. siculus* to gatunek cechujący się bardzo dużą zmiennością morfologiczną (np. Urošević i in. 2012). Nie odnalazłem zębów podniebiennych u żadnego osobnika *P. muralis*, mimo iż jest to cecha opisywana w literaturze jako występująca u tego gatunku, choć rzadko i tylko u samców (Klemmer 1957).

Większość jaszczurek właściwych ma czaszkę metakinetyczną, ale nie mezokinetyczną, czyli bez ruchomych stawów czołowo-ciemieniowego i podniebienne-skrzydłowego (Barahona i Barbadillo 1998, Mezzasalma i in. 2014). Obecność zębów podniebiennych interpretowano jako rekompensatę za brak mezokinetyzmu (Montanucci 1968). *P. cretensis* żywią się głównie owadami, choć mogą również zjadać padlinę zwierząt upolowanych przez sokoły skalne, *Falco eleonora* (Delaugerre i in. 2012). Niewielka liczba zębów na kościach skrzydłowych i ich liniowe ułożenie jest typowe dla drapieżnych (w tym owadożernych) przedstawicieli Iguania, a także przynajmniej niektórych innych owadożernych jaszczurek – uzębienie podniebienne może wspomagać zęby szczęk w przytrzymywaniu i obróbce żywej zdobyczy (Montanucci 1968, Mahler i Kearney 2006).

Zastanawiający jest fakt, że u niektórych osobników *P. cretensis* (a także jednego *P. erhardii*) zęby podniebienne występowały tylko na jednej kości skrzydłowej. Asymetrię w liczbie zębów żuchwy stwierdzono u wyspecjalizowanych pokarmowo węży-ślimakojadów z kladu Pareatinae (Hoso i in. 2007). Owadożerność nie wymaga podobnych specjalizacji, analogiczna koncepcja w przypadku *P. cretensis* nie jest więc prawdopodobna. Asymetrię w przypadku pewnych cech merystycznych, takich jak liczba porów udowych czy blaszek podpalcowych, a także w kształcie czaszki, stwierdzono w miejskich (a więc poddanych silniejszej antropopresji) populacjach *P. muralis* (Lazić i in. 2013, 2015). Elafonisos jest bardzo popularnym miejscem turystycznym – duży ruch w sezonie wakacyjnym może stanowić zagrożenie dla tamtejszej fauny i flory (Tselentis i in. 2007), koncepcji asymetrii jako zaburzenia rozwojowego w wyniku antropopresji nie można więc wykluczyć. Z drugiej strony, taką asymetrię opisano już np. u osobnika *P. erhardii* schwytanego w Macedonii w latach 20. XX wieku (Klemmer 1957), gdy antropopresja była mniejsza.

Wiele cech, takich jak silniejszy rozwój guzków klinowopotylicznych, wyrostków wstępującego kości nadpotylicznej czy podstawnoskrzydłowych kości podstawnoklinowej u dużych osobników *P. siculus* i *P. erhardii* – gatunków osiągających spore rozmiary – wynika prawdopodobnie z przedłużonego – w porównaniu do innych badanych gatunków z rodzaju *Podarcis* – rozwoju osobniczego. Cechy takie spotyka się również u dorosłych osobników innych przedstawicieli jaszczurek właściwych, charakteryzujących się dłuższym okresem wzrostu, jak *Gallotia* czy duże gatunki z rodzaju *Lacerta* (Barahona i Barbadillo 1997, 1998). Są one szczególnie dobrze wykształcone u samców, co potwierdza hipotezę, że samce cechują wzrostem peragenetycznym, tzn. wydłużonym w stosunku do samic (Piras i in. 2011).

Stosunkowo niewielkie zagięcie wyrostków tylnych kości ciemieniowej w stronę brzuszną u *P. hispanicus** jest prawdopodobnie adaptacją do naskalnego trybu życia tych jaszczurek (Geniez i in. 2014). Cechują się one szczególnie silnie spłaszczoną głową, ułatwiającą penetrację skalnych zagłębień, szczelin i innych trudno dostępnych miejsc. Inne naskalne gatunki z rodzaju *Podarcis* również mają spłaszczoną głowę (Urošević i in. 2012), jednak u żadnego z gatunków uwzględnionych w niniejszej pracy czaszka nie jest aż tak niska.

Przynajmniej niektóre cechy, jak zmienność kształtu wyrostka nosowego kości przedszczękowej u *P. muralis*, nie wydają się być skutkiem adaptacji. Nie jest też ona cechą występującą w ontogenezie blisko spokrewnionych gatunków. Trudno wyobrazić sobie czynnik selekcyjny działający konkretnie na morfologię wyrostka kości przedszczękowej, niepełniącego żadnej funkcji. Cechy takie, uwolnione spod działania presji selekcyjnych, cechują się często znacznie większą zmiennością. *P. muralis* jest gatunkiem szeroko rozprzestrzenionym i bardzo zmiennym, również jeśli chodzi o morfologię głowy (Bruner i Costantini 2007, 2009). Na kształt

jego czaszki może pośrednio wpływać wiele czynników, takich jak siedlisko (Lazić i in. 2013, 2015) czy współwystępowanie z innymi gatunkami, takimi jak *P. melisellensis* (Urošević i in. 2014), trudno jednak ocenić, czy mogą być one przyczyną zmienności w kształcie wyrostka nosowego kości przedczołowej. Pozostałe gatunki cechują się jednorodnością pod tym względem.

Cechy *Podarcis melisellensis* należy interpretować z ostrożnością, ponieważ w analizowanej próbce znajdują się jedynie dwie juwenilne samice – ich SVL wynosi 44 i 45 mm, podczas gdy u dorosłych osobników przekracza on 55 mm (Brecko i in. 2008). W związku z tym trudno powiedzieć, czy np. większy niż u pozostałych gatunków udział kości zaoczodołowej w tworzeniu górnego okna skroniowego jest cechą gatunkową czy wynika z niedojrzałości badanych okazów. Dotyczy to również proporcji czaszki – według niniejszej pracy *P. melisellensis* ma stosunkowo szeroką czaszkę, choć wcześniejsze badania, przeprowadzone na znacznie większej próbie obejmującej więcej stadiów rozwojowych, opisywały ten gatunek jako mający wąską czaszkę (Urošević i in. 2012), nawet u dopiero co wyklutych jaszczurek (Urošević i in. 2013).

Analiza funkcji dyskryminacyjnej sugeruje występowanie wyraźnego dymorfizmu płciowego u *P. erhardii* i *P. siculus* i nieco mniej wyraźnego u *P. cretensis*. Samce mają stosunkowo dłuższe i wyższe czaszki niż samice, co zgadza się z wynikami uzyskanymi przez innych autorów, również przy użyciu innych metod (np. Kaliontzopoulou i in. 2007, Ljubisavljević i in. 2010). Wysunięto kilka hipotez tłumaczących to zjawisko. Według pierwszej z nich, samce mające większe głowy niż samice są w stanie polować na większą lub twardszą zdobycz niż samice, co zmniejszałoby konkurencję o pożywienie pomiędzy płciami. Dłuższa czaszka sprawia, że można pochwycić większą zdobycz, natomiast jej wysokość zwiększa miejsca przyczepu mięśni odpowiedzialnych za zaciskanie szczęk, a w konsekwencji – siłę zgryzu (Metzger i Herrel 2005). Hipoteza ta jest jednak dość problematyczna, ponieważ siła nacisku szczęk zarówno samców, jak i samic, jest często zdecydowanie większa niż twardość pokarmu, którym się żywią – u Lacertidae przeważnie owadów (Herrel i in. 1999, Huyghe i in. 2007). Badania nad siłą zgryzu jaszczurek sugerują jednak, że u niektórych gatunków, w tym *P. muralis*, samce są w stanie zjadać owady zbyt twarde dla samic (Herrel i in. 2001). U *P. atratus* samce częściej atakują dużą i twardą zdobycz, taką jak skorpiony, co także prawdopodobnie jest związane z większą siłą nacisku ich szczęk (Castilla i Herrel 2009).

Stosunkowo duża głowa jest również korzystna w kontekście walk z innymi osobnikami. Jaszczurki mogą walczyć z samcami swojego gatunku, ale też z przedstawicielami innych gatunków. Na przykład sympatrycznie występujące samce *P. muralis* i *P. melisellensis* są względem siebie agresywne. Samce pierwszego z wymienionych współwystępujące

z *P. melisellensis* mają zwiększone miejsca przyczepu mięśnia przywodziciela żuchwy, co prowadzi do zwiększenia siły zgryzu (Urošević i in. 2014). W okresie godowym samce toczą ze sobą walki o samice. Zwycięzcy takich walk mają zdecydowanie większą szansę na kopulację i odniesienie sukcesu rozrodczego. U samców *P. melisellensis* występują trzy odmiany barwne, różniące się m.in. siłą nacisku szczęk. Pomarańczowe samce mają wyższe czaszki i podwyższony poziom testosteronu, który prawdopodobnie jest bezpośrednią przyczyną silniejszego rozwoju mięśni przywodzicieli żuchwy, są też bardziej agresywne i gryzą mocniej niż samce żółte lub białe (Huyghe i in. 2007, 2009). Podczas kopulacji samica zwykle próbuje się uwolnić i uciec, większy sukces rozrodczy osiągną więc samce, które potrafią ją przytrzymać, w czym również pomocny jest silny zgryz (Herrel i in. 1996).

Analiza dyskryminacyjna sugeruje, że dymorfizm płciowy u *P. cretensis* jest nieco słabiej zaznaczony niż u *P. erhardii* i *P. siculus*. Jest to zgodne z koncepcją pedomorfozy u tego gatunku. Dymorfizm płciowy jest zwykle najsilniejszy u gatunków jaszczurek osiągających stosunkowo duże rozmiary (np. Griffith 1991). Skrócenie rozwoju prowadzi do zmniejszenia różnic morfologicznych pomiędzy płciami. Zjawisko to jest obserwowane u niektórych niewielkich jaszczurek właściwych, jak *Parvilacerta parva* (Müller 2002).

Za najważniejszy czynnik wpływający na morfologię czaszki jaszczurek uznano filogenezę, czyli dziedzictwo ewolucyjne, a w dalszej kolejności czynniki ekologiczne (Stayton 2005). *P. peloponnesiacus* prowadzi bardziej naziemny tryb życia niż swoi najbliżsi krewni – *P. cretensis* i *P. erhardii* (Maragou i in. 1996) – i kilkoma cechami budowy czaszki bardziej przypomina inny naziemny gatunek – *P. siculus* – co mogłoby wskazywać, że w na morfologię czaszki *Podarcis* wpływają przede wszystkim czynniki ekologiczne, co sugerowali Urošević i in. (2012). Możliwe jednak, że te cechy wspólne mają podłoże allometryczne, ponieważ oba te gatunki osiągają stosunkowo duże rozmiary.

Bibliografia

- Arnold E.N. 1973. Relationships of the Palaearctic lizards assigned to the genera *Lacerta*, *Algyroides* and *Psammodromus* (Reptilia: Lacertidae). Bulletin of the British Museum (Natural History). Zoology 25: 289–366.
- Arnold E.N. 1989. Towards a phylogeny and biogeography of the Lacertidae: relationships within an Old-World family of lizards derived from morphology. Bulletin of the British Museum (Natural History). Zoology 55: 209–257.
- Arnold E.N. 2000. The gender of *Podarcis* and the virtues of stability, a reply to W. Böhme. Bonner zoologische Beiträge 49: 71–74.

- Arnold E.N., Arribas O., 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.
- Barahona F., Barbadillo J.L. 1997. Identification of some Iberian lacertids using skull characters. *Revista Española de Herpetología* 11: 47–62.
- Barahona F., Barbadillo J.L. 1998. Inter- and intraspecific variation in post-natal skull of some lacertid lizards. *Journal of Zoology* 245: 393–405.
- Barahona F., Evans S.E., Mateo J.A., García-Márquez M., López-Jurado L.F. 2000. Endemism, gigantism and extinction in island lizards: the genus *Gallotia* on the Canary Islands. *Journal of Zoology* 250: 373–388.
- Borczyk B., Kuszniierz J., Paśko Ł., Turniak E. 2014. Scaling of the sexual size and shape skull dimorphism in the sand lizard (*Lacerta agilis* L.). *Vertebrate Zoology* 64: 221–227.
- Böhme W. 1997. A note on the gender of *Podarcis* (Sauria: Lacertidae). *Bonner zoologische Beiträge* 47: 187–188.
- Böhme W., Köhler J. 2005. Do endings of adjective flectible species names affect stability? A final note on the gender of *Podarcis* Wagler, 1830 (Reptilia, Lacertidae). *Bonner zoologische Beiträge* 53: 293–295.
- Braña F. 1996. Sexual dimorphism in lacertid lizards: male head increase vs female abdomen increase? *Oikos* 75: 511–523.
- Brecko J., Huyghe K., Vanhooydonck B., Herrel A., Grbac I., Van Damme R. 2008. Functional and ecological relevance of intraspecific variation in body size and shape in the lizard *Podarcis melisellensis* (Lacertidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 94: 251–264.
- Brock K.M., Donihue C., Pafilis P. 2014. New records of frugivory and ovophagy in *Podarcis* (Lacertidae) lizards from East Mediterranean Islands. *North-Western Journal of Zoology* 10: 223–225.
- Bruner E., Costantini D. 2007. Head morphological variation in *Podarcis muralis* and *Podarcis sicula*: a landmark-based approach. *Amphibia-Reptilia* 28: 566–573.
- Bruner E., Costantini D. 2009. Head morphology and degree of variation in *Lacerta bilineata*, *Podarcis muralis* and *Podarcis sicula*. *International Journal of Morphology* 27: 667–676.
- Capula M. 1993. Natural hybridization in *Podarcis sicula* and *P. wagleriana* (Reptilia: Lacertidae). *Biochemical Systematics and Ecology* 21: 373–380.
- Carretero M.A. 2008. An integrated assessment of a group with complex systematics: the Iberomaghrebian lizard genus *Podarcis* (Squamata, Lacertidae). *Integrative Zoology* 4: 247–266.

- Castilla A.M., Herrel A. 2009. The scorpion *Buthus occitanus* as a profitable prey for the endemic lizard *Podarcis atrata* in the volcanic Columbretes islands (Mediterranean, Spain). *Journal of Arid Environments* 73: 378–380.
- Conrad J.L. 2015 (w druku). Skeletons of the little known Palawan monitor, *Varanus palawensis* (Squamata: Varanidae). *Journal of Herpetology*. doi:[10.1670/13-117](https://doi.org/10.1670/13-117).
- Cooper Jr. W.E., Pérez-Mellado V., Hawlena D. 2014. Foraging by the omnivorous lizard *Podarcis lilfordi*: effects of nectivory in an ancestrally insectivorous active forager. *Journal of Herpetology* 48: 203–209.
- Cope E.D. 1892. The osteology of the Lacertilia. *Proceedings of the American Philosophical Society* 30: 185–221.
- Costantini D., Lapresa Alonso M., Moazen M., Bruner E. 2010. The relationship between cephalic scales and bones in lizards: a preliminary microtomographic survey on three lacertid species. *Anatomical Record* 293: 183–194.
- Delaugerre M., Grita F., Lo Cascio P., Ouni R. 2012. Lizards and Eleonora's Falcon (*Falco eleonora* Gené, 1839), a Mediterranean micro-insular commensalism. *Biodiversity Journal* 3: 3–12.
- Evans S.E. 2008. The skull of lizards and tuatara. W: Gans C., Gaunt A., Adler K. (red.). *Biology of the Reptilia*. Tom 20. Morphology H. The skull of the Lepidosauria. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, s. 1–347.
- Fejérváry G.J. de. 1915. Contributions to the knowledge of *Lacerta muralis* var. *Bocagei* Seoane. *Annales Musei Nationalis Hungarici* 13: 191–214.
- Geniez P., Cluchier A., Sá-Sousa P., Guillame C., Crochet P.-A. 2007. Systematics of the *Podarcis hispanicus*-complex (Sauria, Lacertidae) I: Redefinition, morphology and distribution of the nominotypical taxon. *Herpetological Journal* 17: 69–80.
- Geniez P., Sá-Sousa P., Guillame C., Cluchier A., Crochet P.-A. 2014. Systematics of the *Podarcis hispanicus* complex (Sauria, Lacertidae) III: valid nomina of the western and central Iberian forms. *Zootaxa* 3794: 1–51.
- Griffith H. 1991. Heterochrony and evolution of sexual dimorphism in the *fasciatus* group of the scincid genus *Eumeces*. *Journal of Herpetology* 25: 24–30.
- Gvoždík V., Benkovský N., Crottini A., Bellati A., Moravec J., Romano A., Sacchi R., Jandzik D. 2013. An ancient lineage of slow worms, genus *Anguis* (Squamata: Anguinae), survived in the Italian Peninsula. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 69: 1077–1092.
- Harris D.J., Sá-Sousa P. 2001. Species distinction and relationships of the Western Iberian *Podarcis* lizards (Reptilia, Lacertidae) based on morphology and mitochondrial DNA sequences. *Herpetological Journal* 11: 129–136.

- Herrel A., Van Damme R., De Vree F. 1996. Sexual dimorphism in head size in *Podarcis hispanica atrata*: testing the dietary divergence hypothesis by bite force analysis. *Netherlands Journal of Zoology* 46: 253–262.
- Herrel A., Spithoven L., Van Damme R., De Vree F. 1999. Sexual dimorphism in head size in *Gallotia galloti*: testing the niche divergence hypothesis by functional analyses. *Functional Ecology* 13: 289–297.
- Herrel A., Van Damme R., Vanhooydonck B., De Vree F. 2001. The implications of bite performance for diet in two species of lacertid lizards. *Canadian Journal of Zoology* 79: 662–670.
- Herrel A., Vanhooydonck B., Van Damme R. 2004. Omnivory in lacertid lizards: adaptive evolution or constraint? *Journal of Evolutionary Biology* 17: 974–984.
- Hoso M., Asami T., Hori M. 2007. Right-handed snakes: convergent evolution of asymmetry for functional specialization. *Biology Letters* 3: 169–172.
- Huyghe K., Vanhooydonck B., Herrel A., Tadić Z., Van Damme R. 2007. Morphology, performance, behavior and ecology of three color morphs in males of the lizard *Podarcis melisellensis*. *Integrative and Comparative Biology* 47: 211–220.
- Huyghe K., Herrel A., Adriaens D., Tadić Z., Van Damme R. 2009. It is all in the head: morphological basis for differences in bite force among colour morphs of the Dalmatian wall lizard. *Biological Journal of the Linnean Society* 96: 13–22.
- Ivanov M. 2007. Herpetological assemblages from the Pliocene to middle Pleistocene in Central Europe: palaeoecological significance. *Geodiversitas* 29: 297–320.
- Kaliontzopoulou A., Carretero M.A., Llorente G.A. 2005. Differences in pholidotic patterns of *Podarcis bocagei* and *P. carbonelli* and their implications for species determination. *Revista Española de Herpetología* 19: 71–86.
- Kaliontzopoulou A., Carretero M.A., Llorente G.A., Santos X., Llorente C. 2006. Patterns of shape and size sexual dimorphism in a population of *Podarcis hispanica** (Reptilia: Lacertidae) from NE Iberia. W: Corti C., Lo Cascio P., Biaggini M. (red.). *Mainland and insular lacertid lizards: a Mediterranean perspective*. Firenze University Press, s. 73–89.
- Kaliontzopoulou A., Carretero M.A., Llorente G.A. 2007. Multivariate and geometric morphometrics in the analysis of sexual dimorphism variation in *Podarcis* lizards. *Journal of Morphology* 268: 152–165.
- Kaliontzopoulou A., Carretero M.A., Llorente G.A. 2008. Head shape allometry and proximate causes of head sexual dimorphism in *Podarcis* lizards: joining linear and geometric morphometrics. *Biological Journal of the Linnean Society* 93: 111–124.

- Kaliontzopoulou A., Carretero M.A., Llorente G.A. 2010. Intraspecific ecomorphological variation: linear and geometric morphometrics reveal habitat-related patterns within *Podarcis bocagei* wall lizards. *Journal of Evolutionary Biology* 23: 1234–1244.
- Kaliontzopoulou A., Pinho C., Harris D.J., Carretero M.A. 2011. When cryptic diversity blurs the picture: a cautionary tale from Iberian and North African *Podarcis* wall lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* 103: 779–800.
- Kaliontzopoulou A., Carretero M.A., Llorente G.A. 2012a. Morphology of the *Podarcis* wall lizards (Squamata: Lacertidae) from the Iberian Peninsula and North Africa: patterns of variation in a putative cryptic species complex. *Zoological Journal of the Linnean Society* 164: 173–193.
- Kaliontzopoulou A., Adams D.C., van der Meijden A., Perera A., Carretero M.A. 2012b. Relationships between head morphology, bite performance and ecology in two species of *Podarcis* wall lizards. *Evolutionary Ecology* 26: 825–845.
- Kaliontzopoulou A., Carretero M.A., Adams D.C. 2015. Ecomorphological variation in male and female wall lizards and the macroevolution of sexual dimorphism in relation to habitat use. *Journal of Evolutionary Biology* 28: 80–94.
- Klemmer K. 1957. Untersuchungen zur Osteologie und Taxionomie der europäischen Mauereidechsen. *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft* 496: 1–56.
- Kratochvil L., Fokt M., Rehák I., Frynta D. 2003. Misinterpretation of character scaling: a tale of sexual dimorphism in body shape of common lizards. *Canadian Journal of Zoology* 81: 1112–1117.
- Lanza B., Boscherini S. 2000. The gender of the genera *Podarcis* Wagler 1830 (Lacertidae), *Pelamis* Daudin 1803 (Hydrophiidae) and *Uropeltis* Cuvier 1829 (Uropeltidae). *Tropical Zoology* 13: 327–329.
- Lazić M.M., Kaliontzopoulou A., Carretero M.A., Crnobrnja-Isailović J. 2013. Lizards from urban areas are more asymmetric: using fluctuating asymmetry to evaluate environmental disturbance. *PLOS ONE* 8: e84190.
- Lazić M.M., Carretero M.A., Crnobrnja-Isailović J., Kaliontzopoulou A. 2015. Effects of environmental disturbance on phenotypic variation: an integrated assessment of canalization, developmental stability, modularity, and allometry in lizard head shape. *American Naturalist* 185: 44–58.
- Ljubisavljević K., Urošević A., Aleksić I., Ivanović A. 2010. Sexual dimorphism in skull shape in a lacertid lizard species (*Podarcis* spp., *Dalmatolacerta* sp., *Dinarolacerta* sp.) revealed by geometric morphometrics. *Zoology* 113: 168–174.

- Leonart J., Salad J., Torres G.J. 2000. Removing allometric effects of body size in morphological analysis. *Journal of Theoretical Biology* 205: 85–93.
- Losos J.B. 2009. Lizards in an evolutionary tree. Ecology and adaptive radiation of anoles. Berkeley, University of California Press.
- Lymberakis P., Poulakakis N., Kaliontzopoulou A., Valakos E., Mylonas M. 2008. Two new species of *Podarcis* (Squamata; Lacertidae) from Greece. *Systematics and Biodiversity* 6: 307–318.
- Mahler D.L., Kearney M. 2006. The palatal dentition in squamate reptiles: morphology, development, attachment, and replacement. *Fieldiana Zoology* 108: 1–61.
- Maragou P., Valakos E.D., Giannopoulos Z., Stavropoulou A., Chondropoulos B. 1996. Spring aspect of feeding ecology in *Podarcis peloponnesiaca* (BIBRON & BORY, 1833) (Squamata: Sauria: Lacertidae). *Herpetozoa* 9: 105–110.
- Meiri S., Raia P., Phillimore A.B. 2011. Slaying dragons: limited evidence for unusual body size evolution on islands. *Journal of Biogeography* 38: 89–100.
- Metzger K.A., Herrel A. 2005. Correlations between lizard cranial shape and diet: a quantitative, phylogenetically informed analysis. *Biological Journal of the Linnean Society* 86: 433–466.
- Mezzasalma M., Maio N., Guarino F.M. 2014. To move or not to move: cranial joints in European gekkotans and lacertids, an osteological and histological perspective. *Anatomical Record* 297: 463–472.
- Michaelides S., Cornish N., Griffiths R., Groombridge J., Zając N., Walters G.J., Aubret F., While G.M., Uller T. 2015. Phylogeography and conservation genetics of the common wall lizard, *Podarcis muralis*, on islands at its northern range. *PLOS ONE* 10: e0117113.
- Montanucci R.R. 1968. Comparative dentition in four iguanid lizards. *Herpetologica* 24: 305–315.
- Müller J. 2002. Skull osteology of *Parvilacerta parva*, a small-sized lacertid lizard from Asia Minor. *Journal of Morphology* 253: 43–50.
- Oliverio M., Bologna M.A., Mariottini P. 2000. Molecular biogeography of the Mediterranean lizards *Podarcis* Wagler, 1830 and *Teira* Gray, 1838 (Reptilia, Lacertidae). *Journal of Biogeography* 27: 1403–1420.
- Pafilis P., Meiri S., Foufopoulos J., Valakos E. 2009. Intraspecific competition and high food availability are associated with insular gigantism in a lizard. *Naturwissenschaften* 96: 1107–1113.
- Pianka E.R., Vitt L.J. 2003. Lizards. Windows to the evolution of diversity. Berkeley-Los Angeles, University of California Press.

- Pinho C., Harris D.J., Ferrand N. 2007. Comparing patterns of nuclear and mitochondrial divergence in a cryptic species complex: the case of Iberian and North African wall lizards (*Podarcis*, Lacertidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 91: 121–133.
- Pinho C., Harris D.J., Ferrand N. 2008. Non-equilibrium estimates of gene flow inferred from nuclear genealogies suggest that Iberian and North African wall lizards (*Podarcis* spp.) are an assemblage of incipient species. *BMC Evolutionary Biology* 8: 63.
- Piras P., Salvi D., Ferrara G., Maiorino L., Delfino M., Pedde L., Kotsakis T. 2011. The role of post-natal ontogeny in the evolution of phenotypic diversity in *Podarcis* lizards. *Journal of Evolutionary Biology* 24: 2705–2720.
- Podnar M., Haring E., Pinsker W., Mayer W. 2007. Unusual origin of a nuclear pseudogene in the Italian wall lizard: intergenomic and interspecific transfer of a large section of the mitochondrial genome in the genus *Podarcis* (Lacertidae). *Journal of Molecular Evolution* 64: 308–320.
- Poulakakis N., Lymberakis P., Antoniou A., Chalkia D., Zouros E., Mylonas M., Valakos E. 2003. Molecular phylogeny and biogeography of the wall-lizard *Podarcis erhardii* (Squamata: Lacertidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 28: 38–46.
- Poulakakis N., Lymberakis P., Valakos E., Zouros E., Mylonas M. 2005a. Phylogenetic relationships and biogeography of *Podarcis* species from the Balkan Peninsula, by Bayesian and maximum likelihood analyses of mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37: 845–857.
- Poulakakis N., Lymberakis P., Valakos E., Pafilis P., Zouros E., Mylonas M. 2005b. Phylogeography of Balkan wall lizard (*Podarcis taurica*) and its relatives inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Ecology* 14: 2433–2443.
- Pyron R.A., Burbrink F.T., Wiens J.J. 2013. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology* 13: 93.
- Rauscher K. 1992. Die Echsen (Lacertilia, Reptilia) aus dem Plio-Pleistozän von Bad Deutsch-Altenburg, Niederösterreich. *Beiträge zur Paläontologie Österreichs* 17: 81–177.
- Reilly S.M., Wiley E.O., Meinhardt D.J. 1997. An integrative approach to heterochrony: the distinction between interspecific and intraspecific phenomena. *Biological Journal of the Linnean Society* 60: 119–143.
- Rieppel O. 1987. The development of the trigeminal jaw adductor musculature and associated skull elements in the lizard *Podarcis sicula*. *Journal of Zoology* 212: 131–150.
- Sá-Sousa P., Harris D.J. 2002. *Podarcis carbonelli* Pérez-Mellado, 1981 is a distinct species. *Amphibia-Reptilia* 23: 459–468.

- Smith K.L., Harmon L.J., Shoo L.P., Melville J. 2011. Evidence of constrained phenotypic evolution in a cryptic lizard species complex of agamid lizards. *Evolution* 65: 976–992.
- Stayton C.T. 2005. Morphological evolution of the lizard skull. *Journal of Morphology* 263: 47–59.
- Tselentis B.S., Prokopiou D.G., Bousbouras D., Toanoglou M. 2007. Environmental impacts caused by the tourist industry in Elafonisos island and the Neapoli District, Greece. W: Tiezzi E., Marques J.C., Brebbia C.A., Jorgensen S.E. (red.). *Ecosystems and Sustainable Development VI*. WIT Press. doi:[10.2495/ECO070351](https://doi.org/10.2495/ECO070351).
- Urošević A., Ljubisavljević K., Jelić D., Ivanović A. 2012. Variation in the cranium shape of wall lizards (*Podarcis* spp.): effects of phylogenetic constraints, allometric constraints and ecology. *Zoology* 115: 207–216.
- Urošević A., Ljubisavljević K., Ivanović A. 2013. Patterns of cranial ontogeny in lacertid lizards: morphological and allometric disparity. *Journal of Evolutionary Biology* 26: 399–415.
- Urošević A., Ljubisavljević K., Ivanović A. 2014. Variation in skull size and shape of the Common wall lizard (*Podarcis muralis*): allometric and non-allometric shape changes. *Contributions to Zoology* 83: 67–77.
- Van Damme R. 1999. Evolution of herbivory in lacertid lizards: effects of insularity and body size. *Journal of Herpetology* 33: 663–674.
- Verwajen D., Van Damme R. 2007. Does foraging mode mould morphology in lacertid lizards? *Journal of Evolutionary Biology* 20: 1950–1961.
- Wettstein O.V. 1953. *Herpetologia Aegea*. Sitzungsberichte Österreichische Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse Wien, Abteilung I 162: 651–833.
- Wiens J.J., Penkrot T.A. 2002. Delimiting species using DNA and morphological variation and discordant species limits in spiny lizards (*Sceloporus*). *Systematic Biology* 51: 69–91.
- Wilson J.A. 2006. Anatomical nomenclature of fossil vertebrates: standardized terms or ‘lingua franca’? *Journal of Vertebrate Paleontology* 26: 511–518.
- Wirga M., Majtyka T. 2013. Records of the common wall lizard *Podarcis muralis* (Laurenti, 1768) (Squamata: Lacertidae) from Poland. *Herpetology Notes* 6: 421–423.